

БОТАНИКА

УДК 581.5

Г. Г. Герасименко, В. С. Ипатов

ФОРМИРОВАНИЕ ДРЕВОСТОЯ СОСНЯКА
ЗЕЛЕНОМОШНО-ЛИШАЙНИКОВОГО В УСЛОВИЯХ ДЮННОГО РЕЛЬЕФА

Характерной особенностью сосновых лесов восточного побережья Ладжского озера (Олонецкий район Карельской АССР) является неоднородность мохово-лишайникового ковра. Территория, занятая этими сообществами, имеет хорошо выраженный дюнный рельеф. Дюны вытянуты вдоль берега озера с северо-запада на юго-восток, превышения высот достигают 4 м, расстояния между соседними вершинами дюн (или междюнными понижениями) — от 15 до 40 м. На этом расстоянии характер мохово-лишайникового покрова неоднократно меняется, несмотря на то, что почвенно-грунтовые условия в разных элементах рельефа остаются одинаковыми: сообщества вершин дюн и междюнных понижений формируются на песчаной почве с атмосферным увлажнением. Неоднородность напочвенного покрова определяется не только приуроченностью к разным формам рельефа, но и плотностью и возрастом древостоя. На вырубках господствуют лишайники (в основном *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*). Молодняки на вершинах и в понижениях различаются: на вершинах преобладают лишайники, древостой здесь реже, в понижениях доминируют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*), древостой более плотный и лучшей жизнестойкости. Таким образом, фитоценозы разных форм рельефа в данном случае существенно различаются. Средневозрастные и спелые древостои практически во всех формах рельефа имеют одинаковый напочвенный покров, состоящий из зеленых мхов с небольшим участием лишайников, т. е. в такой ситуации один фитоценоз может включать в себя несколько примыкающих друг к другу повышений и понижений.

Наличие неоднородности надфитоценозического уровня, проявляющееся на участках небольшого размера и в разной степени в зависимости от возраста древостоя, создает целый ряд трудностей при классификации растительности. На основании наблюдений и проведенных исследований мы пришли к заключению, что сообщества сосняков в условиях дюнного рельефа представляют собой один тип леса. Имеющаяся неоднородность напочвенного покрова обусловлена двумя факторами: во-первых, разными временными стадиями развития сообществ; во-вторых, некоторыми различиями экотопа в разных элементах рельефа, проявляющимися лишь на ранних этапах развития древостоя.

В данной работе мы попытаемся проанализировать различия, имеющиеся в древостое в разных элементах рельефа, установить причины этих различий, представить процесс выравнивания древостоя в разных условиях рельефа по мере роста деревьев.

Мы изучили растительность двух участков, различающихся прежде всего возрастом древостоя: на 1-м участке возраст деревьев — 30 лет, на 2-м — 40. Каждый участок включает в себя два элемента рельефа: вершину дюны и междюнное понижение. Травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый покровы в одинаковых элементах рельефа на разных участках практически не различаются. На вершинах дюн доминируют *S. arbuscula* и *S. rangiferina*, образуя сплошной покров, мелкими латками встречаются *P. schreberi* и *D. polysetum*. Кустарничковый ярус представлен *Calluna vulgaris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea* и имеет общее покрытие до 5%. В междюнных понижениях господствует *P. schreberi* (проективное покрытие 90%), небольшими латками встречаются *S. arbuscula* и *S. rangiferina*. Из кустарничков отмечены *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris*, их проективное покрытие составляет около 10%.

Таблица 1. Характеристика древостоя

Признаки древостоя	Участок № 1		Участок № 2	
	Вершина	Понижение	Вершина	Понижение
Возраст, лет	30	30	40	40
Плотность, число деревьев на 1 га	7 тыс.	14 тыс.	5 тыс.	10 тыс.
Сквозистость, %	60	40	60	40
Средняя высота, м	6,0	8,5	8,0	11,0
Средний прирост в высоту, м	0,2	0,3	0,2	0,3
Средний радиус, см	3,63	5,15	4,32	6,05
Средний прирост по радиусу, см	0,12	0,17	0,11	0,15

Примечание: Средние значения высоты, радиуса и прироста в высоту и по радиусу приведены для господствующих деревьев.

На каждом участке в понижении и на вершине отобрано по 15 деревьев, у них с помощью бура взяты керны для определения возраста и характеристики хода роста деревьев; всего обследовано 60 деревьев. В выборку вошли только крупные господствующие деревья как наиболее полно отражающие условия среды. Степень освещенности под пологом древостоя измерялась с помощью показателя сквозистости — суммарной проекции всех просветов древесного полога в измеряемой точке [Ипатов В. С. и др., 1979]. Эти и некоторые другие характеристики древостоя приведены в табл. 1. Следует заметить, что сравнительный анализ древостоев разных элементов рельефа в пределах одного участка более надежен, нежели анализ древостоев одних и тех же элементов рельефа на разных участках, так как в последнем случае мешающее сравнению влияние оказывает неодинаковое окружение (соседство одного участка с вырубкой, другого — с плотным средневозрастным насаждением).

Влияние экотопа на развитие молодняков. Можно предположить, что условия экотопа, среди которых для успешного возобновления и развития подроста наиболее важны влажность почвы и воздуха, температура приземного слоя воздуха, освещенность, не одинаковы на вершине дюны и в понижении между дюнами. По-видимому, более благоприятные экологические условия создаются в междюнных понижениях. Здесь несколько выше влажность почвы и воздуха, меньше разница максимальных дневных и ночных температур, больше запасов весенней влаги, при обильных дождях возможно, хотя и незначительное, стекание воды по подстилке со склонов. В понижения попадает больше зачатков, вероятность появления всходов возрастает. Высказанное предположение подтверждает показатель

плотности древостоя. Число деревьев на единицу площади в понижениях на обоих участках в 2 раза больше, чем на вершине дюны (табл. 1).

О лучших условиях экотопа в понижении свидетельствует и другой факт. Высота и диаметр деревьев на вершине и в понижении существенно различаются, причем в понижении эти показатели значительно выше, несмотря на то, что плотность древостоя там также выше. Известно, что с увеличением плотности древостоя при прочих равных условиях высота и диаметр деревьев уменьшаются (Эйтинген Г. Р., 1918; Погребняк П. С., 1963; Мойров С. П., 1968; Луганский Н. А., Макаренко Г. П., 1976). Но нельзя забывать о том, что более плотные и интенсивно развивающиеся в понижении древостои создают более благоприятную для себя среду, о чем свидетельствует развитие под их пологом мохового ковра. Зеленомошный покров приводит к меньшим колебаниям влажности почвы, более длительному сохранению влаги после обильных дождей, накоплению органики в подстилке.

Таким образом, некоторые различия в экотопе и более благоприятный биотоп в понижении приводят к лучшему росту молодых сосен в этих местообитаниях.

Таблица 2. Характеристика роста господствующих деревьев по радиусу, см

Участок, элемент рельефа	Средний радиус, R_{ij}	Средний прирост за предпоследние 10 лет, ΔR_{ij}	Средний прирост за последние 10 лет, $\Delta R'_{ij}$
Участок № 1			
Вершина	3.63 ± 0.16	1.46 ± 0.06	1.39 ± 0.11
Понижение	5.15 ± 0.16	2.10 ± 0.07	1.75 ± 0.10
Участок № 2			
Вершина	4.32 ± 0.20	0.98 ± 0.08	1.06 ± 0.08
Понижение	6.05 ± 0.21	1.37 ± 0.09	1.17 ± 0.08

Примечание: i — номер участка, j — элемент рельефа, v — вершина, p — понижение. Результаты оценки достоверности разности средних (подчеркнуты значения критерия Стьюдента, достоверные при доверительном уровне 0,95): $(R_{1v} - R_{1p})$: **5.97**, $(\Delta R_{1v} - \Delta R_{1p})$: 1.00, $(\Delta R'_{1v} - \Delta R'_{1p})$: **3.25**, $(\Delta R_{1v} - \Delta R'_{1p})$: 0.73, $(\Delta R_{1p} - \Delta R'_{1p})$: 1.67, $(R_{2v} - R_{2p})$: **6.61**, $(\Delta R_{2v} - \Delta R_{2p})$: **2.33**, $(\Delta R'_{2v} - \Delta R'_{2p})$: **7.11**, $(\Delta R_{2v} - \Delta R'_{2v})$: 0.54, $(\Delta R_{2p} - \Delta R'_{2p})$: **3.53**.

Влияние биотопа на развитие древостоя. На первых этапах развития древостоя определяющими еще остаются экотопические особенности, свойства биотопа оказываются как бы производными от них. Различия древостоев на вершине и в понижении выражены довольно четко, средние радиусы деревьев на вершине обоих участков достоверно ниже (табл. 2). По мере увеличения размеров деревьев на вершине увеличивается сомкнутость древостоя, уменьшается сквозистость. В понижении в результате большей плотности древостоя более активно идут процессы дифференциации и самоизреживания. В итоге на вершине и в понижении показатели сомкнутости выравниваются и становятся оптимальными для этих условий. В сосняках на вершине возрастают темпы накопления органики и питательных веществ, вовлекаемых в биологический круговорот, наблюдается снижение экстремальных температур, увеличивается влажность воздуха. Таким образом, решающую роль в развитии древостоя и в целом сообщества начинает играть биотоп, который становится одинаковым на вершине и в понижении, о чем свидетельствует появление мелких латок зеленых мхов в лишайниковом ковре на вершине.

Показатели среднего прироста по радиусу за предпоследние 10 и последние 10 лет говорят о том, что процесс выравнивания древостоя начинается примерно с 30-летнего возраста. На 1-м участке с 30-летним древостоем средний прирост в понижении и на вершине достоверно различается, в понижении он выше. Эта же закономерность характерна и для 2-го участка с 40-летним древостоем. Но если разница прироста на вершине и в понижении за предпоследние 10 лет достоверна, то в последние 10 лет она не достоверна, т. е. в последние 10 лет деревья на вершине и в понижении имеют примерно одинаковый прирост. Если принять, что в ширине годичного кольца проявляется реакция дерева на внешние воздействия, то можно заключить, что экологическая обстановка внутри сообщества практически выровнялась.

Выравнивание условий подтверждается изменением различий в среднем приросте деревьев на вершине и в понижении в зависимости от возраста деревьев (табл. 3). На обоих участках за последние 10 лет по сравнению с предпоследними 10 годами различия снижаются. На первом участке они снижаются, но еще значительны, на втором — практически исчезают. Необходимо помнить, что древостой на первом участке моложе на 10 лет. Интересно отметить, что разница приростов в 20—30 лет одинакова на обоих участках, что свидетельствует об одинаковых закономерностях роста деревьев на обоих участках. Средний прирост за последние 10 лет оказался ниже, чем за предпоследние 10 лет, хотя эта разница достоверна статистически лишь для деревьев в понижении на первом участке. Можно предположить, что это незначительное уменьшение, которое в большей степени сказалось на деревьях в понижении, вызвано изменением климатической обстановки.

Таким образом, начиная с 30-летнего возраста древостоя, в сообществе на вершине дюны и в понижении нивелируются различия, связанные с разницей в экотопах. В дальнейшем, по-видимому, развитие сообществ будет идти одинаково, имеющиеся различия, проявляющиеся особенно ярко в почвенном покрове, постепенно сгладятся и исчезнут.

Явление самоблагоприятства. Описанный выше процесс выравнивания экологической обстановки внутри сообщества на вершине дюны и в понижении, который проходит параллельно с формированием древесного яруса, нуждается в более подробном рассмотрении и обосновании. Древостой, определенным образом меняя среду под своим пологом, создает фитосреду, благоприятную для своего же развития. Этот процесс мы называем самоблагоприятством.

В изучаемом типе леса происходят следующие изменения: 1) под пологом деревьев выравнивается температурный режим; 2) относительная влажность воздуха становится более высокой; колебания ее уменьшаются; 3) в мохово-лишайниковом покрове преобладают зеленые мхи, что приводит к меньшим колебаниям влажности корнеобитаемого слоя почвы; 4) идет накопление органики. Эти изменения приводят к формированию древостоев, оптимальных для данных условий местообразования. В дальнейшем возможна ситуация, когда экологическая обстановка внутри сообщества изменится так сильно, что станет благоприятной даже для появления одиночных елей, что и наблюдается в районе исследований. Корневая система ели по ме-

Таблица 3. Разница среднего прироста (в см) господствующих деревьев в разных элементах рельефа в зависимости от возраста

Участок	Возраст, лет		
	10—20	20—30	30—40
1	0.64	0.36	—
2	—	0.39	0.11

ре углубления достигает горизонта, не преобразованного сосной, отличающегося сухостью и бедностью. Жизненное состояние елей ухудшается, постепенно они гибнут. Экоотоп оказывается неблагоприятным для развития ельников.

Для того чтобы внутри сообщества начала формироваться своя фитосреда, отличная от окружающей экологической обстановки, необходимо, чтобы древостой имел достаточную плотность. Только в древостое оптимальной плотности создадутся комфортные для его развития условия, что отразится в более интенсивных темпах роста деревьев. Продемонстрируем сказанное на примере. Мы исследовали 3 участка сосновых молодняков, различающихся по плотности древостоя (табл. 4). Первый участок с одиночно стоящими деревьями, не образующими полога, имеет вересково-лишайниковый покров. На втором участке плотность древостоя значительно (в 100 раз) выше, что привело к формированию в этом сообществе зеленомошного ковра с лишайниковыми пятнами в разрежениях древостоя. Третий участок с еще большей плотностью отличается наличием бруснично-зеленомошного ковра. На каждом участке выбрано по 15 самых крупных деревьев, их характеристики представлены в табл. 4. Отметим еще раз, что рост крупных деревьев зависит от экологической обстановки и незначительно связан с конкуренцией.

Таблица 4. Влияние плотности древостоя на средний прирост деревьев

Показатели древостоя	Участок		
	№ 1	№ 2	№ 3
Средний возраст, лет	23	23	27
Число деревьев на га	100—120	10—12 тыс.	12—18 тыс.
Средний прирост по радиусу (мм) ΔR_i	0.93 ± 0.05	1.09 ± 0.08	0.90 ± 0.05
Средний прирост по радиусу за последние 10 лет (мм) $\Delta R'_i$	1.56 ± 0.05	1.74 ± 0.09	1.72 ± 0.03
Средний прирост в высоту (см) ΔH_i	12.1 ± 0.62	16.6 ± 1.28	17.1 ± 0.61
Средний прирост в высоту за последние 10 лет (см) $\Delta H'_i$	17.4 ± 0.71	21.7 ± 1.31	22.5 ± 0.87
Средний прирост по массе (г) ΔP_i	189.2 ± 16.7	315.6 ± 50.8	266.0 ± 13.7
Средний прирост по массе за последние 10 лет (г) $\Delta P'_i$	260.8 ± 20.3	379.3 ± 34.3	335.4 ± 11.5

Примечание: i — номер участка. Результаты оценки достоверности разницы средних (подчеркнуты значения критерия Стьюдента, достоверные при дов. ур. 0.95), $(\Delta R_1 - \Delta R_2): 1.67$, $(\Delta R_2 - \Delta R_3): 2.00$, $(\Delta R_1 - \Delta R_3): 0.45$, $(\Delta R'_1 - \Delta R'_2): 2.38$, $(\Delta R'_2 - \Delta R'_3): 0.43$, $(\Delta R'_1 - \Delta R'_3): 2.55$, $(\Delta H_1 - \Delta H_2): 2.89$, $(\Delta H_2 - \Delta H_3): 0.67$, $(\Delta H_1 - \Delta H_3): 5.60$, $(\Delta H'_1 - \Delta H'_2): 2.89$, $(\Delta H'_2 - \Delta H'_3): 0.51$, $(\Delta H'_1 - \Delta H'_3): 4.54$, $(\Delta P_1 - \Delta P_2): 2.36$, $(\Delta P_2 - \Delta P_3): 0.94$, $(\Delta P_1 - \Delta P_3): 3.59$, $(\Delta P'_1 - \Delta P'_2): 2.97$, $(\Delta P'_2 - \Delta P'_3): 1.21$, $(\Delta P'_1 - \Delta P'_3): 3.20$.

Все измеренные показатели прироста на первом участке достоверно ниже, чем на втором и третьем участках. Исключение составляет лишь средний прирост по радиусу, что можно объяснить малым возрастом деревьев, так как за последние 10 лет средний прирост показал достоверные различия. Таким образом, плотность древостоя на первом участке оказалась недостаточной для того, чтобы в этом сообществе начала формироваться фитосреда, благоприятная для роста деревьев. По-видимому, наиболее оптимальная плотность характерна для второго участка, большая часть показателей прироста на нем достоверно выше. Густота деревьев на третьем участке выше оптимальной.

Следует заключить, что, несмотря на расчлененность рельефа и первичные различия в экотопе, благодаря эдификаторной роли сосны во всех элементах дюнного рельефа создается одинаковый биотоп.

Различия в фитоценозах, выраженные на ранних этапах развития древостоя, исчезают и фитоценозы как бы увеличиваются в размерах, охватывая все элементы рельефа.

Summary

At the early stages of the stand development the density of stand, the height and diameter of dominant trees in different elements of dune relief differ reliably. Beginning from the of 30 years old stand at the top of a dune and downwards the differences caused by ecotope disappear. The stand changing environment in a special way creates favorable phytoclimate.

Литература

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоев, измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. — Луганский Н. А., Макаренко Г. П. Влияние густоты и состава березово-сосновых молодняков на рост деревьев сосны // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. работ Уральской лесной опытной станции ВНИИЛМ. Вып. 9. Свердловск, 1976. — Мойров С. П. Влияние первоначальной густоты еловых культур на дальнейший рост насаждений // Лесн. хоз-во. 1968. № 5. — Погребняк П. С. Общее лесоводство. М. 1963. — Эйтинген Г. Р. Влияние густоты древостоя на рост насаждения // Лесн. журн. 1918.

Статья поступила в редакцию 16 ноября 1987 г.

УДК 581.44 : 576.744

Вестник ЛГУ. Сер. 3, 1989, вып. 2 (№ 10)

А. А. Паутов

КОРРЕЛЯЦИИ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ МЕТАМЕРОВ УДЛИНЕННЫХ И УКОРОЧЕННЫХ ПОБЕГОВ *POPULUS ALBA* L.

У многих тополей выражена дифференциация вегетативных побегов на удлиненные и укороченные. В предыдущей работе [Паутов А. А., 1987] была рассмотрена изменчивость метамеров годичных побегов разного типа у *P. alba*. Данная работа посвящена анализу корреляционной структуры метамеров годичного побега тополя серебристого, выявлению черт ее сходства и различия у удлиненных и укороченных побегов.

Материал собран в сентябре 1982 г. Препараты изготовлены с использованием общепринятых методик. Цифровые данные обработаны в ВЦ ЛГУ. Рассмотрены те же признаки, что и при анализе изменчивости метамеров годичных побегов тополя серебристого (см. таблицу).

Наиболее связанными с остальными частями метамера из числа изученных признаков как у удлиненных, так и у укороченных побегов являются показатели размера метамера (длина междоузлия, площадь пластинки листа и число клеточных делений в ее тканях, высота пазушной почки) и удлиненность листовой пластинки (рис. 1).

Известно, что листья как в пределах отдельно взятого удлиненного побега, так и в пределах кроны нередко довольно разнообразны по своему морфолого-анатомическому строению. Это, по мнению Г. Люндегорда [1939, цит. по: Двораковский М. С., 1983], повышает приспособленность растений к самым различным условиям среды. Листья укороченных побегов отличаются от листьев, расположенных в средней части ауксибластов, более простой формой листовой пластинки (она у них цельная, с только намечающимися лопастями, тогда как у большинства листьев ауксибластов — 3—5-пальчатолопастная), меньшим числом железок по ее краю, что тесно связано с характером жилкования, большей ее толщиной. Последнее во многом достигается