

**МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
имени В. И. ЛЕНИНА**

Специализированный совет К 113.08.13

На правах рукописи

УДК 630:161:581.526

ЕВСТИГНЕЕВ Олег Иванович

**ФИТОЦЕНОТИПЫ И ОТНОШЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ
ДЕРЕВЬЕВ К СВЕТУ**

03.00.05 — ботаника

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Москва 1990

Работа выполнена в Московском Ордена Ленина и Ордена
Трудового Красного Знамени государственном педагогическом
институте имени В. И. Ленина.

Научный руководитель:

доктор биологических наук СМЕРНОВА О. В.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук КОЖЕВНИКОВА Н. Д.

кандидат биологических наук КОСТЕНЧУК Н. А.

Ведущее учреждение: Львовское отделение института ботаники АН УССР им. Н. Г. Холодного.

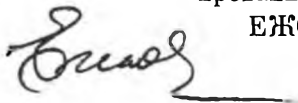
Автореферат разослан «25» 11/1990 1990 г.

Защита диссертации состоится «10» сентября 1990 г.
в 16 часов на заседании специализированного совета
К 113.08.13 по присуждению ученой степени кандидата наук
в Московском Ордена Ленина и Ордена Трудового Красного
Знамени государственном педагогическом институте имени
В. И. Ленина по адресу: Москва И-243, ул. Кибальчича, 6,
корп. 5.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института, Москва, Малая Пироговская ул., д. 1.

Ученый секретарь специализированного совета

ЕЖОВА С. А.



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Длительное и сильное воздействие человека на природу привело к коренной перестройке возрастной и пространственной структуры лесных ценозов, к существенному изменению экологической ситуации под пологом леса, и, как следствие, к снижению, а во многих случаях и прекращению естественного возобновления многих видов. Изучение функциональной организации лесных ценозов должно помочь разрешить противоречия между увеличивающимися потребностями человечества и необходимостью сохранения природной ореды, создать теоретическую основу для поиска экологически наиболее целесообразных методов использования и охраны растительного покрова. Первоначальная база для подобных исследований видится в детальном изучении биологии и экологии конкретных видов, составляющих лесные сообщества.

Цель работы. Выяснить экологические и биологические особенности лиственных деревьев, определяющих их фитоценоотическую роль в равнинных широколиственных лесах. Задачи: 1) на основе анализа литературы и собственных наблюдений разработать методологию исследования экологических и биологических свойств видов, характеризующих их фитоценоотические позиции, 2) обосновать систему прямых и косвенных методов оценки отношения лиственных деревьев к свету и к влаге в естественных лесных ценозах и в экспериментах, 3) разработать региональные шкалы отношения древесных растений к свету и показать возможность их использования для оценки современного состояния и составления прогнозов развития лесных массивов, 4) провести сопоставление некоторых экологических и биологических свойств древесных видов широколиственных лесов и на основе этого охарактеризовать их фитоценоотические потенции и позиции в лесных ценозах разной степени нарушенности.

Научная новизна работы. Впервые при решении экологических и ценоотических задач использованы предположения физиологов об основных характеристиках световой кривой продуктивности. Для зональных широколиственных лесов европейской части СССР на основании полевых экологических методов созданы шкалы светолюбия, теневыносливости и диапазонов продукционных возможностей с учетом абсолютного возраста и возрастных состояний древесных видов. Впервые одновременно проанализировано отношение к свету и вла-

ге II видов лиственных деревьев, представляющих разные фитоцено-
типы. Проведено исследование возрастной и пространственной
структуры популяций этих древесных видов и, на основании учета
экологических и биологических свойств, даны прогнозы развития
лесного массива Каневского заповедника.

Практическая значимость. Шкалы светолюбия, теневыносливо-
сти, диапазонов продукционных возможностей видов, а также биоло-
гические характеристики видов, относящихся к разным фитоцено-
типам, могут быть использованы для прогнозирования развития ши-
роколиственных массивов разной степени нарушенности. Результа-
ты работы могут оставить основу при разработке технологии ле-
соохозяйственных мероприятий по восстановлению видового разнооб-
разия особо ценных лесных массивов. Фактический материал по би-
ологии и экологии древесных видов вошел как составная часть в
базу данных по широколиственным лесам, разрабатываемую МЛПИ со-
вместно с МЛТИ.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы
докладывались на конференциях: "Биология, экология и взаимоотно-
шения популяций растений" (Москва, 1980), "Популяционная эко-
логия растений" (Москва, 1984), "Архитектоника и жизненные фор-
мы растений" (Москва, 1989), а также обсуждались на научных се-
минах кафедры ботаники и проблемной биологической лаборатории
МЛПИ им. В.И.Ленина (1986, 1990).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 3 работы.

Объем работы. Диссертация объемом 215 страниц состоит
из введения, 7 глав, выводов и приложения; содержит 150 стра-
ниц основного текста, 40 таблиц и 22 рисунка; список литерату-
ры насчитывает 171 название, из которых 27 на иностранных язы-
ках.

Объекты и методика исследований. Основные исследования
проведены в 1978-1989 гг. в грабовых лесах Каневского заповед-
ника Черкасской обл., дополнительные - в дубово-грабовых лесах
Креселецкого лесничества Черкасской обл. и в лесах Знаменского
лесничества Кировоградской обл.; в дубово-ясеневых лесах Тел-
лермановского лесничества Воронежской обл. и в лесах Ульяновс-
кого лесничества Калужской обл.; в березняках ГИЗЛ "Горки Ле-
нинские" Московской обл. Для проведения экологических опытов в
Каневском заповеднике был заложен специальный питомник древес-

ных видов. Выбор грабовых лесов в качестве модельного массива обусловлен тем, что в этих ценозах освещенность на уровне подроста, из-за низкой светопроницаемости крон, составляет в среднем 1% от полной. В этих условиях основным лимитирующим фактором развития подроста является низкая освещенность. Анализ многочисленных экспериментальных работ (Карманова, 1969; Мишнев, 1973 и др.) в лесах с подобным световым режимом четко выявил 2 момента: 1) удаление корневой системы взрослых деревьев не улучшает жизненного состояния подроста, 2) минеральные вещества, находящиеся в почве, недоиспользуются растениями. Таким образом, выживание подроста в этих лесах в основном зависит от адаптации растений к низкой освещенности.

В качестве объектов исследований были выбраны основные представители древесной синкузии восточноевропейских широколиственных лесов: дуб черешчатый, ясень обыкновенный, вяз шершавый, граб обыкновенный, липа сердцевидная, береза бородавчатая, осина, ива козья, клены остролистный, полевой и татарский.

Морфометрические методы анализа особей. Первая группа параметров, определяемых у растений, связана с продукционным процессом. К ним относятся среднегодовой прирост биомассы (или продуктивность), масса и площадь листьев, удельная плотность листьев (УПЛ), величина нетто-ассимиляции. УПЛ — это абсолютно сухой вес единицы площади листа, который тесно связан с интенсивностью фотосинтеза при световом насыщении (Каллис и др., 1974; Цельникер, 1978). Нетто-ассимиляция — это скорость накопления органического вещества в растительных тканях на единицу площади листьев (Карманова, 1976). В нашей работе этот параметр рассчитывался за год. Вторая группа параметров связана со следующими биологическими характеристиками: возраст абсолютный и биологический (возрастное состояние), высота и среднегодовой прирост по высоте, длина текущего прироста, диаметры проекции кроны, потенциальная и реальная семенная продуктивность.

Экологические методы анализа особей. Степень теневыносливости лиственных деревьев оценивалась, наряду с другими параметрами, по световому минимуму подроста в оптимальных условиях водоснабжения (Евстигнев, Чумаченко, 1989). Отношение к водообеспеченности определялось по содержанию воды в листьях в состоянии насыщения (Заугольнова, Щербакова, 1985), дефициту насыще-

ния листьев водой, интенсивности транспирации (Лархер, 1978) и проценту гибели семян после месячной засухи.

При определении биологических и экологических параметров анализировалось по 20–30 особей каждого вида и каждого возрастного состояния во всех указанных пунктах. При этом особи собирались в разных типах местообитаний: 1) в специально созданном питомнике в Каневском заповеднике, 2) в производственных лесных питомниках, 3) на зарастающих залежах, 4) в ценозах с разным световым режимом. Освещенность определялась люксметром Ю-116 по методике В.А.Алексеева (1975). Анализ особей в этих контрастных по освещенности условиях позволил выявить максимальные и минимальные значения перечисленных признаков. Весь материал обработан статистически. Популяционный анализ древесной синузии проводился по разработанной ранее методике (Смирнова и др., 1987) на 40 пробных площадях размером от 0,1 до 1,0 га. В грабовых лесах Каневского заповедника составлены карты размещения древостоя, подроста и травяного покрова на площади 688,1 га (масштаб 1:5000).

ОСНОВНЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЮ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ДЕРЕВЬЕВ

Для решения поставленных задач использовались следующие методические подходы. 1. В связи с тем, что биологическое и экологическое своеобразие видов наиболее четко выступает при сравнении всех совместно существующих видов, в каждом лесном массиве были проанализированы все имеющиеся компоненты древесной синузии одновременно. 2. Вместо традиционных представлений о светолюбии и теневыносливости, как двух проявлений одного свойства растений, в работе раздельно оценивались такие свойства, как светолюбие, теневыносливость и диапазон продукционных возможностей вида (ДПВ). Необходимость разделения перечисленных свойств показана физиологами (Цельникер, 1978). В качестве критериев этих свойств могут рассматриваться основные характеристики световой кривой продуктивности организма. В таком случае светолюбие будет характеризоваться верхним пределом продукционных возможностей растения, достигаемым в условиях полного света. Теневыносливость будет определяться нижним пределом световых и продукционных возможностей в условиях светового голода. 3. Исследования световых возможностей видов проводились с учетом представ-

лений об иерархической структуре фотосинтетического аппарата. Эти представления дают возможность, с одной стороны, пояснить различное положение одних и тех же видов в шкалах теневыносливости у разных авторов, а с другой - найти интегральный показатель отношения листовых деревьев к свету. Анализ шкал теневыносливости показывает, что признаки, положенные в их основу, относятся к разным уровням организации фотосинтетического аппарата, а именно: к листу (Сураж, 1891; Любименко, 1924; Иванов, Коссович, 1932; Малкина и др., 1970; Цельникер, 1978), к ветви (Wiener, 1907; Калпин, 1960) и к особи в целом (Медведев, 1884; Турский, 1912; Вальтер, 1974; Погребняк, 1968; Цельникер, 1978). Таким образом, разное положение одних и тех же видов в шкалах объясняется тем, что сравниваются шкалы, разработанные на основе анализа структур разных уровней организации фотосинтетического аппарата. В поиске интегрального критерия отношения древесных видов к свету лучше остановиться на характеристиках целого организма, поскольку он является узловым объектом экологических исследований. 4. Определение показателей, характеризующих отношение древесных растений к свету, необходимо проводить отдельно для особей разного абсолютного и биологического возраста, поскольку потребности в свете и способность выдерживать затенение существенно меняется в ходе онтогенеза (Алексеев, 1975; Цельникер, Малкина, 1983; Ву Ван Ме, 1986). 5. Возможность устойчивого существования вида в конкретном ценозе определяется соответствием его экологических требований условиям экотопа; ценотическая значимость вида - совокупностью биологических свойств, характеризующих его фитоценотические потенции.

В настоящее время в соответствии с представлениями Л.Г. Раменского (1935) и J. Grime (1979) проведено предварительное разделение синузид листовых деревьев на фитоценоотипы (или типы стратегий) (Смирнова, Чистякова, 1980, 1982; Чистякова, 1987). Это разделение базируется на оценке у анализируемых видов интегральных биологических свойств: реактивности, конкурентной мощности и фитоценоотической толерантности. Интегральные свойства, в свою очередь, могут быть представлены совокупностью частных биологических свойств. Определение диапазонов их значений позволит количественно охарактеризовать фитоценоотические потенции видов. Эти данные составят основу для прогнозов поведения ли-

дов в климаксовых и сукцессивных ценозах. Необходимым этапом развития этих представлений является сопряженный анализ комплексов биологических и экологических свойств, который определит степень их соответствия. Это позволит более точно прогнозировать реакции популяций разных видов в тех или иных экологических и ценологических ситуациях.

ОТНОШЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ К СВЕТУ И ВОДООБЕСПЕЧЕННОСТИ

Анализ большого числа признаков (Иванов, 1941; Лир и др., 1974; Карманова, 1976; Малкина, 1977; Цельникер, 1978; Тооминг, 1984) привел к заключению, что в качестве интегрального показателя, характеризующего отношение растения к свету, может рассматриваться среднегодовой прирост биомассы (или продуктивность). Видоспецифичная величина среднегодового прироста биомассы, реализуемая в условиях свободного роста в питомнике при достаточном водоснабжении, отражает потенциальные возможности растения в использовании полного света (Алексеев, 1975; Карманова, 1976), т. е. может рассматриваться как характеристика относительного светолюбия особи. Минимальная величина среднегодового прироста биомассы, при которой еще возможно выживание особей в условиях светового минимума (значение ФАР приближается к точке компенсации) может быть использована как характеристика относительной теневыносливости особи. Однако этот показатель применим лишь для выделения групп видов со сходным физиологическим механизмом выработки теневыносливости. Более тонкую дифференциацию видов по степени теневыносливости дает другой показатель — световой минимум подраста — достаточно легко определяемый в полевых условиях.

При изучении светолюбия лиственных деревьев были проанализированы признаки организменного (продуктивность, площадь и масса листьев) и суборганизменного (УПЛ, нетто-ассимиляция) уровней. Для всех признаков рассчитаны парные корреляции. При разработке шкал в качестве ведущего признака выбран среднегодовой прирост биомассы, определенный у деревьев, выращенных на питомнике при 100% освещенности. Остальные признаки использовались как дополнительные.

Популяционные реакции видов на особенности светового режима модельного лесного ценоза приведены ниже.

Для учета возрастной изменчивости светолюбия, теневыносливости и ДПВ особи каждого вида были сгруппированы по возраст-

ным состояниям. При характеристике светолюбия для каждого возрастного состояния даны пределы календарного возраста. При характеристике теневыносливости эти данные не приведены, так как пределы значений календарного возраста у особей разных видов отличаются в одном возрастном состоянии на 10-15 и более лет.

Анализируя ряды по убыванию светолюбия (табл.2) можно выделить 3 группы: 1) виды, которые на начальных этапах онтогенеза выступают как лидеры и характеризуются наибольшим светолюбием: клен остролистный, ясень, вяз. Первенство в использовании света у клена и вяза связано с ранним началом и быстрыми темпами увеличения развития ассимилирующей поверхности. У ясеня оно связано с высокими значениями УПЛ и нетто-ассимиляции; 2) виды, являющиеся аутсайдерами по светолюбию в начале жизни и лидерами в более позднем возрасте: ива, береза, осина. В первые годы из-за малого запаса пластических веществ в семени они развивают слабый фотосинтетический аппарат. Однако, в последующие годы им, как и вязу, свойственны высокие темпы наращивания биомассы. В 7-летнем возрасте (табл.1) они имеют не только большую площадь листьев, но и высокую УПЛ и нетто-ассимиляцию, что дает им преимущество в использовании полного света; 3) виды относительно постоянным светолюбием: дуб, липа, граб, клены полевой и татарский. В этой группе дубу свойственно наибольшее светолюбие. Оно достигается за счет высоких значений УПЛ и нетто-ассимиляции. После старения осины, березы, ивы и вяза он становится лидером по светолюбию в древесной синузии. Остальные виды на протяжении почти всей жизни замыкают ряды светолюбия.

Анализируя признаки теневыносливости, мы установили, что наиболее тесная положительная связь существует между значениями световых минимумов и среднегодовыми приростами биомассы. Полученные значения светового минимума показывают, что для каждого вида существует свой предел толерантности к низкой освещенности. Он не остается постоянным в течение жизни: у всех видов световой минимум увеличивается с возрастом. В рядах по убыванию теневыносливости выделены группы видов, имеющих близкую теневыносливость и сходные механизмы ее выработки. I-я группа: береза, осина, ива и дуб. Во всех возрастных состояниях они отличаются слабой теневыносливостью. У этих видов даже при небольшом затенении дыхание преобладает над фотосинтезом.

Таблица I.

Биоморфологические показатели подраста лиственных деревьев, выросших на питомнике Каневский заповедник.

Виды	!Воз- !раст, !годы	! Прирост ! биомассы, ! г/год	! Площадь ! листьев, ! см ²	! УПЛ, ! мг/дм ²	! Нетто- ! ассимиляция, ! мг/см ² .
Клен о.	1-3	18,2	922	654	20,8
Ясень		14,2	406	975	36,5
Дуб		14,2	392	750	39,3
Вяз		11,1	581	707	20,5
Липа		8,4	515	507	15,9
Клен т.		8,1	324	712	25,6
Клен п.		4,7	257	666	18,4
Граб		1,3	74	650	29,8
Береза		1,1	71	569	14,5
Ива		0,8	115	440	7,1
Осина		0,4	45	492	7,5
Ива	7-10	5817	49,9 · 10 ⁴	917	11,7
Вяз		4570	33,6 · 10 ⁴	888	14,6
Осина		4380	24,3 · 10 ⁴	976	18,2
Береза		2727	18,8 · 10 ⁴	833	13,6
Дуб		2027	10,2 · 10 ⁴	1148	21,5
Клен о.		1780	14,3 · 10 ⁴	747	13,7
Ясень		1380	7,9 · 10 ⁴	793	16,9
Липа		1318	11,5 · 10 ⁴	620	12,9
Граб		851	6,6 · 10 ⁴	749	13,2
Клен п.		529	3,7 · 10 ⁴	671	14,7
Клен т.		106	1,2 · 10 ⁴	616	9,1

2-я группа: клены остролистный и полевой, вяз. Их теневыносливость базируется на относительно слабой интенсивности дыхания в условиях затенения (Цельникер, 1978). 3-я группа: граб и клен татарский. По теневыносливости и характеру энергетического обмена они занимают промежуточное положение между видами первых двух групп. Обособленное положение занимают ясень и липа. Они отличаются резкими изменениями теневыносливости в ходе онтогенеза: ясень до 1-й - состояния по теневыносливости близок к видам 2-й группы, а с 2-й - сос-

Таблица 2.

Ряды по убыванию светолюбия, построенные на основе определения продуктивности деревьев в условиях свободного роста.

Возрастные состояния					
j	1m ₁	1m ₂	v	Б ₁	Б ₂
Возраст, годы					
I - 3	4 - 6	7 - 10	11 - 20	21 - 80	более 80
Клен о.	Вяз	Ива	Осина	Осина	-
Ясень	Клен о.	Вяз	Вяз	Береза	-
Дуб	Ясень	Осина	Ива	Вяз	-
Вяз	Береза	Береза	Береза	Ива	Дуб
Липа	Дуб	Дуб	Дуб	Дуб	Ясень
Клен т.	Ива	Клен о.	Ясень	Ясень	Липа
Клен п.	Липа	Ясень	Клен о.	Липа	Клен о.
Граб	Граб	Липа	Граб	Граб	Вяз
Береза	Осина	Граб	Липа	Клен о.	Граб
Ива	Клен п.	Клен п.	Клен п.	Клен п.	Клен п.
Осина	Клей т.	Клен т.	Клен т.	Клен т.	-

Буквенные обозначения возрастных состояний объяснены на рис.

Таблица 3.

Ряды по убыванию теневыносливости, построенные на основе определения световых минимумов. Каневский заповедник.

Возрастные состояния							
j	1m ₁	1m ₂	v				
I	2	I	2	I	2	I	2
Клен о.	0,27	Клен о.	0,36	Клен о.	0,45	Клен о.	0,83
Ясень	0,38	Клен п.	0,49	Клен п.	0,58	Клен п.	1,12
Клен п.	0,45	Ясень	0,54	Вяз	0,69	Липа	1,29
Вяз	0,50	Вяз	0,58	Липа	0,83	Вяз	1,58
Клен т.	0,55	Липа	0,73	Ясень	0,88	Граб	1,98
Липа	0,61	Клен т.	0,86	Клен т.	1,46	Клен т.	3,18
Граб	0,72	Граб	1,45	Граб	1,49	Ясень	3,82
Дуб	1,22	Дуб	2,56	Дуб	4,97	Дуб	15,10
Ива	1,54	Ива	2,83	Ива	6,74	Ива	23,05
Осина	2,74	Осина	4,26	Осина	8,34	Осина	27,70
Береза	3,07	Береза	4,51	Береза	10,74	Береза	30,05

1-виды, 2-освещенность в % от полной.

тония к видам I-й группы; положение липы меняется противоположным образом. На основе сравнения положения видов в рядах светолюбия и теневыносливости были построены ряды ДПВ (табл. 4). Оказалось, что у большинства видов нет четкой связи между светолюбием и теневыносливостью. Так, в молодости клену остролистному свойственны высокие светолюбие и теневыносливость, и следовательно максимальный ДПВ.

Таблица 4

Ряды по убыванию ДПВ лиственных деревьев

Возрастные состояния					
1	1m ₁	1m ₂	V	Б ₁	Б ₂
Классы возраста					
I - 3	! 4 - 6	! 7 - 10	! II - 20	! 21 - 80	! более 80
Клен о.	Клен о.	Вяз	Вяз	Вяз	-
Ясень	Вяз	Клен о.	Клен о.	Клен о.	Клен о.
Вяз	Ясень	Ива	Осина	Липа	Липа
Липа	Липа	Ясень	Ива	Осина	—
Клен п.	Клен п.	Липа	Ясень	Клен п.	Дуб
Дуб	Дуб	Клен п.	Клен п.	Ясень	Ясень
Клен т.	Ива	Дуб	Липа	Ива	Вяз
Граб	Граб	Осина	Дуб	Дуб	Клен п.
Ива	Береза	Береза	Береза	Береза	Граб
Береза	Клен т.	Граб	Граб	Граб	-
Осина	Осина	Клен т.	Клен т.	Клен т.	-

У березы, ивы, осины в молодости слабая теневыносливость сочетается со слабым светолюбием. Клен полевой при малом светолюбии обладает значительной теневыносливостью. Из приведенных примеров вытекает, что одни виды имеют узкий диапазон продукционных возможностей, а другие - широкий. Между этими крайними группами существуют виды с разным соотношением светолюбия и теневыносливости.

Предварительный анализ отношения лиственных деревьев к влагообеспеченности позволил выделить группы видов со сходными потребностями. Так, наименьшее содержание воды в листьях отмечено у дуба, граба и видов кленов (табл. 5). Наибольшее содержание свойственно в молодости иве, березе и осине, остальные виды занимают промежуточное положение. С возрастом содержание воды в листьях уменьшается, одновременно у некоторых видов ме-

няется положение их в рядах по увеличению содержания воды в листьях. Так в первые годы жизни максимальное содержание воды в листьях отмечено у осины, в последующие - у липы и ясеня. Дефицит насыщения листьев водой и процент гибели сеянцев после месячной засухи оказались тесно связаны с содержанием воды в листьях, другие признаки - интенсивность транспирации и реакция на полив оказались менее связанными с содержанием воды в листьях (табл. 6).

Таблица 6

Некоторые показатели отношения растений к воде
(питомник Каневского заповедника)

Виды	Содержание воды в листьях, %	Дефицит насыщения водой, %	Интенсивность транспирации мг/дм ² . час	Биомасса сеянцев с поливом, г	Биомасса сеянцев без полива, г	% гибели после месячной засухи
дуб	61,5	8,6	203	2,0	4,2	
клен т.	61,5	8,7	142	8,1	13,0	
граб	61,5	4,3	223	4,1	7,3	
клен о.	62,8	10,2	199	2,5	15,4	
клен п.	67,5	12,9	252	3,9	8,1	
ясень	68,2	16,1	219	2,4	8,6	
взл	69,8	12,8	367	4,2	15,2	
липа	73,6	11,4	209	1,6	15,4	
ива	77,0	15,7	413	6,8	50,0	
береза	75,6	20,2	193	6,2	48,1	
осина	82,5	26,7	1980	7,0	50,0	

Так, судя по интенсивности транспирации (табл. 5) экономно используют влагу как виды с высоким содержанием воды в листьях (береза), так и с малым (клены остролистный и татарский). Характер использования воды растением зависит как от морфобиологических особенностей особи, так и от сезонного ритма роста и развития. Проведенные предварительные исследования показывают отсутствие четких корреляций между изученными характеристиками отношения листовых деревьев к свету и водообеспеченности. Специфичность реакций разных видов деревьев на разные экологические факторы позволяет сингузии в целом использовать любые микроместообитания в сообществах, освобождающиеся в результате естествен-

ных биогенотических процессов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИЙ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ

Для оценки степени выраженности реактивности, конкурентной мощности или фитоценотической толерантности у исследованных видов были проанализированы: репродуктивная способность, темпы накопления биомассы и скорость роста в молодости и зрелости, темпы развития, длительность онтогенеза, характер аллокации, длительность выживания торчков и др. Анализ показал, что максимальная степень реактивности отмечена у березы, осины, ивы. Так, семенная продуктивность 20-летнего дерева составляет у ивы 15, у березы и осины - 10 млн. семян. Первое плодоношение отмечено у них в 4, 6 и 8 лет соответственно; биомасса проростков превышает биомассу семян у этих видов в 10,5 и 5,5 тыс. раз. Несколько меньшая реактивность отмечена у вяза и граба. Последний условно отнесен к группе реактивных видов. Остальные виды не проявляют высокой реактивности.

Наибольшая конкурентная мощность присуща дубу и ясеню. В зрелом возрасте для них характерны максимальные значения продуктивности, нетто-ассимиляции, УИЛ. Так, среднегодовой прирост биомассы составляет у δ_2 особей дуба и ясеня 0,5 кг, у липы, кленов, березы, осины - 0,1-0,2 кг. Однако, на начальных этапах онтогенеза дуб и яшень по основным показателям конкурентной мощности уступают березе, осине, иве и вязу (табл. I).

Максимальная фитоценотическая толерантность проявляется у липы, кленов остролистного и полевого. Так, длительность существования "торчков" составляет в среднем у липы 24 года, у кленов - 30 лет, а у дуба - 14 лет; уменьшение продуктивности в стрессовых условиях по сравнению с оптимумом происходит у липы в 56 раз, у клена полевого в 67 раз, у остролистного - в 303 раза, в то время как у дуба в 16 раз, у березы в 2 раза. Значительно меньшая фитоценотическая толерантность отмечена у клена татарского. Он занимает промежуточное положение между группами реактивных и толерантных видов.

Полученные материалы подтверждают проведенную ранее классификацию лиственных деревьев по фитоценотипам. Одновременно они показывают, что по мере увеличения числа исследованных видов, бо-

лее четко выступает непрерывность изменений тех или иных частных свойств и границы между видами с разными фитоценоотическими потенциальными становятся более расплывчатыми. Это разнообразие способов жизни видов в пределах синузии обеспечивает устойчивость ее в целом при изменении состава и численности входящих в нее видов.

СВЯЗЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ГРУППЫ ВИДОВ С ЭЛЕМЕНТАМИ СТРУКТУРЫ ЦЕНОЗОВ

Реактивные виды. Среди этих видов наиболее близкими по экологии оказались береза, осина, ива. Им свойственна низкая теневыносливость, высокая требовательность к влагообеспеченности в первые годы жизни, а также изменчивый характер светолюбия — минимальное у всходов и максимальное в зрелом возрасте. Для приживания всходов им необходима относительно высокая освещенность и большая влажность субстрата, такие условия существуют в "окнах" более 300–500 м² на групповых вывалах старых деревьев. Рассмотренные выше особенности биологии этих видов дают им возможность максимально быстро освоить такие местообитания. Сравнение особенностей экологии вяза и граба (более теневыносливых и менее светолюбивых по сравнению с предыдущими видами) показывают, что нормальные условия для приживания всходов образуются в "окнах" малых (30–50 м²) размеров. При этом всходы граба приурочены к более светлым и сухим местообитаниям, всходы вяза — к более темным и влажным.

Конкурентные виды: дуб и ясень проявляют разные требования к свету и влаге. Так, дуб отличается низкой теневыносливостью и относительно высоким светолюбием на протяжении всей жизни. Для приживания и нормального развития его особей необходимы "окна" больших размеров (от 300–500 м² в молодости до 1500–2500 м² в зрелости). Ясень характеризуется значительно большей теневыносливостью в молодости, что определяет возможности приживания его всходов в "окнах" малых размеров (50–100 м²), однако в связи с резким уменьшением теневыносливости в зрелом возрасте ему необходимы практически такие же "окна", как и дубу (1000–1500 м²). Одновременно, дуб может осваивать местообитания с большей сухостью субстрата, ясень — с меньшей.

Толерантные виды. В этой группе клены остролистный и полевой отличаются большой теневыносливостью и меньшей (по сравне-

нию с другими видами этой группы) требовательностью к влаге, поэтому они могут накапливаться под пологом леса в самых разных экологических ситуациях, осваивая как крупные, так и мелкие "окна". В связи с большим светолюбием в молодости клен остролистый быстрее реагирует на увеличение размеров "окон". Клен татарский и липа отличаются меньшей теневыносливостью, поэтому не могут развиваться в очень маленьких "окнах". Липа, по сравнению с кленом татарским, предпочитает более влажные участки в ценозах.

Сравнение групп видов, выделенных по отношению к свету и влагообеспеченности, с группами видов, представляющих разные фитоценоотипы, показывает отсутствие между ними четкой корреляции. Результаты исследований показывают, что экологическая толерантность свойственна видам любого фитоценоотипа и внутри каждого из них выраженность ее сильно меняется. Разное сочетание фитоценоотических потенций и экологических потребностей позволяет объяснить позиции видов в конкретных ценозах и способы их сочетаний в пространственно-временном континууме.

ПРОГНОЗ РАЗВИТИЯ МОДЕЛЬНОГО ЛЕСНОГО МАССИВА

Грабовые леса Каневского заповедника, выбранные в качестве модельного массива, представляют собой крайний вариант антропогенной дигрессии полидоминантных дубово-грабовых лесов. Анализ возрастной и пространственной структуры популяций всех древесных видов показал их принципиальную неравноценность. Большинство популяций имеют возрастные спектры существенно отличающиеся от устойчивого (базового) спектра (рис. 1). Реактивные светолюбивые виды (береза, осина, ива) представлены регрессивными популяциями, лишенными молодых и взрослых особей; реактивные, относительно теневыносливые виды (вяз, граб) имеют прерывисто полночленные популяции с минимумом на особях наиболее требовательных к свету (v, g_1). Конкурентные виды (дуб, ясень) имеют неполночленные популяции, переходящие в регрессивное состояние. Среди толерантных видов устойчивые полночленные популяции имеют наиболее теневыносливые клены остролистый и полевой. Они же господствуют в подросте по численности. Так, анализ карты размещения подростка показал, что на долю кленов остролистного и полевого приходится 74% от всей занятой подростом площади, на долю вяза - 8%, граба 7%, ясеня и липы - 2%, дуба 0,5%. Неустойчивая возрастная структура популяций и несоответствие фитоценоотичес-

ких потенций позициям видов в модельном массиве в ближайшие десятилетия приведут (при условии сохранения заповедности) к дальнейшему сокращению видового разнообразия и формированию олигодоминантных кленовых лесов, в которых не будет дуба, ясеня и липы. Прогнозы каждого конкретного участка массива даны в материалах экспериментального лесоустройства 1986-87 гг. на картах демулационных парцелл.

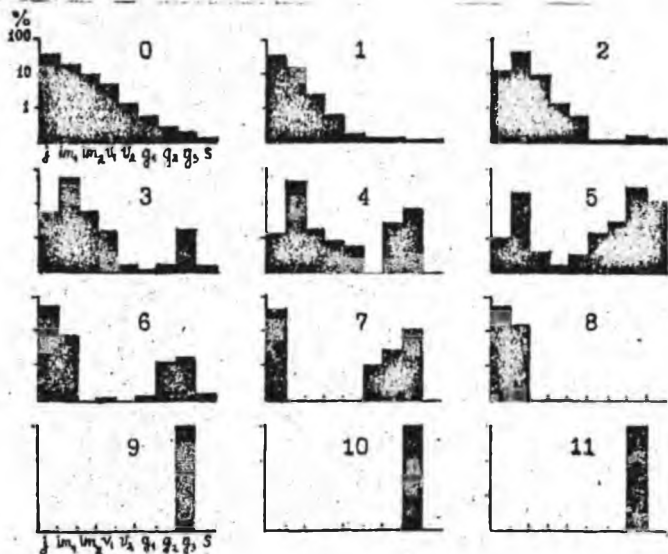


Рис. 1. Возрастные спектры популяций лиственных деревьев в грабовом лесу Каневского заповедника. 0 - базовый спектр. Конкретные спектры: I - клен о., 2 - клен п., 3 - вяз, 4 - липа, 5 - граб, 6 - ясень, 7 - дуб, 8 - клен т., 9 - береза, 10 - осина, 11 - ива.

По оси абсцисс - возрастные состояния, по оси ординат - численность в процентах по логарифмической шкале. j - juvenilное, im_1, im_2 - имматурное первой и второй подгруппы, v_1, v_2 - виргиниальное первой и второй подгруппы, b_1 - молодое, b_2 - средневозрастное, s - старое генеративное, s - сенильное.

Выводы

1. Разработаны методические подходы анализа биологических и экологических свойств листовых деревьев, основанные на последовательном осуществлении системного подхода, включающего анализ объектов от суборганизменного до ценоотического уровней; одновременном исследовании всех видов в ситуации; определении основных биологических и экологических свойств видов в условиях оптимума и пессимума с учетом возрастной изменчивости; определении диапазонов биологических и экологических свойств видов.

2. Предложена новая трактовка понятий "светолюбие" и "теневыносливость" и найдены морфометрические и экологические параметры, характеризующие эти свойства растений. Светолюбие рассматривается как способность видов максимально полно использовать свет для образования продукции. Теневыносливость отражает нижний предел световых и продукционных возможностей видов. Отсутствие однозначной связи между светолюбием и теневыносливостью проявляется в разных диапазонах продукционных возможностей видов (ДПВ).

3. Светолюбие и теневыносливость изменяются в онтогенезе, эти изменения осуществляются у разных видов неодинаковыми темпами, что определяет закономерности перемещения видов в возрастных рядах светолюбил, теневыносливости и ДПВ.

4. Раздельное изучение биологических и экологических свойств показало, что между группами видов, выделенных на основании анализа ценоотически значимых свойств (фитоценоотипами) и группами видов, выделенных на основании анализа отношения растений к свету и водообеспеченности, не существует однозначной зависимости.

5. Разработанные экологические шкалы апробированы в модельном массиве грабового леса Каневского заповедника. Полученные биологические характеристики видов и шкалы дали возможность объяснить современные позиции древесных видов, составить прогноз развития лесного массива и предложить рекомендации по лесоустройству.

Материалы диссертации опубликованы в статьях:

1. Полякова Т. И., Евстигнеев О. И. Особенности развития и судьба подроста в дубово-грабовых лесах СССР // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.: Наука, 1982. С. 163—166.

2. Евстигнеев О. И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности // Ботан. журн. Т. 73. № 12. С. 1730—1736.

3. Евстигнеев О. И., Чумаченко С. И. Возрастная изменчивость теневыносливости лиственных деревьев // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны. М.: МЛТИ. 1989. С. 62—67.

Евстигнев