

М. Ю. Тиходеева

СТРОЕНИЕ КРОНЫ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ В РАЗНЫХ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Одной из приоритетных задач современной фитоценологии является познание функциональной организации растительного покрова. В связи с этим в последние годы в работах отечественных и зарубежных исследователей лесных экосистем все чаще подчеркивается необходимость детального изучения их элементов, в частности отдельных видов, слагающих ценоз.

Широколиственные леса, характеризующиеся разнообразием видового состава древостоя, сложностью вертикальной и горизонтальной структуры и длительным многоступенчатым сукцессионным циклом, особенно нуждаются в изучении эколого-ценотических и морфологических характеристик отдельных видов их составляющих. При исследовании же основных лесообразующих элементов — древесных растений — особое внимание должно уделяться строению и формированию кроны. Свойства кроны воздействуют на многие физиологические процессы, которые в свою очередь влияют на различные ростовые процессы, включая рост ствола, апикальное доминирование, камбиальный рост корня [Крамер П. Д., Козловский Т. Т. 1983]. Особенности кроны играют существенную роль и в конкурентных взаимоотношениях между древесными растениями. Кроны в течение длительного времени активно участвуют в трансформации среды, изменяя условия светового и водного режима, скорости ветра и почвенные условия. Крона дерева, преобразуя среду обитания вокруг себя, сама является средой обитания для многих живых организмов.

Цель исследования — приблизиться к пониманию строения кроны дерева и влияния на этот процесс разных фитоценологических условий.

Материалы и методы исследования. В качестве объекта исследования была выбрана липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.). Сбор материала осуществлялся в заповеднике «Лес на Ворскле» (Белгородская обл.). Растительность заповедника характеризуется большим разнообразием, но основную площадь занимает нагорная дубрава, в которой главными спутниками дуба в зависимости от почв и рельефа выступают ясень обыкновенный и липа мелколистная [Нешатаев Ю. Н., 1967, 1986].

Изучение показателей строения кроны осуществлялось на модельных деревьях липы, произрастающих на четырех пробных площадях (заложенных в разных участках заповедника и характеризующихся разным типом растительности, но выравненными экотопическими условиями), и на деревьях открытых мест. Всего в ходе работы было описано 100 деревьев липы мелколистной в возрасте 45—50 лет. Описание господствующих и угнетенных деревьев в древостоях осуществлялось раздельно. Выравненность экотопа на пробных площадях объясняется близким положением в рельефе и равными гидрологическими условиями. Почвы для всех площадей определены как серые лесные слабооподзоленные на лёссовидном суглинке.

Растительность 1-й и 2-й пробных площадей (табл. 1) определена как ясене-дубняк осоковый и дубо-ясенник снытевый и относится к зональным климаксовым сообществам [Нешатаев Ю. Н., 1986]. Объект нашего исследования, липа мелколистная, на этих пробных площадях

в основном входит в состав второго яруса и играет в нем ведущую роль. Древостой 3-й пробной площади (липняк разнотравный) монодоминантный и одновозрастной, искусственного происхождения, но по своему структурно-возрастному составу близок к естественным насаждениям. Четвертая пробная площадь (липо-березняк разнотравный) представляет собой самосев березы бородавчатой на месте бывшей посадки ивы козьей. Растительность 4-й и 3-й пробных площадей можно рассматривать соответственно как 3-ю и 4-ю фазы сукцессионного цикла дубрав европейской части России (по классификации А. А. Чистяковой [1991]), а растительность 1-й и 2-й пробных площадей — как 5-ю, заключительную, фазу цикла.

Таблица 1. Характеристика древостоя пробных площадей

Тип леса	Ярус	Состав древостоя	Ср. высота, м	Ср. диаметр, ствола, см	Возраст, лет	Сумма площадей сечения, м ² /га	Сквозистость* древостоя, %
Ясене-дубняк осоковый	I	6ДЗЯ1Л	25	34	90-100	25	27,1
	II	6Л4Кл	15	14	40-50	4,5	
Дубо-ясенник снытевый	I	5Я4Д1Л	25	28	90-100	24,0	30,6
	II	6ЛЗКл1В	15	14	40-50	5,1	
Липняк разнотравный	I	6СЗД1Л	25	24	70-80	1,5	45,2
	II	8Л1Д1Я	16	14	40-50	16,7	
Липо-березняк разнотравный	I	40Б	25	36	50-60	11,2	53,1
	II	9Л1Кл1Б	15	15	40-50	6,7	

* Сквозистость древостоя определялась с помощью сквозистомера [Ипатов В. С. и др., 1979].

Основные различия пробных площадей заключаются в структуре и составе древостоя, что отразилось и на характере освещенности (табл. 1). А свет в богатых, достаточно увлажненных местах является лимитирующим экологическим фактором, определяющим рост и структуру древостоя [Смирнова О. В. и др., 1990].

Таблица 2. Показатели морфологического строения модельных деревьев

Показатель	Дубняк, n = 25	Ясенник, n = 25	Липняк, n = 20	Березняк, n = 20	Открытое место, n = 10
Высота дерева, м	13,5-18,0	16,0-19,0	16,5-19,0	12,0-15,0	15,0-16,0
Диаметр ствола, см	13,5-16,0	13,0-16,0	13,5-17,0	14,0-17,0	15,0-18,0
Высота прикрепления кроны, м	8,0-10,0	9,0-11,0	7,0-10,0	1,0-2,0	1,0-2,0
Диаметр кроны, м	4,0-5,0	3,5-5,0	4,0-5,0	5,0-5,5	5,0-6,0
Число ветвей 2-го порядка	16-19	13-18	18-24	21-30	36-42

Результаты. Описание крон модельных деревьев. Модельные деревья, произрастающие в условиях ясенника, дубняка и липняка, характеризуются высоко посаженной овальной кроной. У деревьев открытых мест и в березняке кроны низко посаженные и имеют соответственно цилиндрическую и треугольную форму, а по своей густоте (число ветвей 2-го порядка) превосходят одновозрастные деревья липы из дубняка, ясенника и липняка (табл. 2).

Принцип распределения количества ветвей внутри кроны деревьев из разных мест сбора различен. В условиях березняка и на открытом месте ветви распределены почти равномерно по всей длине кроны. В условиях же липняка, дубняка и ясенника наблюдается значительное загущение в верхней части кроны по сравнению с нижней и средней;

так на 1 м ствола в нижней части кроны приходится 1—2 ветви, а в верхней—4—6 ветвей. Это характерно как для господствующих, так и для угнетенных деревьев и объясняется «стремлением» дерева в условиях высокой сомкнутости древостоя вынести большую часть ассимилирующей поверхности в условия лучшей освещенности. В березняке и на открытом месте различия в световом режиме для нижних и верхних частей кроны незначительны.

Коэффициент заполнения. Аналогично тому, как при попытке формализации описания структуры древостоя В. В. Плотников [1971, 1979] ввел коэффициент заполнения, мы предлагаем подобный показатель для формализации описания структуры отдельных ветвей в кроне. Коэффициент заполнения (или загущения) в нашем случае определяется через число побегов в каждом разряде расстояния от основания ветви, при этом независимо от размеров ветви количество рядов одинаково. Характер кривой, построенной по значениям коэффициента заполнения, соответствует определенной форме ветви, а значение площади под кривой отражает густоту ветвления (чем больше площадь, тем густота ветвления выше) (рис. 1).

Во всех исследуемых нами вариантах наблюдается тенденция сужения ветви при движении вверх по кроне—в дубняке и ясеннике от обратно-яйцевидной до продолговатой, а в березняке и на открытом месте—от округлой до продолговатой.

Густота ветвления находится в прямой зависимости от освещения: чем освещение выше, тем густота ветвления больше. Максимальное значение показателей густоты ветвления характерно для деревьев открытых мест—в 2—3 раза выше, чем в дубняке и ясеннике, где модельные деревья произрастают в условиях светового голода.

Описание отдельных ветвей. Единицей описания большой ветви (ветви 2-го порядка) была выбрана 10-летняя ветвь, что позволило выделить закономерности строения и развития ветви и дерева за достаточно длительный интервал времени, допуская нивелировку разнородных флуктуаций.

Число 10-летних ветвей, составляющих большую ветвь, в разных частях кроны различно и находится в прямой зависимости от возраста последней. Чем выше по стволу расположена ветвь, тем она моложе, тем меньшее число 10-летних ветвей она содержит. Исключением являются самые нижние ветви кроны независимо от условий произрастания дерева. Будучи самыми старыми, они содержат меньше 10-летних ветвей, нежели более молодые ветви, расположенные выше по стволу, что связано с процессом активного отмирания нижних ветвей, приводящим к замедлению их роста и снижению ветвления.

В кроне липы встречаются 10-летние ветви разной длины—от 10 см в нижней части кроны до 3—4 м на верхушке. Размер 10-летней ветви является информативной характеристикой интенсивности роста за последние 10 лет: чем больше удлиненных 10-летних ветвей, тем интенсивность роста выше. Во всех вариантах при движении по кроне снизу вверх увеличивается число удлиненных ветвей (табл. 3). В целом в кроне процентное соотношение удлиненных ветвей (длина которых больше 120 см) возрастает от ясенника, где на их долю приходится 16%, к дубняку (19%), липняку (24%), березняку (30%), и максимальная интенсивность роста за последние 10 лет наблюдается у деревьев открытых мест (45% удлиненных 10-летних ветвей).

Если количество 10-летних ветвей в кроне свидетельствует о густоте ветвления в целом за 10 лет, то число годичных побегов характеризует ветвление на год исследования. В условиях дубняка и ясенника наблюдается тенденция к увеличению числа годичных побегов при движении по кроне модельных деревьев снизу вверх (рис. 2). В березняке

максимальное число годовичных побегов характерно для нижней части кроны, а в липняке их количество равномерно распределено по всей

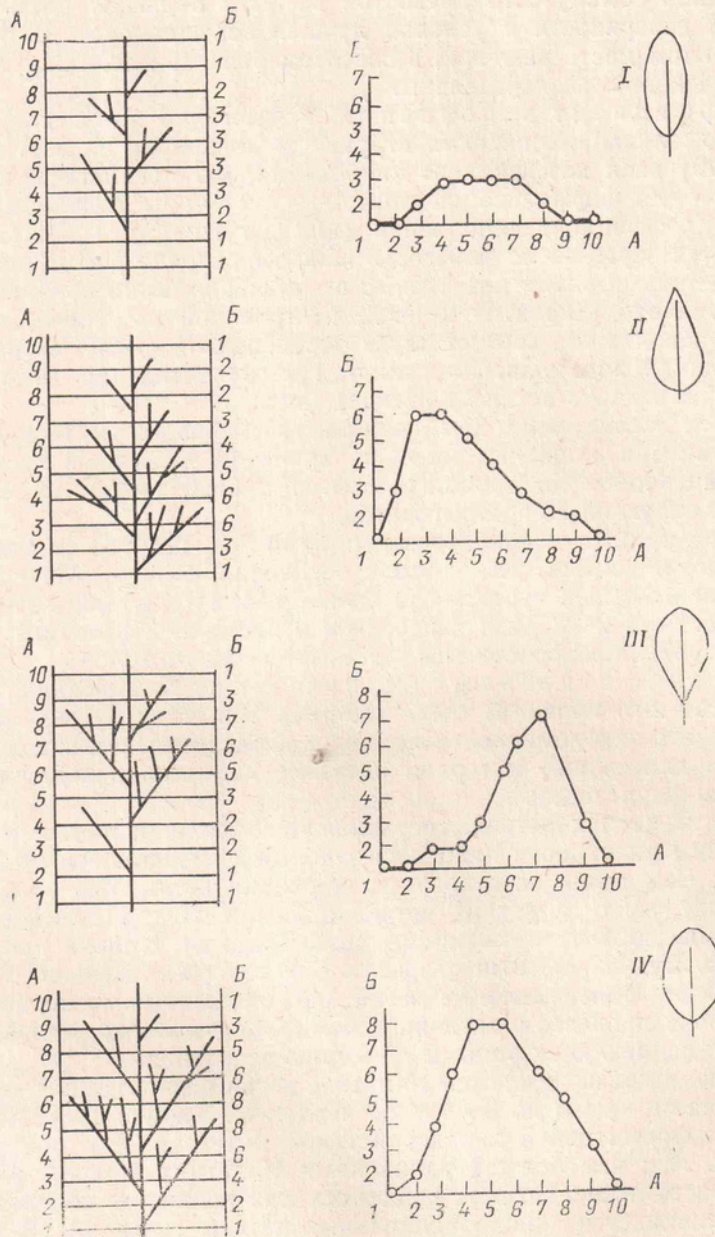


Рис. 1. Разные формы ветвей и соответствующие им разные типы изменения коэффициентов заполнения.

Формы ветвей: I — продолговатая, II — яйцевидная, III — обратнойяйцевидная, IV — округлая. А — разряд расстояния по длине ветви, Б — коэффициент заполнения.

длине кроны. Анализ суммарного числа годовичных побегов в кроне липы выявил увеличение этого показателя в ряду: ясенник (6020—6455) — дубняк (6250—7020) — липняк (6460—7310) — березняк (7880—8810).

Олиственность годовичных побегов. В кроне липы встречаются побеги с олиственностью от 1 до 10, но наиболее часто в исследуемых насаждениях встречаются в кронах 3- и 4-листные побеги. При этом в нижних частях кроны преобладают 3-листные побеги, а в верхних— 4-листные, где также увеличивается и роль многолистных побегов. Преобладание в кроне укороченных побегов характерно для большинства деревьев, произрастающих в климатических условиях с ярко выраженной сезонностью [Паутов А. А., 1987], и рассматривается как основная адаптация фотосинтетического аппарата дерева, направленная на максимально возможное использование солнечной радиации [Фролов А. К., Куклева Е. Г., 1989].

Таблица 3. Процентное соотношение 10-летних ветвей по их длине в разных частях кроны липы. I, II, III, IV, V — части кроны от основания к верхушке

Часть кроны	Классы ветвей по длине, см	Дубняк	Ясенник	Липняк	Березняк	Открытое место
I	10—30	1000	91	82	95	54
	30—70	—	9	18	5	40
	70—120	—	—	—	—	6
	120	—	—	—	—	—
II	10—30	60	65	41	41	12
	30—70	40	35	59	56	35
	70—120	—	—	—	3	35
	120	—	—	—	—	18
III	10—30	51	53	30	30	—
	30—70	38	37	44	34	—
	70—120	11	10	22	30	—
	120	—	—	4	6	100
IV	10—30	—	—	—	—	—
	30—70	11	25	—	—	—
	70—120	33	25	20	—	—
	120	56	50	80	100	100
V	120	100	100	100	100	100

Площадь фотосинтетической поверхности кроны. Помимо показателей, характеризующих интенсивность роста и ветвления, мы определяли площадь листовых пластинок. При анализе этого показателя по 3- и 4-листным побегам в различных частях кроны прослеживается сокращение площади листа (на 7—9%) при движении вверх по кроне.

На основании полученных данных мы рассчитали суммарную площадь листовой поверхности отдельной ветви и всей кроны. Наибольшие значения этих показателей наблюдаются у лип из березняка, где кроны наиболее густые и больше всего годовичных побегов. Суммарная площадь листовой поверхности неравномерно распределена по всей длине кроны (рис. 3). В дубняке и ясеннике максимум суммарной площади приурочен к верхним частям кроны липы, в липняке— к средним, а в березняке и на открытом месте— к нижним частям. Если характер распределения суммарной площади рассматривать как показатель биологического старения [Заугольнова Л. Б., 1968], то в исследуемых вариантах ряд биологического старения будет выглядеть следующим образом: модельные деревья из березняка → из липняка → из дубняка и ясенника.

Обсуждение. Проведенные исследования позволили составить таблицу, объединяющую различные показатели строения кроны, как зависимые, так и независимые от ценотических условий и состояния

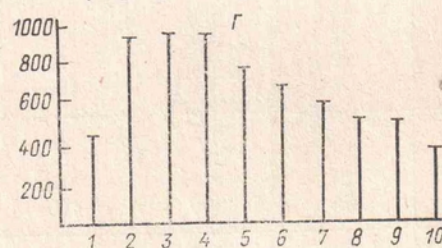
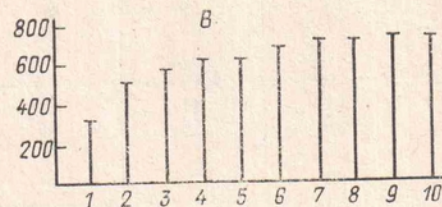
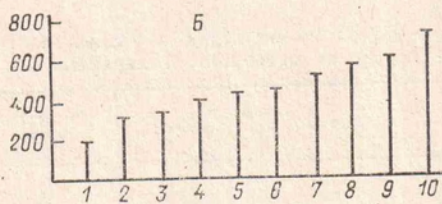
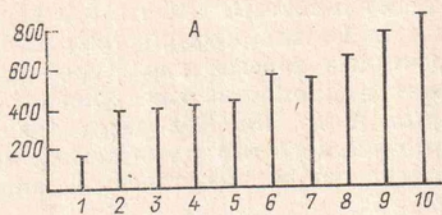


Рис. 2. Изменение числа годичных побегов внутри кроны в условиях: А — ясенне-дубняка осокового, Б — дубо-ясенника снытевого, В — липняка разнотравного, Г — березняка разнотравного.

По оси абсцисс — номер сектора внутри кроны (снизу вверх), по оси ординат — число годичных побегов.

отличия березняка от других перечисленных насаждений заключаются в сниженном ценотическом влиянии со стороны сопутствующих липы пород, в большей разреженности древостоя, слабой эдификаторной роли березы, а также и большей освещенности; б) деревья липы из липняка (4-я фаза цикла) сравнивались с аналогичными деревьями из дубняка и ясенника (5-я фаза); в) деревья липы из дубняка сравнивались с аналогичными деревьями из ясенника.

Из табл. 4 следует, что по своему строению наиболее сходны модельные деревья липы, произрастающие в дубняке и ясеннике. Достоверные различия между ними наблюдаются только по показателям, характеризующим густоту кроны. В дубняке по сравнению с ясенником кроны более густые (больше ветвей в кроне, больше 10-летних и годичных побегов, что в результате приводит к большей суммарной пло-

дерева (табл. 4). Все рассматриваемые в настоящей работе показатели можно объединить в группы, характеризующие различные аспекты строения кроны: отражающие общее строение кроны и ее ветвей (I), интенсивность роста (II) и густоту ветвления (III).

Для того чтобы выявить наиболее информативные показатели строения кроны, достоверно различающиеся у деревьев, находящихся в различных фитоценотических условиях произрастания (на открытом месте или в насаждениях разного типа), господствующих или угнетенных, мы провели статистическое сравнение наиболее контрастных совокупностей объектов. Сравнение проводилось с использованием *t*-критерия Стьюдента при уровне значимости 0,95. Парно сравнивались следующие совокупности: 1) отдельно растущие деревья и деревья в насаждениях; 2) господствующие и угнетенные деревья вне зависимости от типа насаждений; 3) деревья, произрастающие в разных типах насаждений (следует отметить, что в нашем случае разные типы насаждений соответствуют разным фазам сукцессионного цикла дубрав): а) деревья липы из березняка (3-я фаза цикла) сравнивались с аналогичными деревьями из липняка (4-я фаза), дубняка и ясенника (5-я, заключительная, фаза цикла). Основные

щади листовой поверхности). Господствующие деревья в ясеннике сходны по своим параметрам с угнетенными деревьями в дубняке.

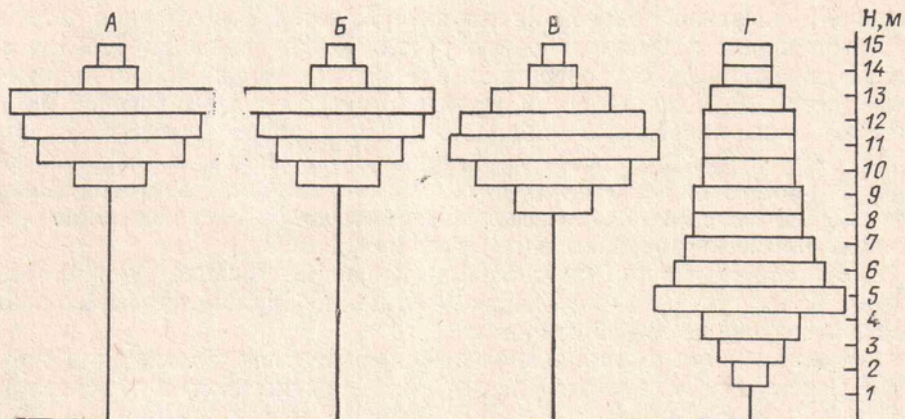


Рис. 3. Распределение суммарной листовой поверхности в кроне липы мелколистной в разных условиях произрастания (А, Б, В, Г — по рис. 2).

По сравнению с деревьями липы в ясеннике и дубняке аналогичные деревья из липняка характеризуются большей густотой кроны, а также большей интенсивностью роста, особенно в средней и верхней

Таблица 4. Значимые признаки структуры кроны липы мелколистной

Группа признаков	Признак	Варианты сравнения					
		А	Б	В	Г	Д	
I	Угол отхождения ветви	+	-	+	-	-	
	Форма ветвей	-	-	-	-	-	
	Олиственность годичных побегов	+	+	-	-	-	
II	Длина ветвей	а) верх.	+	+	+	-	-
		б) сред.	+	-	-	-	-
		в) нижн.	+	-	-	-	-
	Распределение 10-летних ветвей по длине	а) верх.	-	-	-	-	-
		б) сред.	+	-	+	+	-
		в) нижн.	+	-	-	-	-
	Длина годичных побегов	а) верх.	+	-	+	+	-
		б) сред.	+	-	-	-	-
		в) нижн.	+	-	-	-	-
III	Степень загущения кроны	+	+	+	+	+	
	Характер загущения кроны	+	-	-	-	-	
	Густота ветвления	+	+	+	+	-	
	Число 10-летних ветвей	+	+	+	+	+	
	Число годичных побегов	+	+	+	+	+	
	Площадь листовой поверхности кроны (абсолютное значение)	+	+	+	+	+	
	Характер распределения листовой поверхности по кроне	+	-	+	-	-	

Примечания: 1. Варианты сравнения: А — отдельно стоящие липы и липы в насаждениях; Б — господствующие и угнетенные липы насаждений; В — липы березняка в сравнении с липами других насаждений; Г — липы липняка в сравнении с липами дубняка или ясенника; Д — липы дубняка в сравнении с липами ясенника. 2. Результаты сравнения: «+» — выявление достоверных различий; «-» — отсутствие достоверных различий.

частях кроны. Деревья липы находятся в липняке в значительно более благоприятных условиях светового режима, нежели в дубняке и ясеннике, где они занимают 2-й ярус.

Деревья липы из березняка наиболее сходны по своему строению и интенсивности роста с аналогичными деревьями, растущими в открытых местах. По сравнению с деревьями липы из липняка, дубняка и ясенника деревья березняка характеризуются существенно большей густотой кроны и интенсивностью роста. Кроны липы из березняка — низко посаженные, островершинные с сильно выраженным верхушечным ростом. В отличие от лип, произрастающих в других типах насаждения, липы березняка обладают сильно разросшимся основанием кроны, что отражается и на характере ее загущения, а также на распределении годичных побегов и суммарной площади листовой поверхности в пределах кроны. Сходные закономерности свойственны и отдельным растущим деревьям липы этого возраста.

По сравнению с угнетенными деревьями господствующие особи имеют более густую крону, однако каких-либо принципиальных различий в их строении не наблюдается.

Нижние ветви крон липы независимо от типа насаждений характеризуются низкой густотой ветвления и сниженной интенсивностью роста, что, по-видимому, связано с их постепенным отмиранием. Высокая стабильность структуры нижних ветвей кроны, выявляемая по большинству из использованных показателей, вероятно, обусловлена значительной выравненностью условий их освещения.

Отдельно растущие деревья липы отличаются от аналогичных деревьев в насаждениях существенно большей густотой ветвления, а также более высокой интенсивностью роста. Как уже было отмечено выше, общая структура кроны отдельно растущего дерева липы очень близка к структуре кроны липы в березняке.

К наиболее чувствительным к условиям произрастания дерева относятся параметры, характеризующие густоту ветвления в кроне (степень загущения кроны, густота ветвления, определяемая через коэффициент заполнения, число 10-летних ветвей в больших ветвях или в кроне, а также число годичных побегов). Все эти показатели достаточно хорошо коррелируют между собой, что позволяет использовать при описании кроны любой из них, наиболее доступный в конкретных условиях.

Различные ростовые показатели (длина ветвей и побегов, площадь листовых пластинок) характеризуются значительной стабильностью, исключение составляют только ветви верхней части кроны.

Полученные нами результаты в значительной степени расходятся с имеющимися в литературе данными по исследованию толерантных видов деревьев [Canham C. D., 1988], в которой показаны существенные различия ростовых и структурных показателей деревьев даже в условиях менее выраженной разницы в освещении по сравнению с нашей работой. Основная причина подобного расхождения, по-видимому, кроется в том, что в цитируемой работе в качестве объекта исследования были выбраны не взрослые генеративные деревья, а экземпляры из подроста высотой до 1,5 м. Представляется вполне правомерным предположить, что генеративные деревья, уже завоевавшие более-менее стабильное положение в ценозе, характеризуются большей стабильностью ростовых показателей, а потому менее зависимы от условий произрастания, нежели еще неопределившиеся в ценозе молодые особи.

Summary

M. Yu. Tikhodeeva. Crown structure of lime (Tilia cordata Mill.) in different phytocenotic conditions.

On the model of limes growing in oak-, ash-tree, lime- and birch-forests, dependence of the crown structure on phytocenotic conditions has been demonstrated. The crown morphological structure parameters reacting on changes in phytocenotic environment have been revealed.

Литература

- Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М., 1968. С. 81—102.—Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибииков В. П. Сквозистость древостоя (и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1615—1624.—Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 460 с.—Нешатаев Ю. Н., Петров О. В., Счастливая Л. С. «Лес на Ворскле» (краткий естественнонаучный очерк) // Учен. зап. ЛГУ. 1967. № 331. С. 11—36.—Нешатаев Ю. Н. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника «Лес на Ворскле» // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепной дубравы. Л., 1986. С. 32—48.—Паутов А. А. Строение сформированных удлиненных и укороченных побегов у древесных растений // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 12. С. 1631—1636.—Плотников В. В. Морфология и функциональная организация древесного яруса лесных биогеоценозов (развитие лесообразовательного процесса на Урале). Свердловск, 1971. С. 71—84.—Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М., 1979. 275 с.—Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино, 1990. 92 с.—Фролов А. К., Куклева Е. Г. Изменчивость строения фотосинтетического аппарата листьев в пределах годичного побега липы мелколистной. Укороченные побеги // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1989. Вып. 2 (№ 10). С. 43—51.—Чистякова А. А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1991. № 8. С. 30—45.—Sanhan C. D. Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: response to canopy gaps // Ecology. 1988. Vol. 69, N 3. P. 786—795.

Статья поступила в редакцию 22 апреля 1994 г.