

СТРУКТУРА ПОЛОГА В СОМКНУТЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРАЗИИ

Е.Ю. Грюнталь

Мытищинский филиал МГТУ им. Н.Э. Баумана (МЛТИ-МГУЛ),
Россия, 141005, Московская обл., г. Мытищи-5, ул. 1-я Институтская, д. 1, МГУЛ; kzk@list.ru

Реферат. Рассматривается структура листовенничного полога на уровне микрообщества, в условиях непосредственного контакта его элементов. При смежном произрастании у особей должен максимально реализоваться генетический диапазон вида по морфологическим признакам (линейным размерам, параметрам архитектоники крон и пр.) и экологическим свойствам, особенно в отношении света, что подтверждается нашими результатами. Анализ проведен по компактным био группам из 10 деревьев, взятым в качестве моделей в сомкнутых листовенничниках Хабаровского края и Магаданской области. Соотношение высот и индексов крон представлено четырьмя вариантами: а – лидер по высоте с короткой кроной, б – то же с протяженной кроной; в – отстающие в росте с короткой кроной, г – то же с длинной кроной. Светолюбивые особи не могут содержать слишком длинную крону, и либо, если им позволяют обстоятельства и генетический потенциал, занимают лидирующие позиции (а), либо становятся кандидатами на отпад (в). Более теневыносливые деревья с относительно более длинной кроной вполне благонадежны как при опережении соседей в росте (б), так и при отставании от них (г). В некоторых био группах деревья с высотами, меньшими средних, оказались в среднем старше лидеров, т.е. дифференциация деревьев в процессе ценогенеза на господствующие, индифферентные и угнетенные, когда последние практически обречены на отмирание, не выглядит безусловной и очевидной. Индивидуальные экологические различия могут иметь определенное хозяйственное значение как база для отбора, если подтвердится версия, что более светолюбивые растения не только могут достичь большей высоты, но и сделают это быстрее, т.е. древесину дадут более скороспелую.

Ключевые слова. Лиственница, теневыносливость, долговечность, параметры кроны.

Введение

Лиственница – одна из наименее теневыносливых лесообразующих пород таежной зоны (Гроздов, 1952; Мелехов, 1980; Ткаченко, 1955). Хорошо известно, что уровень светового довольствия – генетически закрепленный признак для определенного вида растения. Требовательность древесных растений к интенсивности освещения проявляется, в том числе, и в относительно небольшой по длине доле живой кроны («индекс кроны») в сомкнутых древо-

стоях. Индекс кроны – это отношение длины живой кроны к общей высоте дерева.

Вопросы изучения и моделирования вертикальной структуры древостоев популярны среди исследователей, однако анализ строения полога чаще всего осуществляется на протяженных участках, что позволяет использовать статистические методы; структура лиственничного полога на уровне микросообщества, в условиях непосредственного контакта его элементов практически не рассматривается (Бузыкин и др., 1985; Василевич, 1983; Дымина, Ершова, 2008; Ипатов, Кирикова, 1989; Ипатов, Тархова, 1975). Между тем, именно в условиях смежного произрастания особей должен был бы максимально реализоваться генетический диапазон вида по морфологическим признакам (линейным размерам, архитектоники крон и пр.) и экологическим свойствам, особенно в отношении света (Ипатов, 1968; Тиходеева и др., 2010).

Методы и материалы

Анализ проведен по компактным био группам из 10 деревьев лиственницы даурской (*Lárix dahúrica*), взятым в качестве моделей в насаждениях Хабаровского края и Магаданской области. В какой-то мере такие группировки тождественны ценочайкам Ипатова. (Строго говоря, ценочайкой следует считать группу деревьев, непосредственно окружающих т.н. «эдификатора» – лидера. В нашем случае это требование не соблюдено, однако все модельные деревья растут компактно и, безусловно, взаимодействуют, если такое взаимодействие вообще существует). Дополнительно по неполной схеме (без данных по кронам) в Магаданской области изучались два древостоя лиственницы даурской (Як 11 и Як 12), в Республике Коми – ельник и пихтарник, соответственно ель сибирская (*Picea obováta*) и пихта сибирская (*Abies sibírica*).

Анализ осуществлялся в двух направлениях: внутри микросообществ и между ними; последнее с учетом таксационных характеристик насаждений. Рассматривались морфометрические параметры деревьев (высота, диаметр, относительная длина кроны, а также возраст) и основные таксационные характеристики насаждений, где были заложены пробные площадки.

Результаты

В Хабаровском крае исследования проводились на территории Аянского лесхоза Нельканского лесничества (ПП 1 – ПП 6), в Магаданской области – в Оротуканском лесхозе (Ир 1 и Ир 2). Пробные площади были заложены на участках с относительно ровной поверхностью и на пологих склонах в разных типах леса, относящихся к таежной лесорастительной зоне дальневосточного таежного лесного района (табл. 1).

Изначально, с учетом небольшого объема выборки, ограниченного поставленной задачей, не предполагалось получить статистически значимые результаты. Тем не менее, некоторые закономерности все же обращают на себя внимание.

Таблица 1. Характеристика и параметры пробных площадей

Пробные площади	Рельеф	Тип леса	Полнота	Класс бонитета
ПП 1	надпойменная терраса	листвяг бруснично-багульниковый	0.6	4
ПП 2	терраса	листвяг голубично-моховой	0.5	5
ПП 3	терраса	листвяг бруснично-моховой	0.6	5
ПП 4	склон 3° СВ экспозиции	листвяг бруснично-лишайниковый	0.6	5
ПП 5	склон 8° Ю экспозиции	листвяг бруснично-ольшаниковый	0.75	4
ПП 6	пойма	листвяг сфагновый	0.6	5а
Ир 1	склон 5° ЮВ экспозиции	листвяг багульниковый	0.9	5а
Ир 2	пойма	листвяг багульниковый	0.4	5б

Можно отметить примерное равенство средних значений индекса кроны на разных ПП и стабильность уровня его варьирования внутри каждой группы (20-23%; за исключением ПП 1 и Ир 1, представленной двумя поколениями – там 30%; табл. 2).

Таблица 2. Параметры модельных деревьев (в скобках - стандартное отклонение)

ПП	Средняя высота	Диаметр	Длина кроны	Индекс кроны
	Н, м	Д, см	Л кр, м	
ПП 1	17.3(1.18)	19.0(2.41)	9.1(2.12)	0.52(0.12)
ПП 2	14.6(1.59)	18.7(3.18)	6.1(1.94)	0.41(0.09)
ПП 3	15.2(0.54)	13.7(1.87)	6.0(1.28)	0.39(0.08)
ПП 4	13.2(1.23)	14.1(2.20)	5.7(1.18)	0.43(0.08)
ПП 5	18.2(1.14)	18.2(1.57)	7.2(1.35)	0.40(0.09)
ПП 6	9.0(0.86)	10.5(1.24)	3.9(0.95)	0.43(0.09)
Ир 1	8.8(1.58)	8.1(1.88)	3.7(0.97)	0.43(0.13)
Ир 2	7.4(1.57)	6.4(1.70)	3.4(0.96)	0.47(0.10)

Средние параметры крон не зависят от условий места (разные классы бонитета) и возраста (среднего для площадки), который, однако, на всех ПП не ниже спелого. Корреляция индекса кроны с полнотой не достоверна и составляет минус 0.21. Отрицательный знак этой связи вполне логичен – чем выше сомкнутость, тем больше доля очищаемости ствола.

При анализе корреляции индекса кроны с высотой и с возрастом деревьев *в пределах био группы* как тенденцию можно упомянуть только знак коэффициента (табл. 3). Связь с высотой обратная в двух самых высокополнотных древостоях (ПП 5 и Ир 1). Видимо, в таких условиях повышенной конкуренции за свет дифференциация полого по светолюбию проявляется наиболее четко:

наименее теневыносливые деревья, сохраняющие крону только на вершине, вынуждены значительно опережать соседей. В менее сомкнутых древостоях картина пестрая, за исключением ПП 2, где наблюдается высокая положительная корреляция; здесь наиболее крупные деревья проявляют свое превосходство по всем статьям, в том числе и по развитию и сохранности крон.

Анализ корреляции параметров кроны и высот деревьев с возрастом носит формальный характер в силу малой выборки при высоком варьировании. Более целесообразным представляется сопоставление деревьев с крайними характеристиками. выше и ниже среднего.

Таблица 3. Показатели связи

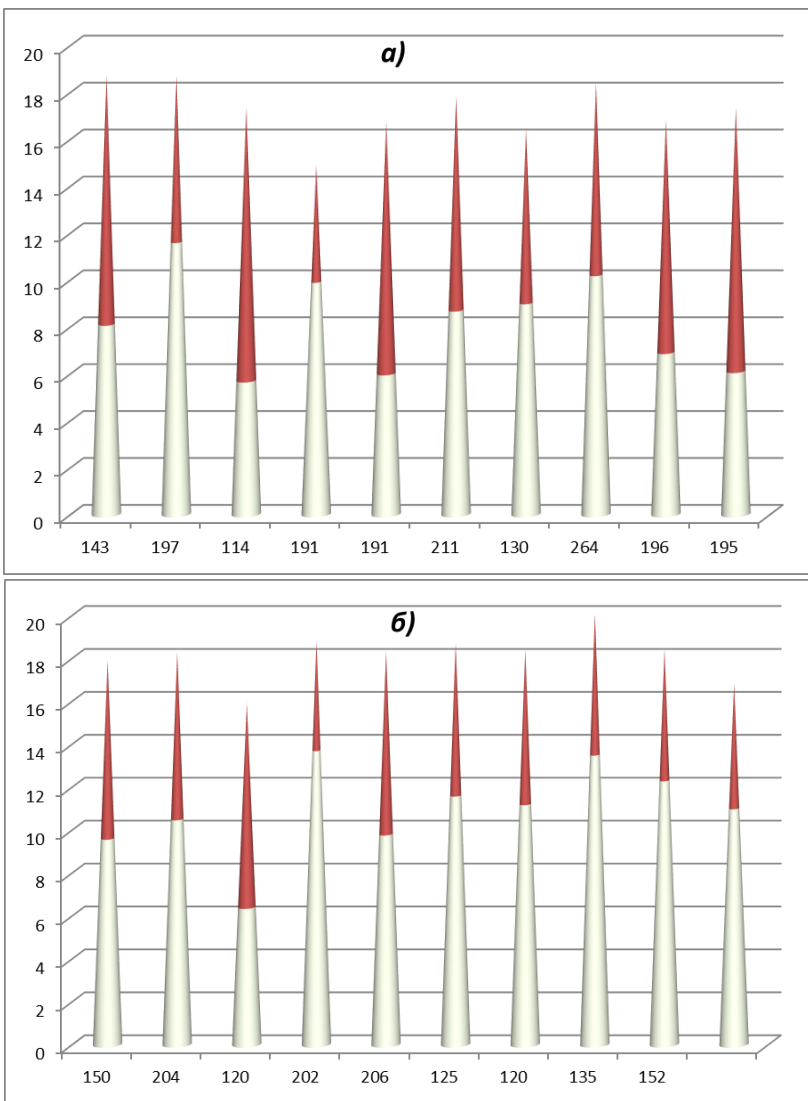
ПП	Корреляция индекса кроны с высотой (Н) и возрастом (А) внутри биогрупп. (в скобках – уровень значимости. %)		Двухфакторная корреляция индекса кроны дерева с его высотой и возрастом внутри биогрупп (в скобках – уровень значимости. %)
	Н	А	Н и А
ПП 1	0.14 (0.41)	-0.32 (70)	0.156 (60)
ПП 2	0.92 (6.84)	0.75 (>98)	0.870 (>99.99)
ПП 3	0.52 (1.71)	-0.13 (30)	0.281 (30)
ПП 4	0.08 (0.22)	-0.38 (70)	0.216 (40)
ПП 5	-0.66 (-2.47)	-0.22 (40)	0.392 (95)
ПП 6	0.21 (0.60)	-0.53 (80)	0.303 (80)
Ир 1	-0.48 (-1.54)	0.27 (50)	0.198 (40)
Ир 2	-0.18 (-0.50)	0.08 (<10)	0.060 (10)

Дискуссия

Обозначить какую-либо линейную зависимость между параметрами деревьев одной биогруппы не позволяет их малочисленность. Тем не менее, отдельные парадоксальные соотношения заметить можно. У некоторых ПП структура полога выглядит вполне логично. Так, на ПП 1 самые отстающие в росте деревья 4 и 7 имеют и наименее развитые кроны. На ПП 2 это относится к деревьям 7 и 8, тогда как самое высокое дерево 2 имеет и самую протяженную крону. На ПП 3 дерево с 9-м рангом высоты имеет самую короткую крону, а два самых высоких – 2-ю и 3-ю по протяженности и т.п. В то же время, на ПП 1 самое высокое дерево 2 имеет 9-ю по длине крону, на ПП 4 дерево 2-й высоты – восьмую по рангу крону, на ПП 5 два самых высоких дерева имеют самые короткие кроны, а самое отстающее – самую длинную. На ПП 6 дерево первой высоты имеет почти самую короткую крону. На Ир 1 и Ир 2 самые длинные кроны у деревьев 10-й и 8-й высоты соответственно, на Ир 2 у дерева 2-й высоты крона самая короткая. В целом, соотношение высот и индексов крон представлено четырьмя вариантами: а – лидер по высоте с короткой кроной, б – то же с протяженной кроной; в – отстающие в росте с короткой кроной, г – то же с длинной кроной. Светолюбивые особи не могут содержать слишком длинную крону, и либо, если им позволяют обстоятель-

ства и генетический потенциал. занимают лидирующие позиции (а), либо становятся кандидатами на отпад (в). Более теневыносливые деревья, с относительно более длинной кроной, вполне благонадежны как при опережении соседей в росте (б), так и при отставании от них (г).

Другими словами, достаточно часто повышенная энергия роста оказывается сопряжена с особым светолюбием дерева, которое проявляется в сохранности кроны только на самой вершине, т.е. практически без затенения. В то же время, существование дерева в середине и даже в нижней части полога не всегда означает его угнетение; отставание в росте в сочетании с длинной живой кроной можно трактовать как приспособление к полутеневому режиму, тогда как малая высота и короткая крона в самом деле могут свидетельствовать о низкой жизнеспособности. Схемы вертикальной структуры полога некоторых био групп представлены на рис. 1.



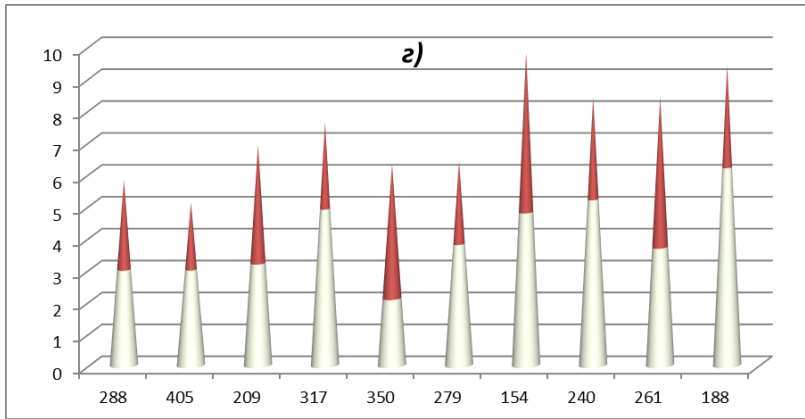


Рисунок 1. Высота и протяженность кроны моделей, метры
Под каждой моделью указан ее возраст, лет.
а) – на ПП 1; б) – на ПП 5; в) – на ИР 1; з) – на ИР 2

Одновременно стоит обратить внимание на возраст перечисленных деревьев. В более или менее одновозрастных древостоях картина не так красноречива, как в разновозрастных. В древостое Ир 1 самому низкому дереву с самой длинной кроной 400 лет, в Ир 2 дереву с самой длинной кроной и 8-й высоты – 350 лет, старше него только дерево 10-высоты и 6-й длины кроны (405 лет). Любопытно также положение дерева 3 на ПП 1. Когда оно «поселилось» в данном ценозе, смежным деревьям было в среднем 70 лет. Дерево выжило и на сегодняшний день занимает положение в середине полога (5-й ранг высоты), зато крона у него самая длинная. Можно пытаться объяснить этот факт молодостью модели (114 лет), однако весь этот период оно находилось *под пологом*, и сохранить крону было не просто. На ПП 5 самое короткое дерево с самой протяженной кроной также моложе большинства. Таким образом, вполне хрестоматийно привычное представление, что физическое развитие древесного растения детерминируется его положением в пологе, определяемым во многом случайными причинами, подтверждения не находит.

Наконец, можно сопоставить возрасты деревьев выше средней высоты и ниже нее. Результаты приведены в табл. 4.

Считается, что изреживание полога происходит за счет элиминации угнетенных особей, для светлюбивой лиственницы это можно было бы считать аксиомой. Однако, средний возраст деревьев, превышающих среднее, в некоторых случаях оказался ниже такового для деревьев, уступающих среднему по высоте (табл. 4). Обращаем еще раз внимание, что мы не говорим о безусловной достоверности вывода, так как выборка (10 деревьев) очень мала, а увеличивать ее нет смысла, поскольку такое сообщество уже не будет взаимодействовать внутри себя по принципу «каждый с каждым». Кроме того, дисперсия возраста там, где отмечен указанный тренд, велика (в группах с близкими возрастными эта закономерность – чисто по арифметическим причинам – не наблюдается). Так что можно говорить только о не совсем очевидных тенденциях в процессе формирования отдельных древесных фитоценозов.

Подтвердить или опровергнуть реальность такой тенденции можно было бы за счет увеличения числа повторностей, однако сейчас таких данных у нас пока нет.

Любопытно, что аналогичная картина наблюдается в пихтарнике. Пихта, известная своей теневыносливостью, проявила на исследуемом участке большую долговечность, находясь в подчиненном положении (табл. 4).

Таблица 4. Возраст моделей разных фракций по высоте (Н)

Пробные площади	Полнота	Средний возраст	Средний возраст моделей, у которых $H < H_{ср}$	Средний возраст моделей, у которых $H > H_{ср}$
Хабаровский край				
ПП 1	0.6	183.2	180.6	185.8
ПП 2	0.5	292.1	289.0	298.3
ПП 3	0.6	140.8	143.0	139.9
ПП 4	0.6	154.7	152.7	157.8
ПП 5	0.75	157.1	135.0	163.4
ПП 6	0.6	184.3	192.2	176.4
Магаданская область				
Ир 1	0.89	208.2	252.3	178.8
Ир 2	0.4	269.1	306.2	232.0
Як 11	0.1	123.5	124.5	122.0
Як 12	0.22	118.9	122.0	116.4
Республика Коми				
Ельник	0.7	138.7	137.0	140.0
Пихтарник	0.6	148.3	169.3	132.5

В качестве рабочих вариантов интерпретации замеченного эффекта предлагаются следующие гипотезы (только для лиственницы на северном и северо-восточном пределе лесной зоны).

1. Превышение более молодыми деревьями высот предшествующих поколений может свидетельствовать о реальном потеплении климата и, как следствие, об улучшении почвенных условий из-за ускорения переработки органики.

2. Возможно. признаки медленного роста и большей продолжительности жизни сцеплены генетически. В этом случае дифференциация деревьев в процессе ценогенеза на господствующие, индифферентные и угнетенные (Лебединский, 1996), когда последние практически обречены на отмирание, не выглядит безусловной и очевидной.

Выводы

В сомкнутых насаждениях лиственницы на северо-востоке Евразии присутствуют деревья четырех типов. Среди лидеров по высоте могут быть деревья: а) с высокоподнятой короткой и б) с довольно протяженной кроной. Среди деревьев подчиненного положения также могут быть деревья: в) с

короткой кроной и г) с довольно протяженной кроной. Если деревья типов а) и б) могут различаться по требовательности к свету (а – более светолюбивые), а об отличиях в их потенциальной жизнеспособности по этим параметрам ничего сказать нельзя, то деревья типов в) и г) различаются по требовательности к свету аналогично, однако наличие «длинной» кроны у деревьев типа г) однозначно свидетельствует об их благонадежности. Косвенным подтверждением этой гипотезы служат значительные возрасты таких «подчиненных» деревьев, превышающие средний возраст соседей. Для проверки этого предположения необходим анализ более массового материала.

Полученные данные о структуре микросообществ по возрасту, линейным размерам и параметрам крон свидетельствуют о существовании дифференциации древесных растений по экологическим свойствам не только между видами, но и внутри них. Общеизвестно, что требовательность к освещенности у древесных с возрастом увеличивается и достигает максимума в генеративной фазе онтогенеза. У молодняка, поселившегося в сомкнутом лиственничнике, вполне есть шанс выжить и достичь основного полога. Вместе с тем, на пике светолюбия индивидуальные требования могут значительно различаться. В результате чего более старые деревья, потеряв лидерство по высоте, вполне благонадежны и не испытывают никаких признаков угнетения. Возможно, эти парадоксальные и не единичные, как видно, случаи, можно трактовать как проявление существования более широкого диапазона требовательности к свету у лиственницы, чем принято считать, во всяком случае, на северо-восточных пределах ее ареала в Евразии. Относительно большей потенциальной долговечности по нашим данным выводы делать рано, поскольку не факт, что более молодые на сегодняшний день лидеры полога проживут меньше, чем занимающие подчиненное положение «реликты».

Индивидуальные экологические различия могут иметь определенное хозяйственное значение как база для отбора, если подтвердится версия, что несколько большая теневыносливость, сопряженная с линейными размерами, уступающими потенциально возможным величинам в условиях конкретного древостоя, свойственна более долговечным и медленно растущим особям. И, наоборот, более светолюбивые растения не только могут достичь большей высоты, но и сделают это быстрее, т.е. древесину дадут более скороспелую (хотя, возможно, уступающую по механическим свойствам).

Список литературы

Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. 1985. Анализ структуры древесных ценозов. – Новосибирск. Наука. Сибирское отделение, 94 с.

Василевич В.И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. – Л. Наука. Ленингр. Отделение, 247 с.

Гроздов Б.В. 1952. Дендрология: учебник. – М.-Л. Гослесбуиздат, 436 с.

Дымина Г.Д., Ершова Э.А. 2008. Онтогенез фитоценозов. – В сб.: Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всерос. конф., ч. 5. Геоботаника. – Петрозаводск, с. 86-87.

Ипатов В.С. 1968. Дифференциация древостоев. – Вестник ЛГУ, вып. 4, № 21, с. 59-69.

Ипатов В.С., Тархова Т.Н. 1975. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории. – Бот. журн., т. 60, № 9, с. 1237-1250.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1989. Самоблагоприятствование в растительных сообществах. – Бот. журн., т. 74, №1, с. 14-21.

Лебединский В.В. 1996. Геометрические модели внутренней организации пространства насаждений. – Труды Дальневосточного НИИЛХ, вып 34, с. 106-123.

Мелехов И.С. 1980. Лесоведение: учебник для вузов. – М. Лесная промышленность, 406 с.

Тиходеева М.Ю., Лебедева В.Х., Ипатов В.С. 2010. Оценка влияния древостоя на развитие кроны дерева. – Вестник СПбГУ, сер. 3, № 1, с. 15-21.

Ткаченко М.Е. 1955. Общее лесоводство. – М.-Л., Гослесбумиздат, 600 с.

Статья поступила в редакцию: 20.11.2019

STRUCTURE OF SERRIED LARCH CANOPY IN THE NORTHEAST OF EURASIA

E.Y. Gryuntal'

Mytischki Branch of Bauman Moscow State Technical University (MFTI-MSFU),
1, 1st Institutskaya st., 141005, Mytischki. Moscow reg., Russian Federation; kzk@list.ru

Abstract. The structure of larch canopy on the microcommunity level is described in terms of direct contact of its elements. In case of adjacent growth genetic range of species should be maximally implemented by morphological features (linear dimensions, crown architectonics etc.) and environmental properties, particularly light conditions, which is confirmed by our results. The analysis was performed in compact biogroups of 10 trees taken as models in close-canopy larch stands of Khabarovsk and Magadan region. In general, the ratio of height and crown indexes is represented by four options: (a) leader in height with a short crown, (b) the same with an extended crown; c) stunted with a short crown, d) the same with a long crown. Light-demanding individuals can not have too long crown; either, if circumstances and genetic potential allow, they occupy a leading position (a) or become candidates for decease (c). More shade-tolerant trees with a relatively long crown look quite vital both when forestall neighbors in growth (b) and lagging from these (d). In some biogroups trees with heights less than average in the mean proved to be elder than dominants; i.e. the differentiation of trees in the process of coenogenesis into predominating, indifferent and depressed, the latter being almost doomed to extinction, does not look evident and unconditional. Individual ecological differences can have some economic value as a basis for selection, if we confirm the version that more light-demanding plants not only can achieve greater heights, but will do it quicker, i.e. will give a more precocious wood.

Keywords. Larch, shadow-resistance, longevity, crown parameters.

References

Buzykin A.I., Gavrikov V.L., Sekretenko O.P., Khlebopros R.G. 1985. *Analiz struktury drevesnykh tsenozov* [Analysis of the structure of woody cenoses]. Novosibirsk, Nauka, 94 p.

Vasilevich V.I. 1983. *Ocherki teoreticheskoi fitotsenologii* [Theoretical Studies in phytocenology]. Leningrad, Nauka, 247 p.

Grozdoz B.V. 1952. *Dendrologiya: uchebnik* [Dendrology: textbook]. Moscow-Leningrad, Goslesbumizdat, 436 p.

Dymina G.D., Ershova E.A. 2008. *Ontogenez fitotsenozov* [Ontogenesis of phytocenoses]. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka: Materialy Vserossiyskoy konferentsii. Ch. 5: Geobotanika* [Fundamental and Applied Problems of Botany at the beginning of the 21st century: Proceedings of the conference. Part 5: Geobotany]. Petrozavodsk, pp. 86 - 87.

Ipatov V.S. 1968. *Differentsiatsiya drevostoev*. [Differentiation of stands]. Bulletin of Leningrad State University, vol. 4, pp. 59-69.

Ipatov V.S., Tarkhova T.N. 1975. Kolichestvennyi analiz tsenoticheskikh effektov v razmeshchenii derev'ev po territorii [Quantitative analysis of cenotic effects of tree allocation on the territory]. *Bot. Journ. – Botanical magazine*, vol. 60, no. 9, pp. 1237-1250.

Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1989. Samoblagopriyatstvovanie v rastitel'nykh soobshchestvakh [Self-support in plant communities] *Bot. Journ. – Botanical magazine*, vol. 74. no. 1, pp. 14-21.

Lebedinskii V.V. 1996. *Geometricheskie modeli vnutrennei organizatsii prostranstva nasazhdenii* [Geometrical models of the interior organization of stand space]. *Trudy Dal'nevostochnogo NIILKh* [Proceedings of the Far East Institute of Forestry], vol. 34, pp. 106-123.

Melekhov I.S. 1980. *Lesovedenie: uchebnyk dlya vuzov* [Forestry: textbook for high schools]. Moscow. Lesnaya promyshlennost', 406 p.

Tikhodeeva. M. Yu., Lebedeva V.Kh., Ipatov V.S. 2010. *Otsenka vliyaniya drevostoya na razvitie krony dereva* [Assessing the impact of stand on the development of tree crown] Bulletin of St. Petersburg State University, ser. 3. no. 1, pp. 15-21.

Tkachenko M.E. 1955. *Obshchee lesovodstvo* [General forestry]. Moscow-Leningrad. Goslesbumizdat, 600 p.