

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ *JUGLANS MANDSHURICA* (JUGLANDACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА ТЕРРИТОРИИ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)

© Д. В. Тишин,¹ М. Б. Фардеева, Р. Р. Ризатдинов, Н. А. Чижикова

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань

¹E-mail: dtishin@kpfu.ru

Целью работы было выявление механизмов популяционной устойчивости *Juglans mandshurica* Maxim., интродуцированного в Среднем Поволжье. Были изучены четыре ценопопуляции *Juglans mandshurica*, произрастающие в лесах Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан) вместе с *Tilia cordata* Mill. Проведенные исследования радиального роста деревьев и стволового сокодвижения *J. mandshurica* являются пионерными для этого типа местообитаний и выявили основные климатические факторы, определяющие рост годовых колец и восходящий поток воды в ксилеме. Динамика численности, плотности, возраста и пространственной структуры четырех ценопопуляций наблюдались в течение пяти лет. Возрастные стадии индивидуумов были определены на основе морфометрического и дендрохронологического анализов. Полученные результаты указывают на то, что орех натурализовался в лесах заповедника, имеет хорошую всхожесть семян и высокую продуктивность генеративных особей. При этом *T. cordata* является успешным конкурентом ореха маньчжурского, а процессы лесовосстановления снижают развитие его подроста.

Ключевые слова: *Juglans mandshurica*, интродукция, ценопопуляция, онтогенетические группы, радиальный прирост, сокодвижение, Волжско-Камский заповедник.

Преднамеренная интродукция растений направлена на обогащение флоры новыми видами, и может рассматриваться как деятельность, приводящая к увеличению биологического разнообразия природных и антропогенных экосистем (Лапин, 1972; Штильмарк, 1996). С одной стороны, процесс интродукции рассматривается как народнохозяйственная деятельность, направленная на акклиматизацию промысловых животных или особо ценных хозяйственных растений. С другой – это процесс инвазии чужеродных видов в естественные сообщества. Изучение интродуцентов на охраняемых территориях, где задача сохранения биоразнообразия относится к числу приоритетных, актуально и своевременно.

Раифский участок Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ) уникален тем, что, в силу особенностей рельефа, сохраняется

большое разнообразие лесов, представляющих основные варианты таежных, смешанных и широколиственных лесных сообществ, в миниатюре имитирующих здесь всю широтную зональность лесов европейской части России. Сохранности лесных массивов способствовало то, что с 1674 по 1918 гг. эти леса принадлежали Раифскому монастырю, который не допускал здесь сплошных рубок, в связи, с чем леса в большей степени сохранили первозданные естественные черты (Бакин, 2001). С 1922 по 1966 гг. в Раифе проводились исследования в области лесоводства, лесоведения, включая создание лесных культур и акклиматизации экзотических деревьев и кустарников для установления пригодности их при лесоразведении в Среднем Поволжье (Дерюга, Мурзов, 1977). После организации заповедника подобные работы прекратились, и культуры экзотических видов, их натурализация и инвазия происходят без хозяйственного вмешательства человека.

Для изучения распространения интродуцентов на территории заповедника были выбраны инвазионные и натурализовавшиеся виды растений. К активно распространяющимся инвазионным видам были отнесены – *Acer negundo* L., *Padus maackii* Rupr., *Padus pennsylvanica* (L.) Sok., к натурализовавшимся – хозяйственно-ценные виды – *Juglans mandshurica* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr., *Fraxinus pennsylvanica* Marshall, *F. americana* L. (Иванов, 2005). В полосе хвойно-широколиственных лесов многие экзоты прекрасно возобновляются и распространяются с помощью ветра и птиц по отвалам дорог, просек, полянам и нарушенным участкам. Однако хозяйственно-ценные деревья, хотя и акклиматизировались, но с трудом выживают в результате естественного лесовосстановления на зарастающих участках культурных посадок. К таким видам деревьев относится *Juglans mandshurica*.

Ареал *J. mandshurica* – охватывает российский Дальний Восток, Северный Китай и Корею, вид произрастает по долинам рек на аллювиальных почвах, образует второй ярус в широколиственно-кедровой формации и участвует в первом ярусе ясенево-ильмовой формации. По экологическим характеристикам вид – гигромезофитный, светолюбивый, ветроопыляемый и ветроустойчивый, обладает высокой морозостойкостью, но довольно чувствителен к засухе (Сушко, 1973; Авеличева, 2005, Райф, 2013).

С 1936 года в пяти кварталах Раифского леса закладывались культуры *J. mandshurica*, как чистые, так и в смеси с другими экзотами. К 1973 г. в двух кварталах культуры погибли, из-за отсутствия ухода здесь сформировался берёзовый лес. В кв. 75 и 76 (посадки 1941-1949 гг.), на дерново-подзолистых почвах, подстилаемых легким суглинком или супесях, в сосняках липовых с елью, вид образовал насаждения I и II классов бонитета. В современных условиях это единственные насаждения ореха маньчжурского, где его популяция возобновляется и пока еще выживает в условиях демултации естественных лесных сообществ.

Основной целью работы было выявление механизмов популяционной устойчивости *J. mandshurica* в условиях умеренно-континентального климата Среднего Поволжья, на основе морфо-физиологических характеристик, а исследования итогов акклиматизации вида открывают перспективы введения этой древесной породы в культуру.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С 2012 по 2017 гг. проводятся комплексные исследования четырех ценопопуляций (ЦП) *J. mandshurica*, на участке некогда чистой культуры (кв.76; ЦП№1, 2) и в смеси с *Pinus sylvestris* (кв.75; ЦП№3) и с *Fraxinus pennsylvanica* (кв.75, ЦП№4). Для этого были заложены учетные площадки ($S = 200-540 \text{ м}^2$), размер площадок обусловлен наличием особей орехов. В современных условиях участки отличаются эколого-фитоценоотическими условиями, что отражено в формулах древостоя с 1 по 4 участки: 5Л3Ор2Б (понижение); 2С4Ор4Л+Б; 4С4Л2Ор+Б; 4Б2Яс2Ор2Л (самый освещенный участок). Здесь проводились геоботанические описания и картирование всех деревьев.

Первоначально были проведены морфометрические и дендрохронологические исследования для определения онтогенетических групп *J. mandshurica* (Фардеева и др., 2016), что позволило в течение пяти лет изучать динамику численности, плотности, возрастной и пространственной структуры. На основе динамики численности популяции оценивался процент прироста вида. Для определения выживаемости подростка в разных местообитаниях учитывались абиотические факторы (освещенность, влажность и температура воздуха).

Для оценки влияния климатических условий на популяции древесных растений, проводился дендрохронологический анализ, на основе отбора кернов древесины возрастным буром по методике, описанной в работе (Методы дендро..., 2000). Ширина годичных колец измерялась с помощью полуавтоматической установки Lintab (Rinntech, Германия) и программы TsapWin (Rinn, 2011). Точность измерений составила – 0.01 мм. По данным измерений ширины годичных колец деревьев *J. mandshurica* были построены графики абсолютного радиального прироста, которые использовались для точной датировки возраста. Качество датировки оценивалось с помощью программы Cofecha (Holmes, 1983). Для получения обобщенных хронологий, в которых отсутствует возрастной тренд, вычислялись индексы прироста в программе Arstan (Holmes, 1994). Индекс прироста – относительные величины, показывающие отклонение абсолютного прироста от многолетней тенденции, вычисляются путем деления толщины годичного слоя каждого года на его среднее значение для данного возраста, тем самым убирается возрастной тренд (Тишин, 2011). Для обнаружения взаимосвязи между климатическими параметрами и радиальным приростом

древесины рассчитывались коэффициенты корреляции между индексами прироста и среднемесячными значениями температуры и месячных сумм осадков за период 1960-2015 гг. метеостанции «Садовый» (ВКГПБЗ).

Для оценки сопряженности и влияния межвидовой конкуренции естественных лесообразующих деревьев, в первую очередь, интенсивно вытесняющей орех маньчжурский, липой мелколиственной, были использованы физиологические методы определения сокодвижения в течение вегетации.

Измерения восходящего потока воды (пасоки) по сосудам ксилемы проводилось с помощью одноканального измерителя сокодвижения EMS51A (Environmental Management Systems, Чехия) с интервалом в 10 минут в период с мая по август 2016 г. Принцип работы прибора основан на методе теплового баланса ксилемы (Kucera et al., 1977; Cermak et al., 2004). Температура, влажность и солнечная радиация измерялись в лесу с помощью мобильной метеостанции Vantage Pro (Davis, США).

Влияние внешних факторов определяли по величине коэффициента ранговой корреляции Спирмена. Статистическая обработка данных проводилась в программе PAST ver. 3.0 (Hammer, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В научной литературе практически не имеется данных об онтогенезе ореха маньчжурского и дифференциации его на онтогенетические группы. Для определения и уточнения регенеративных возрастных групп (р - проросток; j - ювенильный; im-имматурный) использовались 8 морфометрических параметров – высота побега, порядок ветвления, число годичных приростов, количество сложных листьев, длина рахиса, без учета черешка, количество листочков сложного листа, длина и ширина листочков, на основе чего давалась средняя длина и ширина листочка (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Морфометрический анализ регенеративных групп *J. mandshurica*

Table 1. Morphometric analysis of the regenerative groups *J. mandshurica*

Признак Attribute	Онтогенетические группы Ontogenetic groups			
	р sprout	j juvenile	Im-H immature-H	Im-T immature-T
высота, м height, m	0.35±0.01	0.4±0.02	1.3±0.06	0.8±0.04
кол-во листьев, шт. number of leaves, pcs.	0.3±0.1	0.48±0.2	11.4±0.5	7.9±0.4

длина рахиса, см length of rachis, cm	8.6±0.6	24.3±1.5	57.1±2.9	46.7±2.7
ср. длина листочка, см average length of leaf, cm	7.0±0.4	12.4±0.6	23.7±0.8	20±1.1
ср. ширина листочка, см average width of leaf, cm	3.3±0.3	5.2±0.1	10.3±0.3	8.9±0.5
кол-во листочков в сложном листе, шт. number of leaves in a complex sheet, pcs.	3±0	4.7±0.2	7.9±0.2	7±0.3

Онтогенез прегенеративных стадий ореха маньчжурского в климатических условиях заповедника, как выяснилось, имеет ряд особенностей. В связи с тем, что у имматурных орехов, не покрытых зимой снегом, часто отмерзают верхушечные почки, развиваются боковые побеги и рост таких растений замедляется, мы их назвали имматурные-«торчки» (im-T). Часть имматурных особей развивается хорошо, в возрасте 7-8 лет достигают высоты 1.5 – 2 м – это имматурные-«нормальные» (im-H), причем у имматурных 4-5 летнего возраста в сложном листе отмечено 5-7 листочков, а 7-8-летнего возраста – 9-11. Практически, по всем, морфометрическим параметрам отмечаются достоверные различия. По данным М.Т. Сушко (1973) в естественных условиях Дальнего Востока в пору плодоношения орех вступает на 9-12 году жизни, в естественных лесах Раифы – несколько позже 14-16 лет.

На основе годовых приростов побегов было выяснено, что проростки живут 1 год, ювенильные – 2 года, имматурные – 4-5 лет, виргинильные – 5-8 лет. На основе дендрохронологического и морфометрического анализов были выявлены молодые и зрелые генеративные особи и определены их генерации. Календарный возраст (посадка 1949 г.) особей 1-ой генерации 50-65 лет (g2), высота ствола – 20-21 м, диаметр – 48-54 см, возраст 2-ой генерации от 30 до 37 лет (g1), высота ствола – 12-18 м, диаметр – 22-39 см, единично были выявлены 37-летние особи высотой 21 м, диаметром ствола 49 см, редко 22-26-летние генеративные орехи, высотой 12-16 м, диаметр ствола 22-25 см (Tishin et al., 2018).

Согласно показателям динамики плотности и численности, максимальное число орехов отмечено в ЦП1 (орехово-липовый снытьево-пролесниковый фитоценоз), это наибольшая площадь (540 м²), поэтому средняя плотность особей здесь ниже, чем в ЦП2 в липняке с орехом и сосной осоково-снытьевом (кв.76), где их плотность наибольшая. Более низкая плотность ореха отмечена при посадке в смеси (кв.75), в сосняке с липой (ЦП3) и в березняке

с ясенем пенсильванским (ЦП4), где зрелые генеративные орехи исчезли полностью (рис.1А).

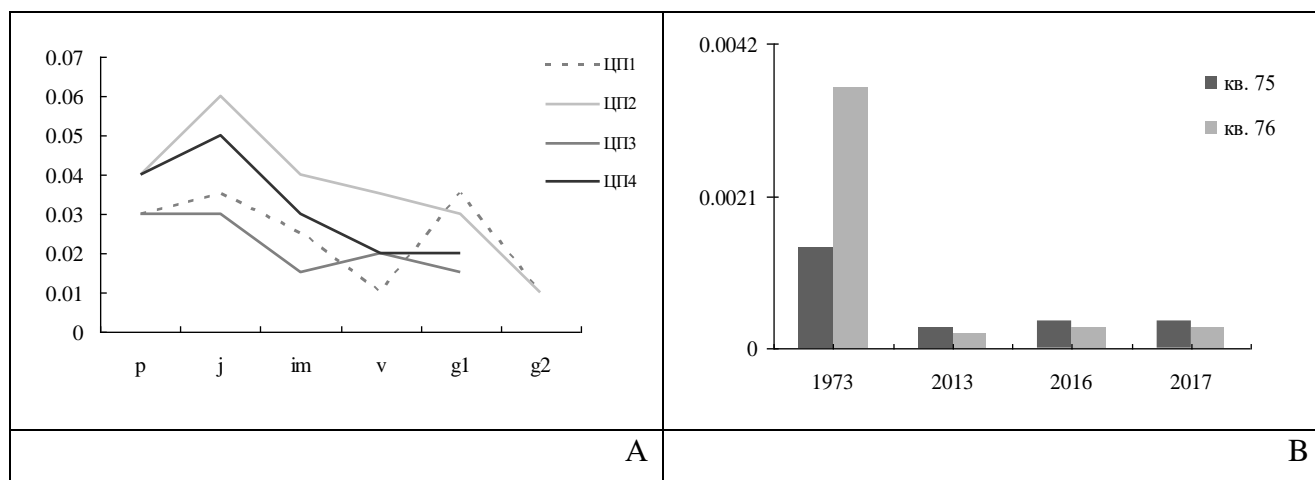


Рис.1 Динамика плотности *J. mandshurica* в разных кварталах заповедника.

по горизонтали – онтогенетические группы, по вертикали – плотность ос/м²;

Fig. 1. Dynamics of *J. mandshurica* density: A - in different CPUs; B - by years in different blocks of the reserve.

A: X-axis - ontogenetic groups; y-axis - density sp / m²;

B: X-axis – years; y-axis - density sp / 1 ha

В динамике за 65-летний период выявлена низкая выживаемость орехов 1-ой генерации. Это подтверждается снижением их плотности до 0.01–0.014 ос/м² и соответственно сокращением численности в 30 раз (кв. 76) в сравнение с данными 1973 г. (рис. 1В).

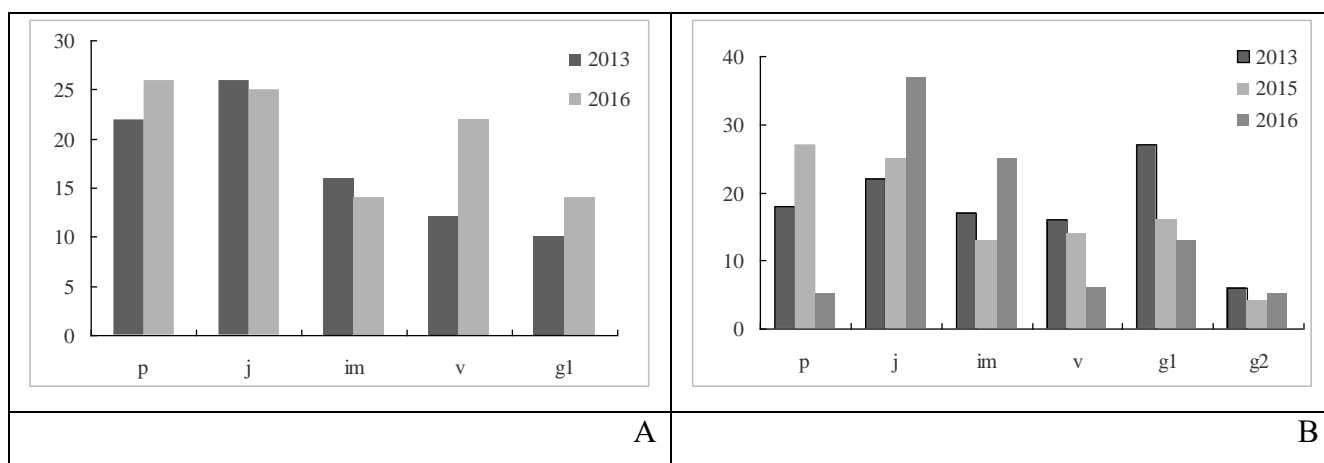


Рис. 2. Динамика возрастных спектров *J. mandshurica* в кв. 75 (А), 76 (В) Раифского леса

по горизонтали – возрастные группы; по вертикали – %.

Fig. 2. Dynamics of *J. mandshurica* age spectra in square meters. 76 (A), 75 (B) in Raifa forest.

X-axis - age groups; y-axis - %;

Возрастные спектры в разных эколого-фитоценологических условиях полночленные, что подтверждает устойчивость популяций (рис.2). Высокая семенная продуктивность и хорошее прорастание семян способствует поддержанию популяции. В спектре преобладают прегенеративные растения, в динамике за пять лет средний прирост проростков составляет 73%, ювенильных – 27%. Однако, элиминация *J. mandshurica* начинается в имматурном и виргинильном состояниях, что обусловлено периодическими морозными зимами, недостатком освещенности, поломкой, и, по-видимому, обеданием их зимой лосями. Положительный прирост имматурных особей отмечается только в ЦП1 (43,5%), на остальных участках – он отрицательный (-24,2%), по виргинильным особям везде отмечен отрицательный прирост.

Оценку возобновления *J. mandshurica* проводили на основе выделения особых микроместообитаний, где встречались скопления подроста ореха (табл. 2). Размер таких участков варьировал от 5 до 20 м², одни из них находились под пологом или в прогалах с боковым освещением, другие в более или менее открытых окнах. Измерение показателей абиотических факторов проводили летом с 12 по 16 июня 2016 г.

ТАБЛИЦА 2

Средняя численность прегенеративных групп *J. mandshurica* в разных микроместообитаниях (n=21) и абиотические условия в них, над чертой – полог, под чертой – окно.

Table 2. The average number of *J. mandshurica*'s regenerative groups in different micro-hosts (n = 21) and the abiotic conditions in them, above the bar - a canopy, under the bar - a gap.

Прегенеративные группы особей Pregenerative groups of individuals	все all	р sprout	J juvenile	Im immature	V virginyl
Средняя численность, шт. Average number, pcs.	<u>6.0</u> 4.2	<u>0.8</u> 0.4	<u>2.8</u> 2.1	<u>1.9</u> 1.4	<u>0.5</u> 0.3
Температура, °С Temperature, °С			<u>15.4</u> 16.1		
Влажность, % Humidity,%			<u>63</u> 60		
Освещенность, люкс Illumination, lux			<u>2617</u> 6068		

В связи с тем, что проростки и ювенильные орехи по высоте почти одинаковые (высота 0.3 – 0.4 м) и находятся на уровне травостоя, а виргинильные и имматурные значительно выше, мы дифференцировали их на две группы и провели анализ корреляционной зависимости (табл. 3). На Дальнем Востоке для прорастания и развития подроста ореха необходимо достаточное освещение и увлажнение (Рейф, 2013).

ТАБЛИЦА 3
Корреляция численности подроста с абиотическими факторами
Table 3. Correlation of the number of undergrowth with abiotic factors

Факторы factors	Микроместообитание microhabitat			
	Окно Gap		Полог Canopy	
	p + j	im + v	p + j	im + v
Освещенность (мак.) Illumination (max.)	0.007	-0.1	0.4*	-0.14
Освещенность (сред.) Illumination (avg.)	0.13	0.02	0.2	-0.15
Влажность воздуха Air humidity	0.0	-0.3*	-0.52*	0.00
Температура Temperature	-0.1	0.56*	0.5*	0.2

Примечание. * – $P < 0.05$

Note. * – $P < 0.05$

Под пологом липово-ореховых сообществ в Раифе подросту *J. mandshurica* не хватает освещенности и тепла. Достоверная положительная зависимость численности от освещенности и температуры отмечена под пологом для проростков и ювенильных; причем для имматурных и виргинильных особей температурный фактор является определяющим в «окнах»; отрицательная зависимость численности отмечена от влажности под пологом – особенно для проростков и ювенильных. В условиях Раифы, разрастание липы на участках способствует затенению, и соответственно снижает прорастание и развитие подроста ореха маньчжурского.

На основе картирования древостоя и оценки сопряженности, было выяснено, что коэффициент сопряженности между *J. mandshurica* и *T. cordata* высокий, он варьирует от 1.4 до 2.6. Оба вида сходны по своим экологическим оптимумам и чаще обитают вместе, что свидетельствует о межвидовой конкуренции. Объективной устойчивостью липы является ее теневыносливость и морозостойкость, а также стратегия конкурент-толеранта, активно разрастающегося вегетативно (Евстигнеев, 2004), в отличие от стресс-толерантного ореха.

Дендрохронологический и физиологический методы исследования для оценки акклиматизации и популяционной устойчивости *J. mandshurica* применялись в сравнении с оценкой *T. cordata*.

В результате дендрохронологического анализа 26 модельных деревьев *J. mandshurica*, четко определили генеративные деревья 1-ой генерации, и 2-ой генерации, возникшей после морозной зимы 1978/79 гг., когда температура в Раифе в течение 10-12 дней держалась около -40°C . Это и привело к гибели основной части орехов, посаженных еще в 1941; 1946 и 1949 гг. (кв.75 и 76). Однако небольшая их часть осталась, они оказались наиболее устойчивыми и хорошо акклиматизированными. В результате естественного очищения и осветления участков, на вывалах и в окнах, из семенной продукции этих орехов появилась естественным путем 2-ая генерация *J. mandshurica*. Развивались они быстрее липы, что дало им преимущество в формировании нового сообщества, где орех маньчжурский сейчас занимает 1-ый ярус, а липа, в основном второй.

Для каждого модельного дерева была измерена ширина годичных колец и подсчитан возраст. Абсолютные значения радиального прироста годичных колец ореха маньчжурского разного возраста (g_1 , g_2) представлены на графике (рис. 3).

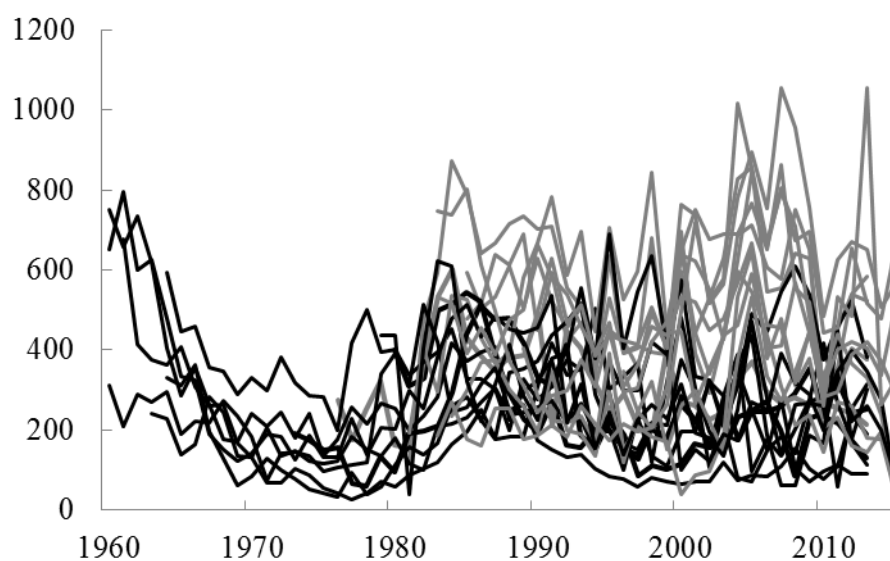


Рис. 3. Многолетняя динамика радиального прироста годичных колец 26 деревьев *J. mandshurica* разного возраста. Черная линия - деревья появившиеся до 1979 г. (g_2), серая линия - после 1980 г (g_1).

По горизонтали – календарный год; по вертикали – прирост, мм · 100.

Fig. 3. Tree-ring dynamics of 26 trees *J. mandshurica* different ages. Black line - the trees appeared before 1979 (g_2), the gray line - after 1980 (g_1). X-axis - the calendar year; y-axis - increment, mm · 100.

Пики приростов у разных деревьев по годам совпадают, что говорит о благоприятности климатических условий года для ореха маньчжурского. А также по календарному возрасту модельных деревьев можно отметить, что наибольший прирост отмечается в возрасте от 10 до 20 лет, в пререпродуктивный период орех интенсивно набирает биомассу. Максимальный прирост *J. mandshurica* отмечен в 1958, 1957 и 2005 гг., минимальный прирост в 1950 и 1951 гг. Периоды подъема радиального прироста наблюдались: 1953-1958, 1981-1984, 2002-2005 гг. Периоды падения: 1958-1961, 1964-1979, 2013-2015 гг.

У *T. cordata* отмечен максимальный прирост в 1984, 2000 и 2008 гг., минимальный – в 1973, 1993 и 1995 гг. (рис.4). Периоды подъема радиального прироста наблюдались: 1996-2004, 2005-2007 гг. Периоды падения: 1946-1950, 1990-1995, 2007-2015 гг.

Периоды подъема и максимальных приростов у *J. mandshurica* и *T. cordata*, как правило, не совпадают. Причем увеличение радиальных приростов *J. mandshurica*, что способствовало его интенсивному росту, отмечаются на 5-10 лет раньше, чем у липы. В условиях Раифы увеличение радиальных приростов у липы наблюдается в возрасте 50-60 лет. Как отмечают некоторые авторы (Чистякова, 1987; Евстигнеев, 2004) для липы характерны сравнительно медленные темпы роста и развития, сравнительно большая продолжительность жизни. Молодое генеративное состояние в естественных условиях начинается с 30-40 лет, зрелое – с 51 до 100 лет, именно в этот период и отмечается наибольший радиальный прирост. Средние значения радиального прироста годовичных колец деревьев разного возраста, представлены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

Средние показатели радиального прироста *J. mandshurica* и *T. cordata*

Table 4. The average radial growth rates of *J. mandshurica* and *T. cordata*

Вид и число деревьев Species and number of trees	Ср. возраст/Прирост g2, мм Avg. age / Growth g2, mm	Ср. возраст /Прирост g1, мм Avg. age / Growth g1, mm	Ср.возраст/Средний прирост, мм Avg. age / Avg. increase, mm
<i>J. mandshurica</i> n=26	$\frac{54}{2.5 \pm 0.2}$	$\frac{33}{4.1 \pm 0.2}$	$\frac{42}{3.3 \pm 0.2}$
<i>T. cordata</i> n=12	$\frac{65}{2.6 \pm 0.1}$	$\frac{49}{2.4 \pm 0.1}$	$\frac{62}{2.5 \pm 0.1}$

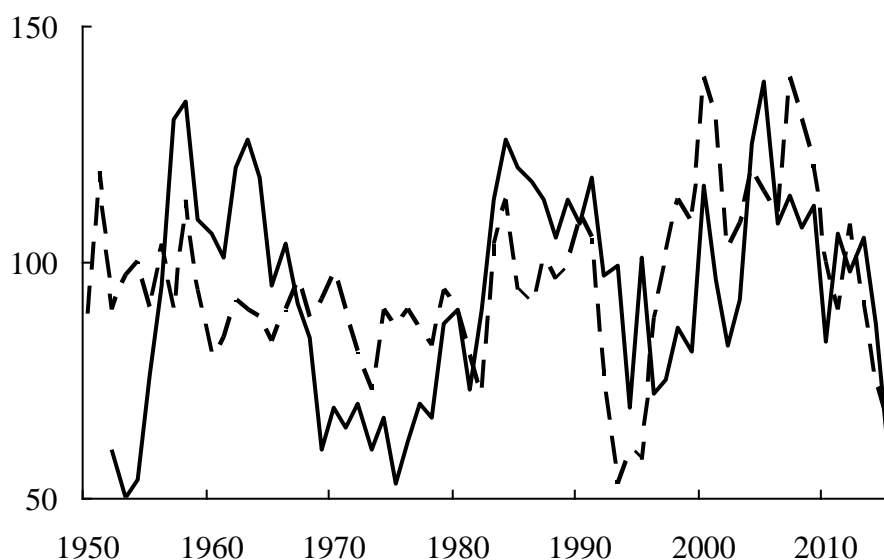


Рис. 4. Древесно-кольцевые хронологии по ореху (сплошная) и липе (пунктирная) в условиях совместного произрастания 76 кв. Раифского участка ВКГПБЗ.

По горизонтали – календарный год; по вертикали – индексы прироста, %

Fig. 4. Tree-ring chronology of walnut (solid) and lime (dotted) in conditions of joint growth of 76 square meters Raifa section of VKSNBR.

X-axis - the calendar year; y-axis - growth indices, %.

В результате стандартизации абсолютных значений радиального прироста модельных деревьев были получены индексы прироста и построены две хронологии по ореху и липе (рис. 4). Интенсификация радиальных приростов ореха маньчжурского обусловлена большей, чем у липы мелколистной, площадью листовой поверхности, как у виргинильных, так и генеративных растений. *T. cordata* уступает ореху и в размерных характеристиках ствола, так высота ствола у молодых генеративных деревьев составляет 10 – 14 м, а диаметр ствола 20 – 22 см, у зрелых – 15 – 16 м и 30 – 36 см соответственно.

Корреляционный анализ между индексами прироста и метеофакторами показал, что радиальный прирост ореха маньчжурского положительно реагирует на температуру января и особенно мая ($P < 0.01$), а так же была установлена положительная связь прироста с осадками июня (Табл. 5). Таким образом, радиальный рост годичных колец *J. mandshurica* находится под влиянием температуры воздуха зимне-весеннего периода, и количества осадков в начале летнего периода.

Напротив, для морозостойкой *T. cordata* более важными оказываются характеристики летнего периода – обнаружена относительно высокая связь радиального прироста с температурой и осадками июля ($P < 0.05$).

ТАБЛИЦА 5

Результаты корреляционного анализа индексов прироста деревьев
с климатическими данными январь-август,
(над чертой – орех, под чертой – липа)

Table 5. Results of the correlation analysis of tree growth indices
with climatic data from January-August,
(above the line - a walnut, under the line - a lime tree)

Месяц Month	Коэффициент корреляции Coefficient of correlation	
	Температура, °С Temperature, °C	Осадки, мм Precipitation, mm
январь January	$\frac{0.28^*}{0.13}$	$\frac{0.12}{0.04}$
Февраль February	$\frac{0.24}{0.01}$	$\frac{0.10}{0.00}$
Март March	$\frac{0.03}{0.17}$	$\frac{0.1}{0.08}$
апрель April	$\frac{-0.09}{0.14}$	$\frac{0.14}{-0.17}$
май May	$\frac{0.32^{**}}{0.12}$	$\frac{-0.23}{0.23}$
июнь June	$\frac{0.1}{0.03}$	$\frac{0.27^*}{0.18}$
июль July	$\frac{0.05}{-0.25^*}$	$\frac{0.17}{0.26^*}$
август August	$\frac{0.1}{0.23}$	$\frac{0.20}{0.00}$

Примечание: * – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$

Note: * – $P < 0.05$; ** – $P < 0.01$

Измерения восходящего потока воды по сосудам ксилемы у ореха маньчжурского показало, что в суточном ходе сокодвижения наблюдается один пик. Максимальные значения приходятся на время с 11.00 до 14.00 ч. Максимальные суточные значения потока воды наблюдались в конце июля и в начале августа (до $0.23 \text{ кг} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$). Минимальные значения – весной и осенью ($0.02 \text{ кг} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$), а также в дни с пасмурной и дождливой погодой. Наблюдается высокая корреляция сокодвижения с солнечной радиацией ($R=0.8$) и

температурой воздуха ($R=0.9$). С влажностью воздуха наблюдается отрицательная связь ($R=-0.7$). Наибольшие значения сокодвигения наблюдались, когда солнечная радиация достигала 700 Wm^{-2} в июне и августе, при температуре воздуха выше $+26^\circ\text{C}$ и влажности 40% и ниже.

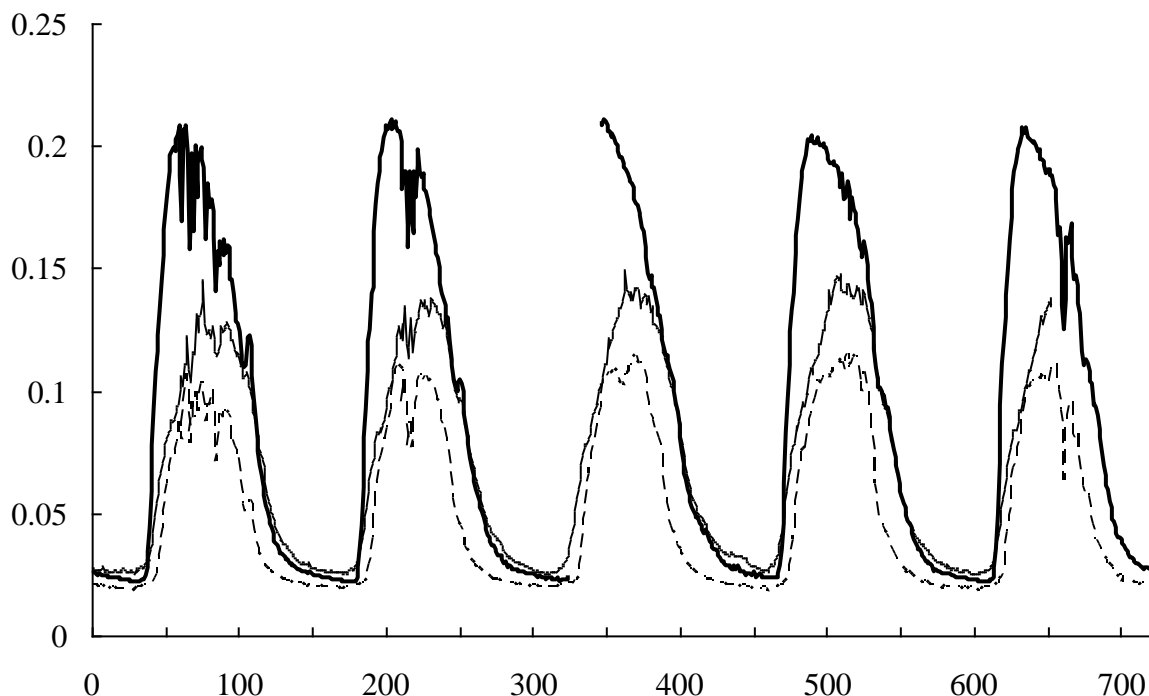


Рис. 6. Стволовое сокодвигение у лиственных деревьев в период с 29 июля по 02 августа 2016 года. Орех - толстая линия, береза - тонкая линия и липа - пунктирная.

По горизонтали – десятиминутки; по вертикали – мощность сокодвигения, кг/ч·см

Fig. 6. Stem sap flow from deciduous trees from July 29 to August 2, 2016. Walnut - a thick line, a birch - a thin line and a linden - dotted.

X-axis - ten minutes; y-axis – sap flow power, kg / h·cm.

Сопоставление данных по сокодвигению проводили в сравнении светолюбивых видов – ореха и березы с теневыносливой липой, в условиях совместного произрастания, что показало высокую синхронность ($R=0.9$). Однако, у *T. cordata* наблюдаются невысокие значения восходящих потоков воды, по сравнению с *J. mandshurica* (рис. 6). Например, в жаркие дни с 29 июля по 2 августа 2016 года, в 12-13 часов дня у липы сокодвигение не превышало значений $0.11 \text{ кг}\cdot\text{час}^{-1}\text{см}^{-1}$, а у ореха достигали $0.22 \text{ кг}\cdot\text{час}^{-1}\text{см}^{-1}$, активность сокодвигения у *Betula pendula* занимает промежуточное положение. И хотя береза является самой светолюбивой породой в Восточно-европейских лесах (Восточно-европейские..., 2004), и на исследуемых участках занимает 1 ярус, поднимаясь даже чуть выше ореха до 24 м, она уступает ему существенно по общей площади листовой поверхности. Такие различия

в сокодвижение у лиственных деревьев, связаны не только с различными экологическими требованиями к фактору освещенности, но и разной площадью листовой поверхности и разной высотой стволов. Эти параметры у липы всегда меньше чем у ореха. Таким образом, в жаркие засушливые дни в результате сильной транспирации ореху маньчжурскому требуется больше воды, чем аборигенным теневыносливым видам, в частности, липе мелколистной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Липа мелколистная, как аборигенный вид, обладает большей приспособленностью к природным условиям зоны хвойно-широколиственных лесов европейской части России, чем орех маньчжурский, произрастающий в естественных условиях на богатых почвах в составе долинных широколиственных и кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока. Вегетационный период ореха не превышает вегетационный период липы, что создает предпосылки для его полного развития в условиях Раифского леса ВКГПБЗ. Высокая семенная продуктивность, хорошая всхожесть семян, выживаемость проростков и ювенильных растений обеспечивает полночленность и устойчивость его популяции. Большое значение для поддержания вида в условиях более континентального климата имеет интенсивное накопление биомассы листвы, обеспечивающей ореху высокие приросты древесины и хорошее сокодвижение.

Вместе с тем, более континентальный климат Среднего Поволжья, с экстремально низкими температурами зимой и засухой в летний период, порой приводит к снижению жизнеспособности отдельных особей ореха, о чем свидетельствуют морозобойные трещины на их стволах.

В исследованных сообществах липа, как правило, представлена различными жизненными формами (одноствольное дерево, порослеобразующее дерево, куртинообразующее дерево), позволяющими виду интенсивно внедряться под полог культур ореха и постепенно вытеснять его. Это доказывается высокой численностью липы, ее хорошим возобновлением и почти полночленной возрастной структурой популяции. Конкуренция с липой является ведущим лимитирующим фактором развития ореха в естественных фитоценозах. При надлежащем уходе за культурой ореха маньчжурского его насаждения могут развиваться успешно.

Полученные результаты представляют интерес для понимания механизмов адаптации древесных растений произрастающих за пределами своего ареала. В дальнейшем планируется изучение транспирации, фотосинтеза, содержания в листьях хлорофилла и биохимический анализ древесного сока (пасоки) ореха маньчжурского.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авеличева С.Н. 2005. Маньчжурский орех как источник сырья для повышения качества непродовольственных товаров. Владивосток. 2005. 100 с .
2. Бакин О. В. 2001. Памятник науки Раифа-Свияжск. Казань. С. 66-76.
3. Воронов А.Г. 1973. Геоботаника. М. 384 с.
4. Восточно-европейские леса (История в голоцене и современность). 2004. М. 478 с.
5. Дерюга Е.С., Мурзов А.М. 1977. Состояние культур экзотов и естественное расселение их в Раифском лесном массиве. Тр. Волж.-Камс. гос. зап-ка. вып. III. Казань. С.61-79.
6. Евстигнеев О.И. 2004. Популяционные стратегии видов деревьев. В кн.: Восточно-европейские леса (История в голоцене и современность). М. С. 176-204.
7. Иванов В.Б. 2005. Аннотированный список растений коллекции дендрария Волжско-Камского государственного природного заповедника. Тр. Волж.-Камс.гос. зап-ка. вып. VI. Казань. С. 343-375.
8. Лапин П.И. 1972. О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений. — Бюл. ГБС. 83: 10-18.
9. Методы дендрохронологии. 2000. Учебно-методическое пособие. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск. 80 с.
10. Рейф О.Ю. 2013. Эколого-географические условия местопроизрастания ореха маньчжурского на юге Дальнего Востока. В сб.: Состояние лесов и актуальные проблемы лесоуправления: Тез. докл. Всероссийской конференции с международным участием. Хабаровск. С. 402-405.
11. Сушко М. Т. 1973. Маньчжурский орех и его ресурсы на Дальнем Востоке. — [Раст. ресурсы](#). 9(2): 271-279.
12. Тишин Д.В. 2011. Дендрозкология (методика древесно-кольцевого анализа). Казань. 34 с.
13. Фардеева М.Б., Тишин Д.В., Сафиуллина Н.И. 2016. Интродукция *Juglans mandshurica* Maxim. в условиях Среднего Поволжья и особенности его онтогенеза. В сб.: Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Тез. докл. Шестой Международной научной конференции. Санкт-Петербург. с. 380-383
14. Чистякова А.А. 1987. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов. В кн.: Популяционная экология растений. М. с. 39-43
15. Штильмарк Ф.Р. 1996. Историография российских заповедников (1895-1995). М. 340 с.
16. Cermak J., Kucera J., Nadezhdina N. 2004 Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. — *Trees*. 18(5): 529-546.
17. **Hammer** O. 2001. Past – PAleocological STatistics, ver. 3.0. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.

18. Holmes R.L. 1994 Dendrochronological Program Library users manual. Tucson. 51 p.
19. Holmes R.L. 1983. Computer assisted quality control in tree-ring dating and measurement. — *Tree-Ring Bulletin* 43: 69–78.
20. Kucera, J., Cermak J., Penka M. 1977. Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics.— *Biol. Plant.* 19(6): 413-420.
21. Rinn F. 2011. TSAP-Win – Time Series Analysis and Presentation for Dendrochronology and Related Applications, ver. 4.6. Heidelberg. 92 p.
22. Tishin D., Fardeeva M., Chizhikova N., Rizatdinov R. 2018. Acclimation of *Juglans mandshurica* Maxim. and *Phellodendron amurense* Rupr. in the Middle Volga region. — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 107(1): 1-5.

MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL FEATURES OF *JUGLANS MANDSHURICA*
(JUGLANDACEAE) IN CONDITIONS OF INTRODUCTION IN THE TERRITORY OF THE
VOLGA-KAMA RESERVE (RESPUBLICA TATARSTAN)

© D.V. Tishin,¹ M.B. Fardeeva, R.R. Rizatdinov, N.A. Chizhikova

Kazan federal university, Kazan

¹E-mail: dtishin@kpfu.ru

SUMMARY

The aim of the work was to identify the mechanisms of population stability of *Juglans mandshurica* Maxim., introduced in the Middle Volga region. Four cenopopulations of *J. mandshurica* growing in the mixed *Tilia cordata* . forest stands of the Volga-Kama Reserve (Republic of Tatarstan) were studied. The carried studies of tree-ring radial growth and stem sap movement *J. mandshurica* are pioneering for this type of habitats and revealed the main climatic factors determining the growth of annual rings and the ascending flow of water along the vessels of xylem. The dynamics of abundance, density, age and spatial structure of four cenopopulations were monitored for five years. Age stages of individuals were defined on the basis of morphometric and dendrochronological analyzes. The results of study indicate that the walnut was naturalized in the forests of the reserve, has good seed germination and high productivity of generative (adult, reproductive) individuals. At the same time, *T. cordata* is a successful competitor to the *J. mandshurica*, therefore reforestation process reduces the development of its sprouts.

Keywords: *Juglans mandshurica*, introduction, cenopopulation, ontogenetic groups, radial growth, sap flow, Volga-Kama Reserve.