

УДК 630*232.324.3

ЕСТЕСТВЕННОЕ ИЗРЕЖИВАНИЕ РАЗНОГУСТОТНЫХ МОЛОДНЯКОВ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОСАДКАХ СОСНЫ

А.И. Бузыкин, Л.С. Пшеничникова, Д.С. Собачкин, Р.С. Собачкин

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: institute@forest.akadem.ru

В многовариантных по густоте посадках сосны показано естественное изреживание ценозов за 25 лет. 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 78 раз. 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 группам густот и густотному ряду с возрастом, несмотря на большую вариабельность, является очень тесной. Изменение густоты и роста в процессе изреживания с возрастом для ценозов разной плотности имеют свои особенности и зависят от начальной густоты (густоты посадки) ценоза: в свою очередь ценоз сам выступает регулятором собственной плотности.

Ключевые слова: густота насаждений, отпад деревьев, естественное изреживание ценозов

This paper deals with self-thinning of forest plantation over a 25-year period depending on planting density. Our experimental field data enabled correct assessment of the importance of stand density for stand self-thinning. Stand density was found to decrease with increasing stand age due to competition-caused and stochastic tree mortality. While the initial lowest and highest plantation densities differed 256 times, the density difference dropped to 78 times in 25-year-old stands. Forest stands with densities ranging 24 to 128 thousand trees per hectare showed the highest competition-caused tree die-back. Stand age appeared to have a strong relationship with tree mortality at any stand density. Forest stand growth and self-thinning exhibited stand density-specific characteristics. On the other hand, a forest stand was determined to regulate its own density.

Key words: stand density, stand density, self-thinning of forest plantation

ВВЕДЕНИЕ

Естественные древесные ценозы в однородных лесорастительных условиях и в пределах одного возраста очень вариабельны по густоте. Фактор густоты в лесозокологических, 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 густотных рядов. Использование в исследованиях несистемных, а также случайных или отдельных вариантов густоты обычно не приносят значимого результата сверх того, что густоту древесных ценозов надо как-то учитывать (Левин, 1966; Рубцов, 1969; Мартынов, 1974; Рубцов и др., 1976; Бузыкин и др., 2002). Можно ожидать, что лишь многовариантные по густоте ряды, характеризующие густоту в широких пределах – от роста деревьев свободного стояния до загущенных и очень густых древесных ценозов, имеющих десятки и сотни тыс. особей на га – являются наиболее информативными и адекватными объектами исследования роли плотности древесных ценозов (Бузыкин, Пшеничникова, 1999).

Выбор объектов для относительно полного многовариантного густотного ряда должен

удовлетворять следующим основным требованиям:

1) одновозрастность разногустотных объектов, которая обеспечивается быстрым заселением древесными растениями площади в течение очень короткого срока – одного-двух 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 густотным ценозам (Бузыкин, Пшеничникова, 1999; Бузыкин и др., 2002). 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.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В 1982 году сотрудниками Института леса СО РАН под руководством А.И. Бузыкина в подзоне южной тайги (Большемуртинский лесхоз Краснояр-

*Работа поддержана РФФИ и ККФН (грант РФФИ-Енисей 07-04-96804)

ского 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, т.е. крайние варианты густоты посадки различались в 256 раз. Для посадки по квадратной схеме 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 на участках увеличивалось соответственно на 10-40%. Площадь каждого участка определялась густотой варианта, по конфигурации она близка к квадратной. 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.

В прошлом на этой площади произрастали темнохвойные насаждения с участием сосны и лиственницы сибирской. После освоения Приенисейской территории первопоселенцами площадь под экспериментальные посадки длительное время находилась в сельскохозяйственном обороте. Эксперимент 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 и подробно изложена в предыдущих публикациях (Бузыкин, Пшеничникова, 1999; Бузыкин и др., 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Особый интерес представляет изменение густоты в процессе естественного изреживания. Рассмотрим динамику густоты основных посадок и образуемых ими ценозов за 25 лет. На рис. 1 представлена начальная густота посадки и ее состояние в 5, 15, 20 и 25-летнем возрасте.

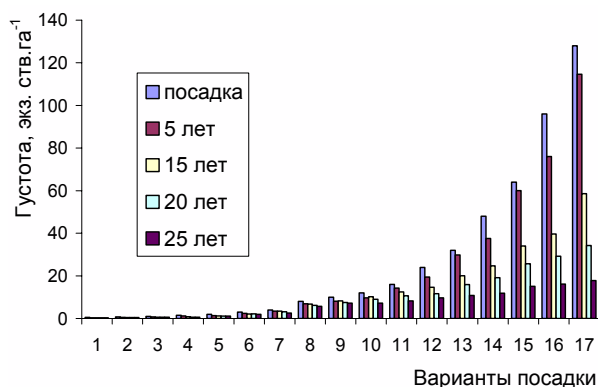


Рисунок 1 - Начальная и последующая густота в 5, 15, 20 и 25-летнем возрасте по вариантам плотности

В первые 3 года определялись приживаемость высаженных саженцев и их послепосадочная со-

хранность.

Рост древесных ценозов разной плотности – от загущенного состояния до свободного роста в редких – сопровождается 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 факторы. Эта способность закодирована в генотипе особей древесных растений, позволяющая им изменять свою индивидуальную фитомассу при различном ценотическом положении в ярусе естественных разновозрастных ценозов в одинаковых условиях среды до 10^{3-4} раз. В разногустотном ряду 25-летних экспериментальных посадок сосны деревья минимальных и максимальных размеров диаметра (1 и 26 см) и высотой 4,2 и 12,0 м соответственно по массе различаются в 125 раз. Способность деревьев как особой жизненной формы регулировать физиолого-биохимические и ростовые процессы в беспрецедентно широкой амплитуде в пределах одного возраста и одних и тех же лесорастительных условий 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 густотной тематике в лесоведении.

Индивидуальные особенности роста деревьев в высоту и по диаметру отражает соотношение $H/D_{1,3}$, именуемое относительной высотой (Высоцкий, 1962). Конкуренция за световой ресурс в сомкнутых густых ценозах «подгоняет» рост деревьев в высоту и ослабляет рост по диаметру, что характерно для угнетенных деревьев. Несмотря на очень большие различия по густоте зависимость $H/D_{1,3}$ (относительной высоты) от диаметра можно аппроксимировать общей ниспадающей кривой степенной функции ($y = 600,48x^{-0,7651}$, $R^2 = 0,9942$). Амплитуда $H/D_{1,3}$ деревьев в исследованных разногустотных ценозах находится в широких пределах – 40-570: она максимальна в самых густых ценозах (100-570) и минимальна в самых редких – 40-80. Дискриминационный отпад происходит за счет деревьев с наибольшими значениями $H/D_{1,3}$. В пределах каждой густоты зависимость $H/D_{1,3}$ от диаметра имеет степенной характер и описывается соответствующими уравнениями (рис. 2).

Если большая амплитуда $H/D_{1,3}$ обусловлена преимущественно конкуренцией за ресурсы среды, то в условиях свободного роста колебания $H/D_{1,3}$ с большей вероятностью можно отнести за счет генотипического регулирования роста деревьев.

Средние показатели $H/D_{1,3}$ по всем деревьям ценозов разных вариантов густоты демонстрируют за счет изменения формы стволов эффект плотности ценозов. Он проявляется в увеличении с 5 до 25-летнего возраста амплитуды средних показате-

лей отношения $H/D_{1,3}$ в 3,2 раза. Из рис. 3 видно, что возрастание размаха амплитуды $H/D_{1,3}$ произошло за счет вариантов густых посадок 16-128 тыс. экз./га. Верхний и нижний пределы размаха амплитуды хорошо аппроксимируются уравнениями соответственно степенной и параболической функций. Изменение средних значений $H/D_{1,3}$ для всех вариантов густот с возрастом выражается логарифмическим уравнением. С возрастом 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 посадках.

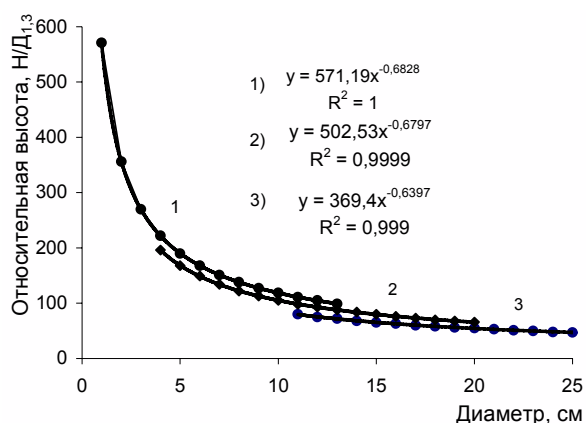


Рисунок 2 - Относительная высота деревьев в 25-летних ценозах разной густоты посадки: 1 – 128, 2 – 4, 3 – 0,5 тыс. экз.⁻¹

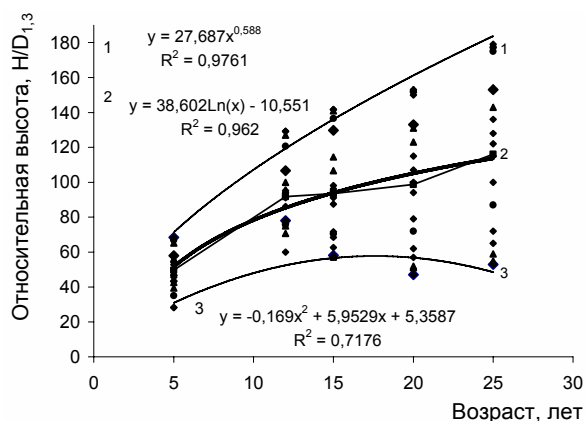


Рисунок 3 - Изменение средней относительной высоты разногустотных ценозов с возрастом: 1-3 – верхний и нижний пределы амплитуды поля рассеивания средних значений относительных высот разногустотных ценозов; 2 – средняя относительная высота для всего густотного ряда

Изменение густоты в процессе изреживания с возрастом для ценозов разной плотности имеет свои особенности. На рис. 4 представлен относительный отпад в 3-х совокупностях ценозов низкой, средней и высокой густоты. За период наблюдений вариabельность отпада с возрастом в пределах густотного ряда характеризуется в диапазоне от значи-

тельной до очень большой (Дворецкий, 1971). Наибольшая относительная величина суммарного отпада в 5-летнем возрасте оказалась в ценозах низкой густоты – 20-35%; в группах ценозов с начальной густотой 4-16 и 24-128 тыс. экз. га⁻¹ отпад находился в пределах 10-20 и 5-20%. В 25-летнем возрасте по группам густот сохранилось соответственно 40-65, 45-70 и 15-40% деревьев от числа высаженных. В целом по группам густот и всему густотному ряду амплитуда суммарного отпада с возрастом возрастает, а среднего и текущего отпада уменьшается (рис. 5).

Связь отпада деревьев по группам густот и густотному ряду с возрастом, несмотря на большую вариabельность, является очень тесной (рис. 4, 5). Ценозы в 11 вариантах посадки низкой и средней густоты (0,5-16 тыс. экз. га⁻¹) к 25-летнему возрасту уменьшили свою густоту в 1,5-2 раза, в наиболее густых вариантах (24-128 тыс. экз. га⁻¹) – густота за это время снизилась в 2,5-7,2 раза.

Отражением естественного изреживания древесных ценозов существенно разногустотного ряда с возрастом является сужение амплитуды значений густоты. Если по всему густотному ряду крайние значения густоты начальной посадки различались в 256 раз, то в 25-летних ценозах – в 78 раз. При этом наибольший относительный отпад стохастической и экологической природы в первые 5 лет приходится на варианты начальной густоты 0,5-10 тыс. экз. га⁻¹, снизивший густоты посадки примерно в 1,2 раза; в последующие годы до 25 лет в этих вариантах стохастический и экологический отпад минимизируется. Наиболее интенсивный дискриминационный отпад в течение 25 лет происходит в ценозах с вариантами густоты в пределах 24-128 тыс. экз. га⁻¹ (рис. 4).

На рис. 6 и 7 отражена фактическая численность живых деревьев и отпада в разногустотных ценозах, по данным 6-кратных переучетов. Из этих данных следует, что разногустотность абсолютно разновозрастных ценозов в одних и тех же лесорастительных условиях за 25 лет сохраняется на очень высоком уровне, хотя амплитуда значений густотного ряда от посадки 0,5-128 тыс. экз. га⁻¹ сужается к 25-летнему возрасту до 228-17795 экз. га⁻¹, т.е. она уменьшилась в 7,3 раза. Исследования разновозрастных естественных сосновых молодняков и древостоев показали, что в одних и тех же лесорастительных условиях густота сосняков очень вариabельна. Эти различия по густоте (до одного порядка) сохраняются до возраста 120-140 лет и старше (Бузыкин и др., 2002; Левин, 1966).

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 её 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 (Пономарева, 1972).

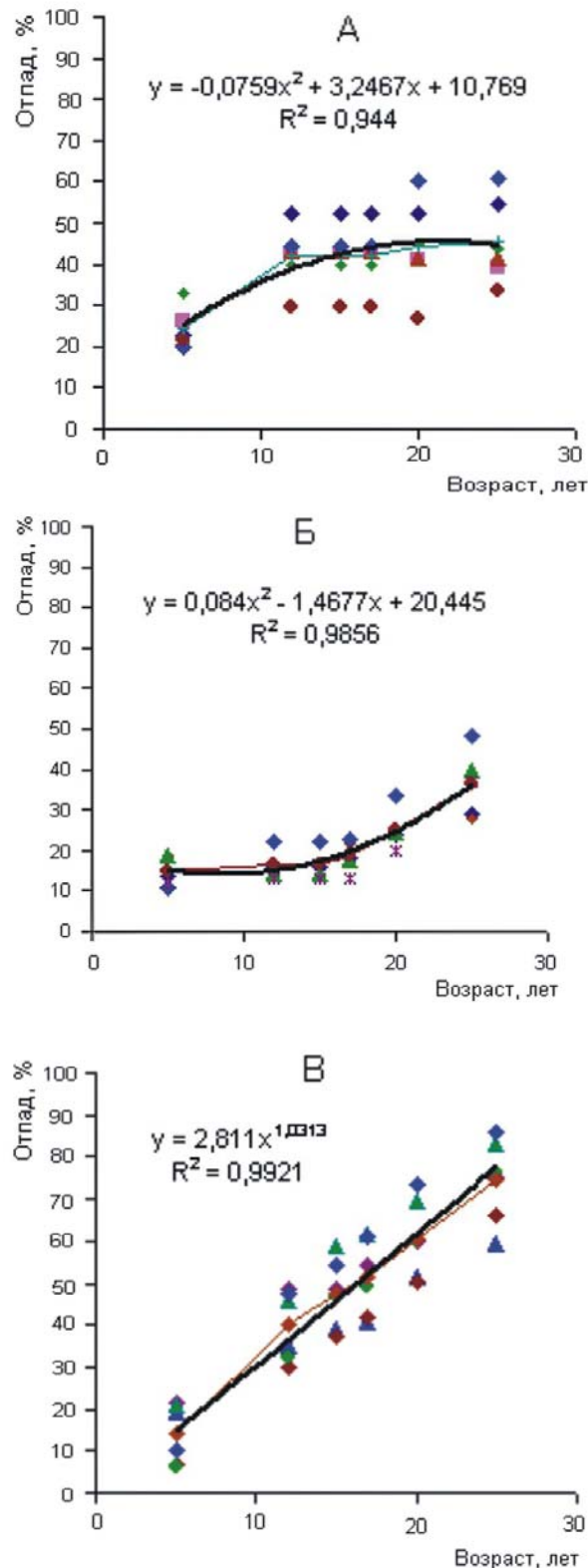


Рисунок 4 - Суммарный отпад в разногустотных ценозах разного возраста. Густота: А – 0,5-3, Б – 4-16, В – 24-128 тыс. экз. га⁻¹

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 с экологическими ус-

ловиями и ресурсами среды, то 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 ценопопуляции растения одного и того же возраста, как уже отмечалось, по своей фитомассе могут различаться в 10^2 — 10^3 и более раз.

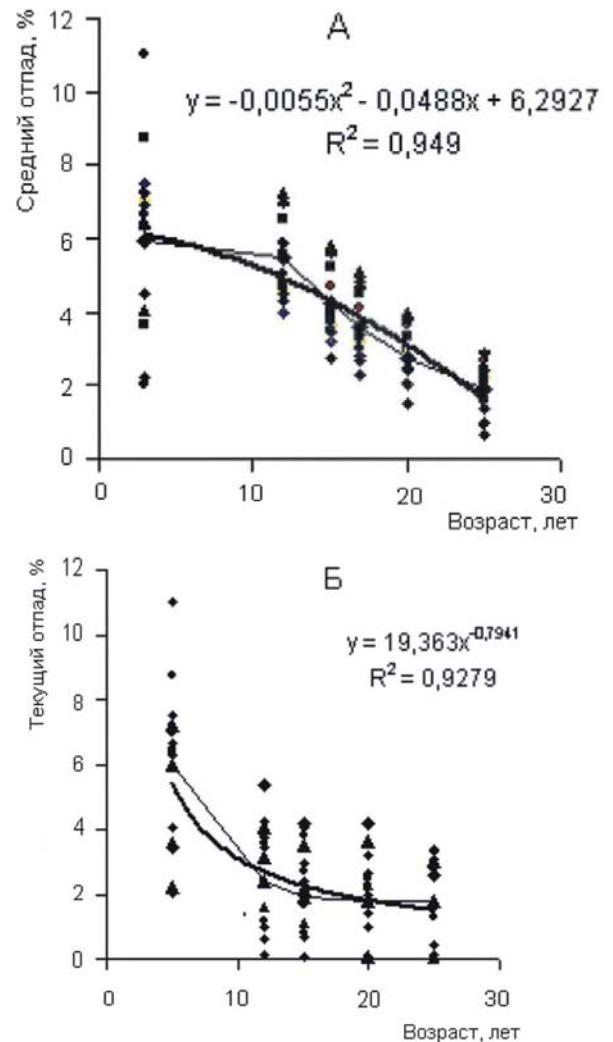


Рисунок 5 - Изменение ежегодных среднего (А) и текущего (Б) отпада разногустотных ценозов с возрастом

В древесных ценозах в процессе их роста и развития функционируют два процесса или механизма регуляции густоты ценоза и морфоструктуры древесных растений. Один из них регулирует численность деревьев и стремится привести ее в соответствие с ресурсами среды и емкостью 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 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:

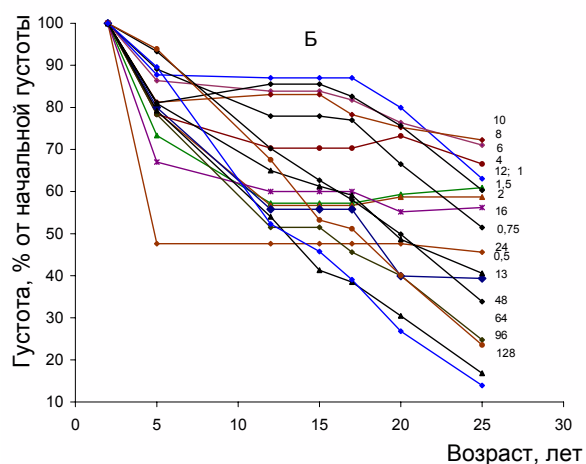
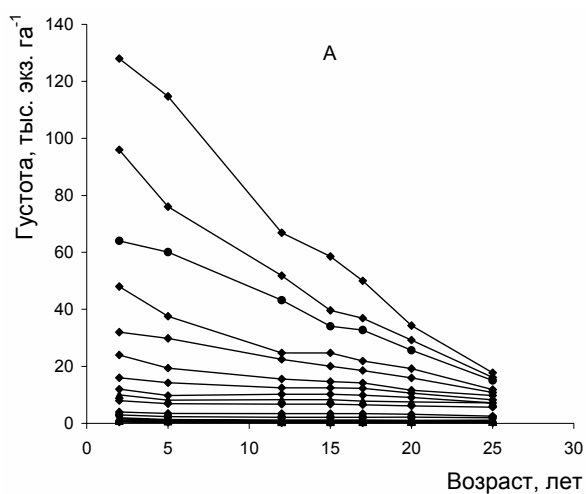


Рисунок 6 - Изменение абсолютной (А) и относительной (Б) густоты сосновых ценозов с возрастом. Цифрами обозначена густота посадки в тыс. экз. га⁻¹

Фактически элиминация наступает тогда, когда ее уже не в состоянии сдержать морфофизиологическая перестройка растения, т.е. элиминирующее давление превышает норму реакции растений на это давление. При этом регуляция численности деревьев су-

щественно запаздывает по сравнению с ростовой реакцией на недостаток тех или иных ресурсов и воздействие фитоценотических и экологических факторов.

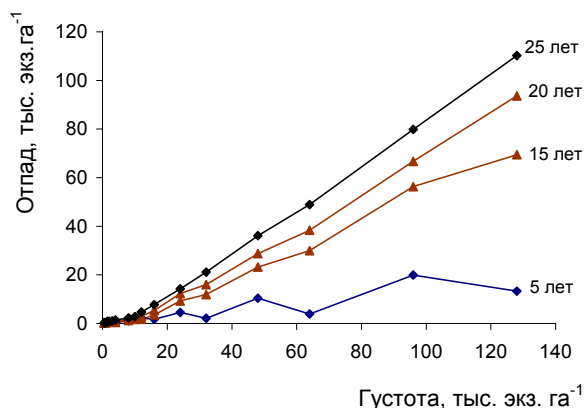


Рисунок 7 - Отпад деревьев разногустотных ценозов в разном возрасте

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, обусловленные влиянием ценотического стресса на рост деревьев при конкурентных взаимодействиях в условиях естественного загущения и загущенных посадок (Плаксина и др., 2001; Судачкова, 1998 и др.). 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 обычно принимается за экологически обусловленные густоту и рост древостоев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фактическая плотность древесных ценозов и ее густотные градиенты в публикациях по лесной экологии и лесоведению почти не рассматриваются, хотя они определяют размер и объем ресурсов среды, включая пространство роста, используемые каждой особью в процессе своего роста и развития. В лесо-экологических исследованиях целесообразно оперировать прямыми показателями плотности некоторого множества разногустотных объектов, представляющих густотный ряд, для того чтобы знать степень зависимости полученных результатов от плотности дре-

весных 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 неконкурентноспособные особи (дискриминационный отпад); биологический механизм направлен на поддержание высокой численности за счет реализации адаптационных возможностей особей – перестройки физиолого-биохимических процессов, депрессии роста, уменьшения размеров и массы древесных растений.

Несмотря на определенную однотипность изменения с возрастом изначально существенно различных по густоте сосновых ценозов их плотность в 25-летнем возрасте остается разной. Механизм регулирования густоты древесных ценозов сопряжен и действует вместе и одновременно с механизмом регулирования роста и, вероятно, 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 и ценотическим эффектам.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Бузыкин, А.И. Влияние густоты на морфоструктуру и продуктивность культур сосны / А.И. Бузыкин,

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

Поступила в редакцию 25 апреля 2008 г.
Принята к печати 27 августа 2008 г.