

БОТАНИКА

УДК 581.526.426(470.22)

М. Ю. Тиходеева, В. Х. Лебедева, В. С. Ипатов

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ДРЕВОСТОЯ НА РАЗВИТИЕ КРОНЫ ДЕРЕВА

Ведущая роль в организации лесного сообщества принадлежит древостою. Кроны деревьев длительное время регулируют перераспределение светового потока и осадков, определяют мощность листового опада, а их корни играют ведущую роль в конкуренции за почвенное питание. В связи с этим возникает вопрос: «Как оценить мощность воздействия отдельного дерева и древостоя в целом на особь, ценочейку или синузию?». Пытаясь ответить на этот вопрос, исследователи чаще всего обращались к оценке воздействия отдельного дерева или древостоя на изменение видового состава и обилия в напочвенном покрове [1, 3, 5, 6, 7, 11, 14, 20, 21]. Подобного рода исследования были проведены и нами [8, 9, 10]. Однако, исследуя системы взаимоотношений всех ярусов в лесных сообществах, приходится сталкиваться с необходимостью оценить влияние древостоя не только на напочвенный покров, но и выявить взаимовлияния деревьев друг на друга. Как отмечали классики лесной геоботаники [12, 15], влияние деревьев друг на друга чаще всего проявляется в изменении их морфометрических характеристик, например, диаметра ствола, высоты дерева, высоты прикрепления кроны, ее диаметра и формы. Но если на первых двух параметрах основано подавляющее большинство работ по изучению древостоя, то анализу строения кроны уделено мало внимания. Хотя именно показатели строения кроны, будучи в большей степени динамическими, чем кумулятивными, по сравнению с диаметром ствола и высотой дерева, лучше отражают состояние дерева и мощность его ценотического воздействия. В представляемом исследовании мы попытались оценить влияние группы деревьев и древостоя в целом на формирование кроны отдельного дерева в лесных сообществах.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили в ельнике и березняке зеленомошно-черничном, представляющих собой единый сукцессионный ряд формирования ельника чернично-зеленомошного. Изучаемые сообщества сформировались на первой озерной террасе западной части о-ва Коневец (Ладожское озеро). Поверхность террасы сложена песчано-валунными отложениями, в связи с чем почвы исследуемых участков сформировались на песках и являются поверхностными подзолами.

В указанных сообществах закладывали постоянные пробные площади 30×30 м, на них с помощью координатной сетки фиксировали положение деревьев и подроста, у которых определяли высоту и диаметр ствола, высоту прикрепления кроны, вертикальную и горизонтальную проекцию кроны, радиусы кроны в разных направлениях. Всего

было проанализировано 250 деревьев. Кроме того, проводили описания напочвенного покрова на учетных площадках 0,1 м², заложенных регулярно по всей пробной площади в количестве 400 штук. На площадках фиксировали проективное покрытие видов, обилие опада и особенности микрорельефа. В 75 точках пробной площади оценивали освещенность через определение сквозистости с помощью сквозистомера по методике из работы [5].

Для оценки интенсивности влияния древостоя использовали оригинальный показатель F — напряженность фитогенного поля. Этот показатель основан на зависимости силы влияния дерева от его размеров и расстояния до точки воздействия. Такой подход активно применялся многими исследователями [1, 2, 6, 11, 16, 17, 22, 23, 24] и при оценке размеров дерева базировался преимущественно на использовании значений диаметра или окружности ствола. Но поскольку фитогенное поле деревьев формируется, прежде всего, за счет трансформации кроной условий среды, например, через накопление опада, изменение светового режима и количества поступающих осадков [4, 13, 18, 19], то при расчете напряженности фитогенного поля мы посчитали необходимым учитывать морфометрические характеристики крон деревьев: диаметр кроны и высоту ее прикрепления. Расчет значения интегрального для древостоя показателя напряженности фитогенного поля (F) осуществляли следующим образом:

$$F = \sum d \cdot D(H - h)/h \cdot L^2,$$

где d — диаметр ствола, D — диаметр проекции кроны, H — высота дерева, h — высота прикрепления кроны, L — расстояние от дерева до точки воздействия.

При расчете напряженности фитогенного поля в ходе оценки совокупного влияния древостоя на отдельное дерево учитывали все деревья исследуемого участка, при оценке же влияния конкретных древесных пород или отдельной древесной синузии (яруса) брали во внимание лишь деревья определенного вида или входящие в состав конкретного яруса.

Обработку собранных материалов и расчетных данных проводили с помощью корреляционного и дисперсионного анализа: были рассчитаны значения коэффициентов корреляции Пирсона и значения квадратов корреляционных отношений.

Характеристика растительности исследуемых участков

Ельник чернично-зеленомошный. Древостой в ельнике представлен преимущественно могучими 100-летними елями высотой около 30 м с мощными (до 8 м в диаметре) высокопосаженными, в среднем на 10 м от земли, кронами. Второе поколение елей — 50-летние деревья имеют угнетенный вид, достигают в высоту не более 8 м (табл. 1) и формируют разреженный второй ярус. Кроны этих елей узкие заметно асимметричные и относительно высокопосаженные, в среднем на 2–3 м над землей. В подросте зафиксирована только ель, ее плотность достигает 3 тыс. шт./га. Подрост распределен по участку группами, которые приурочены к местам вывала старых деревьев. Данный ельник можно отнести к климаксовому сообществу южнотаежной подзоны северо-запада России.

Для напочвенного покрова исследуемого участка характерно доминирование зеленых мхов (75%), среди которых преобладают *Pleurozium schreberi* (52%), *Dicranum scoparium* и *Hylocomium splendens*. Травяно-кустарничковый ярус дает 36% покрытия, основными видами в нем являются *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, менее обильны

Таблица 1. Характеристика древостоя пробных площадей

порода	возраст (лет)	плотность (шт./га)	высота (м) сред.(макс.)	диаметр ствола (см), сред.(макс.)	диаметр кроны (м)
Ельник					
ель	100	370	29 (32)	40 (56)	5–8
	40	380	5 (8)	6 (13)	1,5–2,5
Березняк					
береза	70	430	28 (32)	31 (44)	5–9
	35	475	16 (19)	14 (20)	3–5
ель	35–50	560	6 (9)	9 (13)	2–3,5

Majanthemum bifolium, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*. Среднее проективное покрытие опада невелико (27%), и преобладает в нем еловая хвоя (65%). Освещенность в напочвенном покрове из-за высокопосаженных крон елей относительно высокая (средняя сквозистость — 21%, а в зените достигает 38%).

Березняк зеленомошно-черничный. В древостое березняка первый ярус сформирован крупными 30-метровыми березами с мощными кронами (до 9 м в диаметре), а второй ярус представлен 6–9-метровыми елями с низкопосаженными кронами (см. табл. 1). Второе поколение берез образуют разреженный полог между 1-м и 2-м ярусом. В подросте примерно в равных соотношениях встречается ель и береза, средняя плотность подроста 1,5 тыс. шт./га. Подрост, как и в ельнике, распределен неравномерно и приурочен к местам нарушений напочвенного покрова.

В живом напочвенном покрове преобладает лесное мелкотравье и кустарнички, дающие в целом 57% покрытия, роль мхов в покрытии падает до 22%. Среди трав и кустарничков наиболее обильны *Oxalis acetosella*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Stellaria holostea*, *Melampyrum pratense*. В моховом покрове помимо *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* и *Hylocomium splendens* появляется ряд мхов, приуроченных к многочисленным поваленным стволам и пристволовым повышениям берез — это *Brachythecium plumosum*, *Tetraphis pellucida*, *Plagiothecium cavifolium*, *P. laetum* и др. Для березняка характерно большое количество опада, его среднее покрытие составляет 85%, и преобладает в нем березовый опад (до 78%). Средняя сквозистость составляет 23%, в зените — 41%.

Результаты исследования и их обсуждение

При оценке влияния древесных пород в лесных сообществах, проведенной через анализ значений квадратов корреляционных отношений между напряженностью фитогенных полей деревьев, с одной стороны, и количества опада, степени сквозистости и проективных покрытий мохового и травяно-кустарничкового ярусов, с другой — были получены следующие результаты (табл. 2).

И в ельнике и в березняке обнаружено достоверное влияние елей на трансформацию среды через изменение освещенности и обилия опада. Через преобразование условий среды ель влияет и на характер напочвенного покрова. Наблюдается положительная связь напряженности фитогенного поля с количеством опада в первую очередь еловой хвоей и отрицательное влияние на сквозистость и интенсивность проективного покрытия видов в напочвенном покрове. У берез, напротив, достоверного влияния почти не обнаружено. И даже в березняке, где первый ярус древостоя сформирован березами, наиболее сильное воздействие на обилие опада, освещенность и виды напочвенного

Таблица 2. Влияние напряженности фитогенного поля елей и берез на количество опада, освещенность и проективное покрытие видов в живом напочвенном покрове ельника и березняка на основании значений квадратов корреляционных отношений (η^2)

Характеристика	Ельник	Березняк	
	ели	ели	березы
Сквозистость средняя	(-)0,16	(-)0,18	(-)0,09
Сквозистость в зените	(-)0,06	(-)0,20	(-)0,06
Опад общий	(+)0,29	(+)0,10	(-)0,07
Опад еловый	(+)0,10	(+)0,18	(-)0,08
Опад березовый	0,05	(-)0,18	(+)0,12
Общее проективное покрытие	(-)0,19	(-)0,21	(+)0,06
Травяно-кустарничковый ярус	0,08	(-)0,25	(+)0,06
Моховой ярус	(-)0,31	(-)0,10	(+)0,07

Примечание. Значения η^2 , достоверные на уровне значимости 0,05, выделены жирным шрифтом; знак связи (в скобках) установлен по знаку коэффициента корреляции Пирсона и по характеру наклона эмпирической линии регрессии.

покрова оказывают ели второго яруса. В ельнике с ослаблением влияния древостоя наблюдается увеличение обилия зеленых мхов, а в березняке при снижении напряженности фитогенного поля елей возрастает проективное покрытие трав и кустарничков. В целом во взаимоотношениях видов травяно-кустарничкового яруса и зеленых мхов обнаружено достоверное (на уровне значимости 0,05) отрицательное влияние ($\eta^2 = (-) 0,17$), кроме того, большинство травяно-кустарничковых видов, таких как *Vaccinium vitis-idaea* ($\eta^2 = (-) 0,18$), *Trientalis europaea* ($\eta^2 = (-) 0,50$), *Oxalis acetosella* ($\eta^2 = (-) 0,17$), *Stellaria holostea* ($\eta^2 = (-) 0,29$), оказывают отрицательное воздействие на проективное покрытие мхов. И эта закономерность прослеживается как в ельнике, так и в березняке.

Таким образом, кроны деревьев влияют на перераспределение светового потока, определяют мощность листового опада, а через трансформацию этих важных факторов воздействуют на обилие и характер напочвенного покрова.

При попытке оценить совокупное влияние древостоя на морфометрические показатели кроны отдельного дерева в лесном сообществе однозначных результатов получено не было. Ни в ельнике, ни в березняке не обнаружено корреляции, достоверной на уровне значимости 0,05, между напряженностью фитогенного поля древостоя и параметрами кроны (диаметром и высотой прикрепления) дерева (табл. 3). Достоверность корреляции между напряженностью фитогенного поля древостоя и диаметром кроны ели в условиях ельника проявляется лишь на уровне значимости 0,2 ($r = -0,33$), а в березняке — на уровне значимости 0,1 ($r = -0,40$). То есть мы смогли констатировать лишь тенденцию отрицательного влияния древостоя на ширину кроны. Возможно, столь слабая степень достоверности вполне очевидных связей объясняется небольшой выборкой ($n = 30$ и $n = 20$).

При описании строения крон было выявлено, что в лесных сообществах чаще всего встречаются деревья с асимметричными кронами. Асимметричность кроны может быть выражена как в вертикальном, так и горизонтальном направлении. У вертикально асимметричных крон с разных сторон дерева крона расположена на разной высоте, что связано с различной скоростью очищения ствола от сучьев. Асимметричность в горизонтальном направлении проявляется в том, что с разных сторон дерева формируется ветви разной длины. Анализ строения крон елей в ельнике и березняке показал, что особенно высок процент деревьев с горизонтально асимметричными кронами, на их



Таблица 3. Связь напряженности фитогенного поля древостоя и параметров кроны дерева

Параметры кроны	Напряженность фитогенного поля древостоя (F)		
	Ельник	Березняк	
	ели	березы	ели
Диаметр (d)	-0,33	0,15	-0,40
Высота прикрепления (h)	-0,09	0,02	0,11

Примечание. Достоверных значений коэффициентов корреляции при $p = 0,05$ не выявлено.

долю приходится около 70% елей (табл. 4). В условиях ельника была возможность проанализировать 100-летние и 50-летние ели. Это позволило обнаружить, что с возрастом древостоя прослеживается тенденция увеличения числа деревьев с вертикально асимметричными кронами, соотношение же деревьев с асимметричными и симметричными кронами в горизонтальном направлении с увеличением возраста не изменилось.

Таблица 4. Процентное соотношение елей с симметричными (S) и асимметричными (A) кронами в ельнике и березняке

Тип асимметричности	Возраст деревьев	Ельник ($n = 92$)	Березняк ($n = 70$)		
		S, %	A, %	S, %	A, %
По вертикали 	100 лет	22	78	—	—
	40–50 лет	56	44	60	40
По горизонтали 	100 лет	22	78	—	—
	40–50 лет	22	78	35	65

Примечание. Крона считается асимметричной, если разница в радиусе или высоте прикрепления ее с противоположных сторон кроны превышает 25%.

В лесу причиной асимметричности крон является неравномерность условий, складывающихся вокруг дерева и чаще всего обусловленной окружающим древостоем. Для выявления роли окружающих деревьев на развитие асимметричной кроны воспользовались формулой для расчета напряженности фитогенного поля. При этом, оценивая влияние древостоя на радиус кроны с разных сторон дерева, учитывали не все деревья, а только те, которые попадали в сектор анализируемого радиуса. Таким образом, мы попытались оценить локальную напряженность фитогенного поля части древостоя, влияющую на развитие кроны с определенной стороны дерева. Рассчитав для елей в ельнике коэффициент корреляции между радиусом сектора кроны и локальной напряженностью фитогенного поля деревьев, направленной лишь на этот сектор кроны, обнаружили достоверное отрицательное влияние ($r = -0,58$, при $p = 0,05$). Следовательно, в ельнике притом, что была выявлена лишь тенденция влияния всего древостоя на усредненные параметры крон отдельных деревьев: среднюю высоту прикрепления и средний диаметр (см. табл. 3), достоверно доказано влияние окружающих деревьев на формирование кроновой асимметричности. Аналогичные расчеты были проведены и для березняка. Но в исследуемом березняке древостой имеет более сложное строение, чем в ельнике — это разновидовое сообщество, где первый ярус представлен березами, а второй елями (см. табл. 1).

Биологические и экологические особенности этих двух видов различны. Береза —

светлолюбивая и быстрорастущая порода, по жизненной стратегии относится к эксплентным видам. Ель — теневыносливая и относительно медленно растущая порода, как правило, выступает в роли виолента. Тип взаимоотношений между этими породами в ходе восстановительной сукцессии при формировании ельника чернично-зеленомошного переходит от комменсализма к аменсализму, т. е. считается, что березы положительно влияют на совместно формирующиеся с ними молодые ели. В связи с этим, полученные результаты крайне сложно интерпретировать, особенно оценить роль березы, которая по своему знаку воздействия может быть обратной по сравнению с елями. В проведенных исследованиях нами не выявлено достоверной корреляции ($r = 0,04$) между локальной напряженностью суммарного фитогенного поля елей и берез с радиусом соответствующего сектора кроны ели. Однако, когда при расчете локальной напряженности нами были учтены только окружающие ели и исключены из расчета березы, то обнаружили достоверную отрицательную корреляцию ($r = -0,65$, при $p = 0,05$) между локальной напряженностью фитогенного поля соседних елей и радиусом соответствующего сектора кроны анализируемой особи ели. Вероятно, именно поэтому при анализе совместного влияния берез и елей на крону елей, когда одна порода характеризуется положительным влиянием, а другая отрицательным, нам и не удалось выявить достоверной корреляции. На основании полученных результатов можно сделать предположение, что на развитие асимметричных крон в первую очередь влияют деревья одного вида, по крайней мере, одного экотипа, и входящие, преимущественно в состав одной ярусной синусии.

Заключение

Исследования в ельниках и березняках чернично-зеленомошного типа показали, что кроны деревьев влияют на перераспределение светового потока, определяют мощность листового и хвойного опада, а через трансформацию этих важных факторов воздействуют на обилие и характер напочвенного покрова. Наиболее сильное воздействие оказывают ели, и даже в березняке, где первый ярус древостоя сформирован березами, обилие опада, освещенность и характер напочвенного покрова в большей степени определяется елями второго яруса.

В древостоях преобладают деревья с асимметричными кронами, при этом чаще выражена асимметричность в горизонтальном направлении, проявляющаяся в формировании кроны разной ширины с противоположных сторон дерева.

В монодоминантном ельнике на формирование асимметричных крон елей оказывает влияние весь древостой, включая деревья и первого и второго яруса. В березняке на развитие асимметричных крон у елей, образующих второй ярус, оказывают отрицательное влияние соседние ели из этого же яруса.

Литература

1. Демьянов В. А., Суйтсо А. О. Количественная оценка влияния *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова в Путоране (север Средне-Сибирского плоскогорья) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 2. С. 222–229.
2. Загидуллина А. Т. Ценогическая напряженность и ее оценка в растительных сообществах (на примере древостоев лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии) // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 5. С. 106–118.
3. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (Pinaceae) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 5. С. 94–103.

4. *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Структура кроны ели в связи с изучением ее фитогенного поля // Вестн. Ленингр. ун-та. 1990. № 10. С. 38–43.
5. *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. № 10. С. 133–142.
6. *Котов С. Ф.* Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 1. С. 39–48.
7. *Крышень А. М.* Фитогенное поле: теория и проявление в природе // Известия РАН. 2000. Сер. Биол. № 4. С. 437–443.
8. *Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С.* Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 3. С. 400–410.
9. *Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С.* Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 3. С. 400–410.
10. *Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С.* Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 176–192.
11. *Маслов А. А.* Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М., 1990. 160 с.
12. *Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. М.; Л., 1928. 362 с.
13. *Самойлов Ю. И.* Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1022–1034.
14. *Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н.* Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 5. С. 61–77.
15. *Сукачëв В. Н.* Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л., 1972. 419 с.
16. *Ястребов А. Б.* Напряженность фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках // Экология. 1996. № 1. С. 3–9.
17. *Bella I. E.* A new model of competition for individual tree // Forest Sci. 1971. Vol. 17, № 3. P. 364–372.
18. *Bella I. E.* A new model of competition for individual tree // Forest Sci. 1971. Vol. 17, № 3. P. 364–372.
19. *Dai X.* Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden // Forest Ecol. Manag. 1996. Vol. 84, № 4. P. 187–192.
20. *Ford E. D., Diggle P. J.* Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process // Ann. Bot. 1981. Vol. 48, № 4. P. 481–500.
21. *Kuuluvainen T., Hokkanen T. J., Jarvinen E., Pukkala T.* Factor related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system // Can. J. For. Res. 1993. Vol. 23. P. 2101–2109.
22. *Lamont B.* Gradient and zonal analysis of understorey suppression by *Eucalyptus wandoo* // Vegetation. 1985. Vol. 63, № 2. P. 113–137.
23. *Stoll P., Weiner J., Schmid B.* Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris* // Ecology. 1994. Vol. 75, № 3. P. 660–670.
24. *Sukachov V. N.* Principles of classification of the spruce communities of European Russia // J. Ecology. 1928. Vol. 16, N 1. P. 1–18.

Статья поступила в редакцию 15 октября 2009 г.