

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*232.324.3

**ЕСТЕСТВЕННОЕ ИЗРЕЖИВАНИЕ
МОЛОДНЯКОВ ЕЛИ РАЗНОЙ ГУСТОТЫ
В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОСАДКАХ***

© 2011 г. **А. И. Бузыкин**, Л. С. Пшеничникова

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
E-mail: institute_forest@ksc.krasn.ru
Поступила в редакцию 05.03.2009 г.*

В многовариантных по густоте посадках ели показано естественное изреживание ценозов за 25-летний период. Оригинальные натурные данные позволили корректно оценить роль густоты в регулировании собственной плотности древесных ценозов. Рост древесных ценозов сопровождается уменьшением их густоты с возрастом в процессе дискриминационного и стохастического отпадов. Если по всему густотному ряду крайние значения густоты начальной посадки различались в 256 раз, то в 25-летних ценозах – в 103 раза. Наиболее интенсивный дискриминационный отпад в течение 25 лет происходит в ценозах с вариантами густоты в пределах 24–128 тыс. экз. га⁻¹. Связь отпада деревьев по густотному ряду с возрастом, несмотря на большую вариабельность, является очень тесной. Изменение густоты и изреживание с возрастом для ценозов разной плотности имеют свои особенности и зависят от начальной густоты (густоты посадки), в свою очередь ценоз сам выступает регулятором собственной плотности.

Густота насаждений, отпад деревьев, естественное изреживание ценозов.

Естественные древесные ценозы в однородных лесорастительных условиях и в пределах одного возраста очень вариабельны по густоте. Фактор густоты в лесоэкологических, лесоводственных и таксационных исследованиях существенно усложняет получение однозначной информации о структуре и продуктивности лесных экосистем вследствие того, что адекватная оценка роли густоты возможна на основе анализа многовариантных разногустотных рядов. Использование в исследованиях несистемных, а также случайных или отдельных вариантов густоты обычно не приносит значимого результата сверх понимания того, что густоту древесных ценозов надо как-то учитывать [2, 5, 6, 10, 11]. Можно ожидать, что лишь многовариантные ряды, характеризующие густоту в широких пределах – от свободно растущих деревьев до загущенных и очень густых древесных ценозов с десятками и сотнями тысяч особей на 1 га, являются наиболее информативными и адекватными объектами исследования и оценки роли плотности древесных ценозов [1].

Выбор объектов для относительно полного многовариантного густотного ряда должен удов-

летворять следующим основным требованиям: 1) одновозрастность разногустотных объектов, которая обеспечивается быстрым заселением древесными растениями площади в течение очень короткого срока – 1–2 лет; 2) однородность лесорастительных условий на достаточной площади для закладки 15–20 пробных площадей; 3) существенно большая амплитуда формирующихся древесных ценозов по густоте, представляющая густотный ряд. Длительный опыт исследований показывает, что указанные требования и ограничения очень трудно реализовать применительно к естественно сформировавшимся разногустотным ценозам [1, 2]. Эти трудности снимаются созданием разногустотных посадок и организацией длительных и преемственных наблюдений за их состоянием, структурой, ростом и продуктивностью.

В обширных районах Восточной Сибири с разнообразными лесорастительными условиями отсутствуют посадки древесных пород разной густоты, представляющие густотный ряд, хотя на значительных площадях создаются лесные культуры и ведутся другие лесовосстановительные работы.

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (10-04-00256-а и 10-04-00542-а).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В 1982 г. сотрудниками Института леса СО РАН под руководством А.И. Бузыкина в подзоне южной тайги (Большемуртинский лесхоз Красноярского края) на серых лесных почвах в однородных лесорастительных условиях плакора созданы посадки сосны обыкновенной, лиственницы сибирской, ели сибирской из 18 вариантов густоты: 0,5, 0,75, 1, 1,5, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 12, 16, 24, 32, 48, 64, 96, 128 тыс. экз. га⁻¹. Таким образом, крайние варианты густоты посадки различались в 256 раз. Для посадки использовались двухлетние сеянцы. На участке каждого варианта густоты высаживалось не менее 500 растений; причем для вариантов с густотой от 48 до 128 тыс. экз. га⁻¹ число посадочных мест увеличивалось соответственно на 10–40%. Площадь каждого участка определялась густотой варианта, по конфигурации она близка к квадрату. Варианты примыкали друг к другу без разрывов, образуя целостные блоки посадок каждой породы, отделяемые друг от друга пятиметровым разрывом. Общая площадь экспериментальных посадок составила 17 га. Ряды, контактирующие с разрывами, исключались при исследовании роли густоты для устранения опушечных (краевых) эффектов.

В прошлом на этой площади произрастали темнохвойные насаждения с участием сосны и

лиственницы сибирской, после освоения приенисейских земель первопоселенцами она длительное время находилась в сельскохозяйственном обороте.

Эксперимент был рассчитан на получение информации о структуре, росте, продуктивности, сроках вступления в репродуктивный период, биометрических показателях особей и сообществ, форме стволов и других зависимых от густоты древостоев характеристик.

Работа выполнялась по известным методикам, которые подробно изложены в предыдущих публикациях [1, 2].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Особый интерес представляет изменение густоты в процессе естественного изреживания. Рассмотрим динамику густоты еловых посадок и образуемых ими ценозов за 25-летний период. На рис. 1 представлена начальная густота посадки и ее состояние в 5-, 12-, 17-, 20- и 25-летнем возрасте. В первые 3 года после посадки определялись приживаемость высаженных саженцев и их послепосадочная сохранность.

Рост древесных ценозов разной плотности – от загущенного состояния до свободного роста в редкостойных посадках – сопровождается

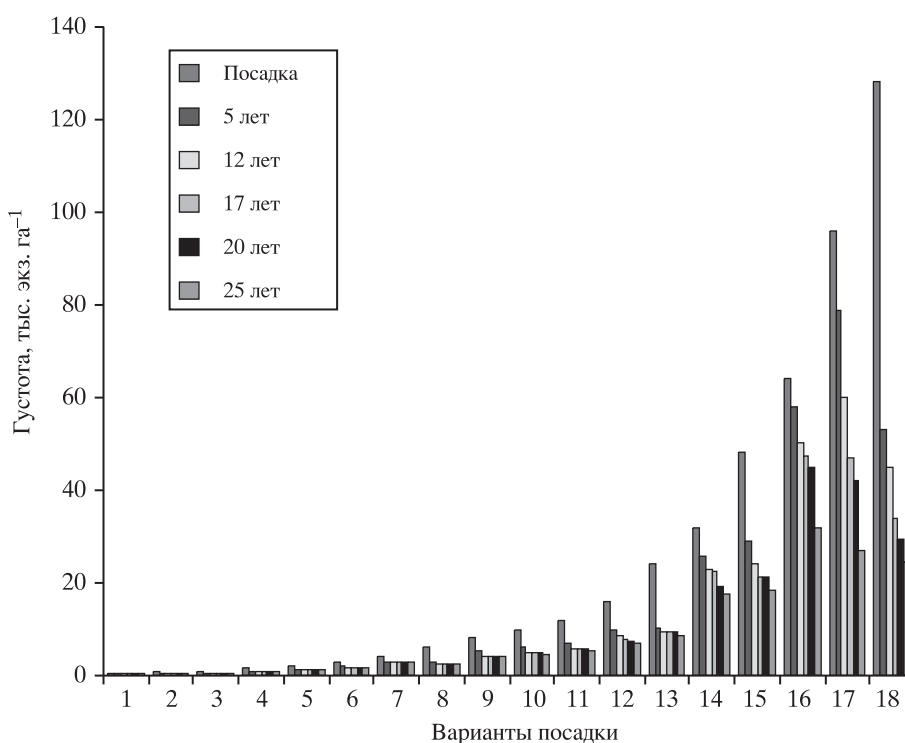


Рис. 1. Начальная и последующая густота по вариантам плотности посадки еловых ценозов различного возраста: 1 – при посадке, 2 – 5, 3 – 12, 4 – 17, 5 – 20, 6 – 25 лет.

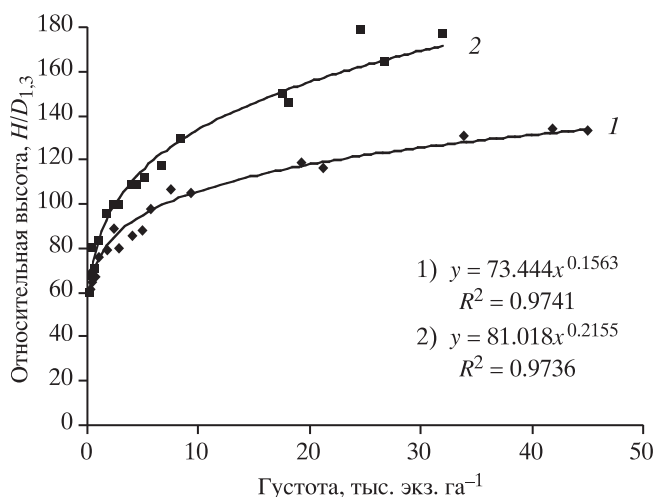


Рис. 2. Изменение средней относительной высоты еловых ценозов в зависимости от их густоты в возрасте 12 (1) и 25 (2) лет.

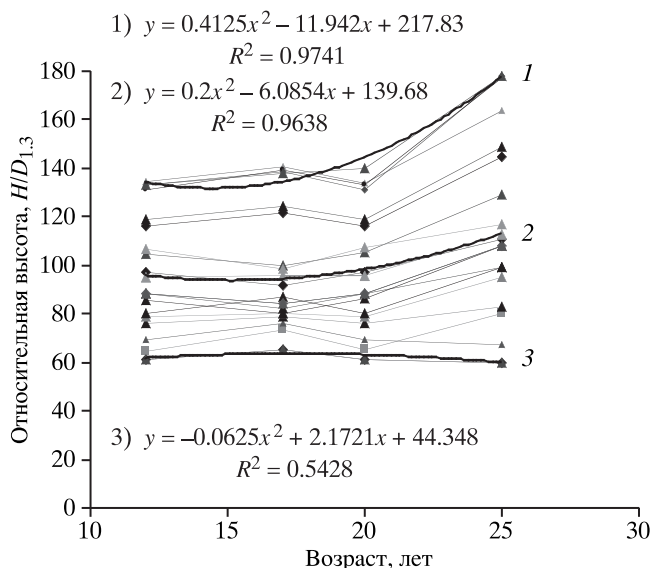


Рис. 3. Изменение средней относительной высоты разногустотных вариантов еловых ценозов с возрастом: 1 и 3 – верхний и нижний пределы амплитуды средних значений относительной высоты разногустотных ценозов; 2 – средняя относительная высота для всего густотного ряда. Ломаными линиями показана возрастная динамика величины $H/D_{1,3}$ по вариантам густоты посадки.

уменьшением их густоты с возрастом в процессе дискриминационного и стохастического отпадов. Основой выживания и противостояния дискриминационному отпаду каждой особи является способность адаптироваться к среде существования и конкурировать за жизненно важные ресурсы среды: влагу, элементы почвенного питания, солнечную радиацию, пространство роста и другие лимитирующие ростовые процессы экологические ресурсы. Эта способность, закодированная в

генотипе особей древесных растений, позволяет им изменять свою индивидуальную фитомассу при различном ценотическом положении в ярусе естественных одновозрастных ценозов в одинаковых условиях среды до 10^3 – 10^4 раз. В разногустотном ряду 25-летних экспериментальных посадок ели деревья минимальных и максимальных диаметров (1 и 27 см) и высотой 1.8 и 12.7 м по массе различаются в сотни раз. Способность деревьев как особой жизненной формы регулировать физиолого-биохимические и ростовые процессы в беспрецедентно широкой амплитуде в пределах одного возраста при одних и тех же лесорастительных условиях можно рассматривать как генетически обусловленное приспособление к различной плотности сформированных ими ценозов. Эта способность, вероятно, является причиной неоднозначных результатов и различных точек зрения в исследованиях по рассматриваемой тематике.

Индивидуальные особенности роста деревьев в высоту и по диаметру отражает соотношение $H/D_{1,3}$, именуемое относительной высотой [3]. Конкуренция за световой и другие ресурсы среды в сомкнутых густых ценозах “подгоняет” рост деревьев в высоту и ослабляет рост по диаметру.

Зависимость средних показателей $H/D_{1,3}$ ценозов от их густоты можно аппроксимировать кривой степенной функции $y = ax^b$ (рис. 2). В 12-летнем возрасте с изменением фактической густоты в густотном ряду от 0.26 до 45 тыс. экз. га⁻¹ H/D увеличивается от 60 до 133, т.е. в 2.2 раза. В 25-летнем возрасте при диапазоне густотного ряда от 0.26 до 24.7 тыс. экз. га⁻¹ она возрастает в 3 раза – от 60 до 178, что свидетельствует об усилении конкурентных взаимодействий деревьев к 25-летнему возрасту. Тесная связь величины $H/D_{1,3}$ с густотой демонстрирует эффект плотности ценозов, очевидно, за счет изменения формы стволов.

Среднее значение соотношения $H/D_{1,3}$ для всего густотного ряда (по всем вариантам густоты) в возрасте от 12 до 20 лет практически не изменяется и колеблется в пределах средних значений – 95–96, заметно увеличиваясь только к 25 годам в 1.2 раза (рис. 3, кривая 2). Верхняя кривая на рис. 3 ограничивает амплитуды средних значений $H/D_{1,3}$, существенно увеличивающихся с возрастом в загущенных и густых вариантах посадки – 32–128 тыс. экз. га⁻¹. Нижняя граница графика характеризует практически неизменную величину $H/D_{1,3}$ посадок со свободным размещением и ростом деревьев. В целом, рис. 2 и 3 свидетельствуют, что с увеличением густоты, а в пределах

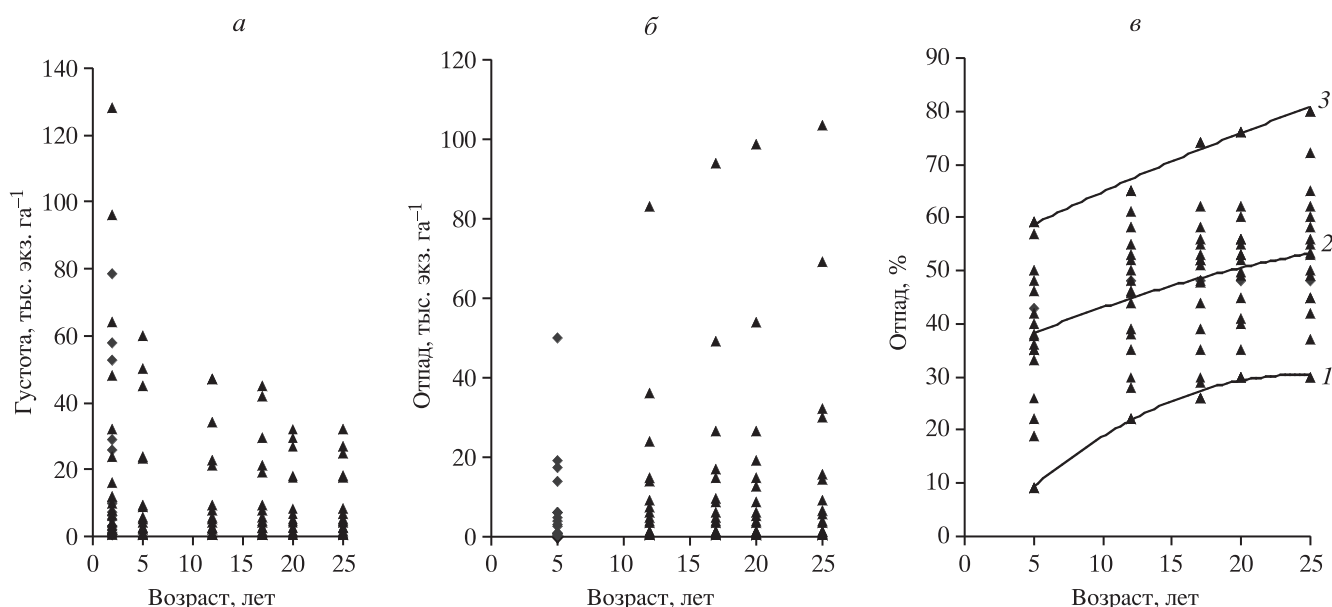


Рис. 4. Изменение густоты (*а*) и отпада (*б* и *в*) разногустотных еловых ценозов с возрастом: 1 и 3 – верхний и нижний пределы амплитуды поля рассеивания относительных значений отпада; 2 – средние значения отпада для всего густотного ряда.

одной и той же густоты – и с увеличением возраста, величина $H/D_{1,3}$ пропорционально возрастает. При взрослении посадок на ближайшие 10 лет можно уверенно прогнозировать дальнейшее расхождение значений амплитуды $H/D_{1,3}$ в разногустотном ряду до времени ослабления интенсивного дискриминационного отпада деревьев с высокими значениями $H/D_{1,3}$ в густых ценозах. Если значительная амплитуда величин $H/D_{1,3}$ обусловлена преимущественно конкуренцией за ресурсы среды, то в условиях свободного роста эти колебания с большей вероятностью можно отнести за счет генотипического регулирования роста деревьев, а также влияния условий микросреды на рост деревьев.

Изменение отпада в процессе изреживания с возрастом для ценозов разной плотности имеет общую особенность. На рис. 4 представлены результаты 5-кратного учета отпада за 25 лет. За период наблюдений вариабельность величины суммарного относительного отпада с возрастом в пределах густотного ряда характеризуется в диапазоне от значительной до очень большой [4]. Размах между максимальными и минимальными значениями от редких к загущенным посадкам изменился с 10–60% в 5-летнем возрасте до 30–80% в 25-летнем. В целом по группам густот и всему густотному ряду величина суммарного отпада с возрастом увеличивается при относительно стабильной амплитуде.

Отражением естественного изреживания древесных ценозов существенно разногустотного

ряда с возрастом является сужение амплитуды значений густоты сохранившейся живой части ценозов. Если по всему густотному ряду крайние значения густоты начальной посадки различались в 256 раз, то в 25-летних ценозах – в 123 раза. Наиболее интенсивный дискриминационный отпад в течение 25 лет происходит в ценозах с вариантами густоты в пределах 24–128 тыс. экз. га⁻¹.

Исходя из фактической численности живых деревьев и отпада в разногустотных ценозах следует, что разногустотность абсолютно одновозрастных ценозов в одних и тех же лесорастительных условиях за 25 лет сохраняется на очень высоком уровне, хотя амплитуда значений густотного ряда от 0,5–128 тыс. экз. га⁻¹ при посадке к 25-летнему возрасту сужается до 0,26–32 тыс. экз. га⁻¹, т.е. в 4 раза (рис. 4). Исследования одновозрастных еловых ценозов показали, что в одних и тех же лесорастительных условиях густота еловых ценозов очень вариабельна. Эти различия по густоте (до одного порядка) сохраняются до возраста 120–140 лет и старше [2, 5].

Достаточно показательным значением густоты в ростовых (продукционных) процессах лесных экосистем. В течение 25 лет разногустотные еловые ценозы по результатам таксации в 17, 20 и 25 лет демонстрируют очень тесную параболосообразную связь запаса стволовой древесины с густотой ценозов в ряду с разной степенью взаимодействия деревьев: от свободного роста до сильного загущения (рис. 5). Запас древесины с

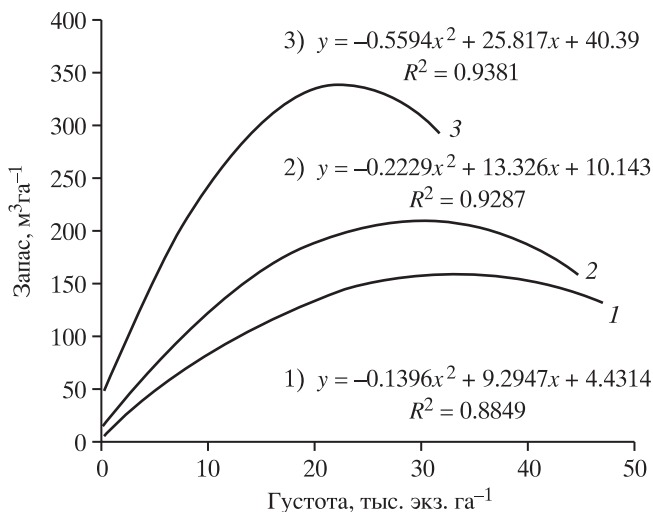


Рис. 5. Зависимость запаса стволовой древесины от плотности еловых ценозов в возрасте: 1 – 17, 2 – 20, 3 – 25 лет.

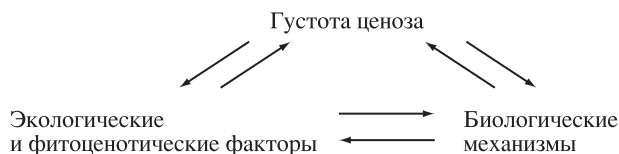
возрастанием плотности ценозов на начальном отрезке параболы увеличивается пропорционально плотности, затем выходит на “плато” колоколообразной кривой и далее снижается по мере загущения ценозов. При этом максимум запаса с возрастом смещается к ценозам с меньшей, но достаточно значительной плотностью. При плотности, равной 20–25 тыс. экз. га⁻¹, еловые 25-летние ценозы имеют запас в 350 м³ и средний ежегодный прирост 14 м³ га⁻¹, которые в 1,4–2 раза превосходят продуктивность ельников Ia–I классов бонитета с полнотой 1,0.

Рост древесных ценозов происходит на фоне разнообразных взаимодействий между растениями, основными из которых являются конкурентные. Степень и характер взаимодействий растений в ценозе зависит от плотности или густоты ценоза: в свою очередь ценоз сам выступает ее регулятором. Основой такой саморегуляции системы “взаимодействия организмов в ценозе ↔ плотность ценоза” является относительно замкнутый биологический круговорот веществ и ограниченность ресурсов среды или некоторых ее элементов в лесных биогеоценозах (экосистемах) [7, 9].

Густота представляет собой важный структурно-функциональный показатель ценоза, с ней связаны жизненно важные ресурсы среды, приходящиеся на одну особь. Если бы естественные механизмы регуляции однозначно приводили численность ценоза в соответствие экологическим условиям и ресурсам среды, задача выявления целевой и оптимальной густоты или ее экологической роли решалась бы сравнительно просто. Однако функционирование механизмов регуляции

численности осложняется приспособительными реакциями древесных растений к экологической и фитоценотической среде. Особенно широкая амплитуда морфофизиологической адаптации свойственна хвойным. В пределах ценоза (ценопопуляции) растения одного и того же возраста, как уже отмечалось, по своей фитомассе могут различаться в 10²–10³ и более раз.

Можно полагать, что в древесных ценозах в процессе их роста и развития функционируют два взаимосвязанных процесса или механизма регуляции густоты ценоза и морфоструктуры древесных растений. Один из них регулирует численность деревьев и стремится привести ее в соответствие ресурсам среды и емкости биологического круговорота. Поскольку в основе этого механизма лежат экологические факторы, то он, в сущности, экологически детерминирован. Другой процесс направлен на стабилизацию численности деревьев и поддержание ее на высоком уровне за счет приспособительных реакций особей к складывающейся фитоценотической и фитоэкологической ситуации. Основу механизма ответных реакций растений на давление внешней и фитоценотической среды составляют физиолого-биохимические процессы, т.е. они детерминированы биологически (эволюционно и генетически). Так как эти механизмы связаны с процессом роста ценоза и контролируются средой, то их разделение в известной степени условно. По существу они представляют разные стороны одного процесса регуляции густоты древесных ценозов:



Фактически элиминация деревьев наступает тогда, когда ее уже не в состоянии сдержать морфофизиологическая перестройка растения, т.е. элиминирующее давление превышает предел реакции растений на это давление. При этом элиминация деревьев в ценозе существенно запаздывает по сравнению с ростовой реакцией на недостаток тех или иных экологических ресурсов и конкуренцию за них.

Численность и размеры деревьев в реальном ценозе нужно рассматривать как результат существования в нем подвижного единства экологически и биологически детерминированных механизмов регуляции плотности ценопопуляции и реакции древесных растений через ростовые процессы и соответствующие им размеры особей на экологическую и фитоценотическую обстановку.

В условиях высокой плотности в процессе роста ценоза первый механизм направлен на элиминацию лишних особей, второй – на выживание возможно большего числа индивидуумов и поддержание высокой численности за счет депрессии роста, снижения размеров особей, перестройки их морфоструктуры и физиолого-биохимических процессов. В последнее время дендрофизиологами и биохимиками получены весьма интересные данные зависимости метаболизма древесных растений от густоты ценозов, обусловленные влиянием ценотического стресса на рост деревьев при конкурентных взаимодействиях в условиях естественного загущения и загущенных посадок [8, 12]. Выделение результатов действия этих механизмов в “чистом” виде представляет значительные трудности. Есть основания полагать, что биологически детерминированная реакция древостоя на загущение без анализа густотных рядов может приниматься за экологически обусловленные густоту и рост древостоев.

Заключение. Фактическая плотность древесных ценозов и ее густотные градиенты определяют величину ресурсов среды, включая пространство роста, используемые каждой особью и ценозом в целом в процессе своего роста и развития. В лесоэкологических исследованиях целесообразно оперировать прямыми, а не расчетными показателями плотности некоторого множества разнототных объектов, представляющих густотный ряд, для того чтобы знать степень зависимости полученных результатов от плотности древесных ценозов – атрибута лесных экосистем.

Густотой определяются экологически и биологически детерминированные механизмы регуляции собственной плотности, ростовых и продукционных процессов древесных ценозов. При высокой плотности в процессе роста ценозов посредством первого механизма элиминируются малоконкурентоспособные особи (дискриминационный отпад); биологический механизм направлен на поддержание высокой численности за счет реализации адаптационных возможностей особей – перестройки физиолого-биохимических процессов, депрессии роста, уменьшения индивидуальных размеров и массы древесных растений.

Несмотря на определенную однотипность изменения с возрастом изначально существенно различных по густоте еловых ценозов, их плотность в 25-летнем возрасте остается разной. Ме-

ханизм регулирования густоты древесных ценозов сопряжен и действует вместе и одновременно с механизмом регулирования роста и, очевидно, обуславливает индивидуальную траекторию естественного изреживания ценозов в зависимости от их густоты в течение всей жизни древесного поколения. В целом эти механизмы влияют на рост, степень использования ресурсов среды, продуктивность, регулируют собственную плотность древесных ценозов и обеспечивают разнообразие лесных экосистем по густоте, ценотическим эффектам и продуктивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С. Влияние густоты на морфоструктуру и продуктивность культур сосны // Лесоведение. 1999. № 1. С. 38–43.
2. Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С., Суховольский В.Г. Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 2002. 152 с.
3. Высоцкий К.К. Закономерности строения смешанных древостоев. М.: Лесн. пром-сть, 1962. 177 с.
4. Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 104 с.
5. Левин В.И. Сосняки Европейского Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 152 с.
6. Мартынов А.Н. Густота культур хвойных пород и ее значение. М.: ЦБНТИ Гослесхоз СССР, 1974. 60 с.
7. Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В.Н. Сукачева и В.Н. Дылиса. М.: Наука, 1964. 575 с.
8. Плаксина И.В., Судацкова Н.Е., Бузыкин А.И. Влияние густоты посадки на ксилогенез и метаболизм сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // Лесоведение. 2001. № 4. С. 47–53.
9. Пономарева В.В., Сотникова Н.С. Закономерности процессов миграции и аккумуляции элементов в подзолистых почвах // Биогеохимические процессы в подзолистых почвах. Л.: Наука, 1972. С. 6–56.
10. Рубцов В.И. Культуры сосны в лесостепи (их рост и производительность). Изд. 2-е, перераб. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 285 с.
11. Рубцов В.И., Новосельцева А.И., Попов В.К., Рубцов В.В. Биологическая продуктивность сосны в лесостепной зоне. М.: Наука, 1976. 224 с.
12. Судацкова Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.

Natural Thinning of Young Spruce Plantations under Different Stocking of Their Planting

A. I. Buzykin, L. S. Pshenichnikova

Natural thinning for 25 years was studied in spruce plantations in variants with different density of their planting. The original data allowed assessing the role of stocking in the regulation of the tree stand density. The growth of tree stands is accompanied by a decrease in their density with age in the course of discriminatory and stochastic dieback. In the whole stocking series, extreme values of the planting density differed by 256 times; in the 25-year-old, by 103 times. The greatest discriminatory dieback for 25 years was observed in the forests with a stocking of 24–128 thousand ind. ha⁻¹. The relation between the tree dieback and the stand age was close despite its high variability. Changes in the stocking and thinning with age of the plantations are related to their initial density (density of planting); cenosis proper is a regulator of its density.