

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

На правах рукописи

ЕВСИЛТНЕНЕВ ОЛЕГ ИВАНОВИЧ

УДК 630:161:581.526

ФИТОЦЕНОТИНЫ И ОТНОШЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ
ДЕРЕВЬЕВ К СВЕТУ

03.00.05 - ботаника

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
О.В. СЕРНОВА

Москва - 1990

О Г Л А В Л Е Н И Е

| | |
|---|-----|
| Введение | 3 |
| Глава 1. Методические подходы и методы исследования | |
| 1.1. Методические подходы к анализу биологии и экологии древесных видов | 6 |
| 1.2. Методика исследований | 23 |
| Глава 2. Анализ признаков, характеризующих отношение лиственных деревьев к свету | 39 |
| Глава 3. Шаги светолюбности лиственных деревьев | 49 |
| Глава 4. Шаги теностойкости и особенности развития подроста лиственных деревьев под пологом гра- бового леса | 62 |
| Глава 5. Отношение лиственных деревьев к водообеспече- ности | 90 |
| Глава 6. Сравнение экологических и биологических свойств лиственных деревьев | 99 |
| Глава 7. Использование разработанных экологических шагов и фитоиндикторов для оценки состояния и состав- ления прогноза развития модельного лесного цо- ноза | 121 |
| Заключение | 144 |
| Литература | 146 |
| Приложение | 161 |

ВВЕДЕНИЕ

Длительное и сильное воздействие человека на природу привело к коренной перестройке возрастной и пространственной структуры лесных ценозов, существенному изменению экологической ситуации под пологом леса, и, как следствие, к снижению, а во многих случаях и прекращению естественного возобновления многих древесных видов. Недаром современное состояние лесных ресурсов нашей страны вызывает серьезные опасения (Смирнова, Чистикова, 1983; Ильин, 1989).

Изучение функциональной организации лесных ценозов должно помочь разрешить противоречия между увеличивающимися потребностями человечества и необходимостью сохранения природной среды, создать теоретическую основу для поиска экологически наиболее целесообразных методов использования и охраны растительного покрова. Первоначальная база для подобных исследований видится в детальном изучении популяционной биологии и экологии конкретных видов, составляющих лесные сообщества.

Исследования, проведенные ранее в широколиственных лесах Европейской части СССР (Смирнова, Чистикова, 1980, 1982; Чистикова, 1987), позволили выявить основные черты биологии лесных видов деревьев, которые определяют их филогенетическую значимость, их роль в функционировании лесного ценоза. Однако ясно, что анализ только биологических свойств видов недостаточен для оценки их филогенетических позиций. Существенный вклад в реальное положение вида в ценозе вносят и наиболее значимые в конкретной ситуации особенности экологии. Среди всего разнообразия экологических факторов в лесных ценозах свет выступает как ведущий фактор формирования.

Со времени возникновения лесоводственной науки исполнено немало детальных исследований, посвященных отношению деревьев к свету (Сураж, 1981; Турский, 1912; Понсет де Сандон, 1914; Морозов, 1970; Алексеев, 1975; Цольшикер, 1978 и др.). За этот период достигнуты несомненные успехи в познании светотребностей древесных видов. В частности выявились методические приемы, позволяющие получить конкретные цифровые данные по особенностям отношения растений к свету. Однако, имеющиеся в литературе сведения не дают полной характеристики отношения растений к свету на разных этапах онтогенеза, а также не охватывают всего спектра видов, принадлежащих одной сингули. Недостаточность этих сведений обусловлена следующими причинами. Во-первых, прямая оценка отношения растений к свету может быть получена только непосредственными биологическими методами. Применение же в природных условиях стационарной чувствительной аппаратуры связано со значительными трудностями. Во-вторых, для получения сравнительных и достоверных биологических данных, при постоянно меняющихся условиях среды и неоднородности изучаемого материала, необходимо одновременно проводить многочисленные измерения в разных местобитаниях. В полевых условиях — это практически невыполнимая задача. В-третьих, прямой перенос результатов лабораторных исследований в природу не правилен в связи с невозможностью в искусственной обстановке достаточно полно воспроизвести естественные ситуации.

Таким образом, недостаточно полная характеристика отношения лиственных деревьев к свету и отсутствие составленной биологических и экологических свойств видов, определяющих их цитозенотическую роль и возможность совместного существования в ценозах, привели к постановке следующих задач:

1. На основе анализа литературы и собственных наблюдений, разработать методологию исследования экологических и биологических свойств видов, характеризующих их цитотаксономические позиции.

2. Обосновать систему приемов и способов оценки отношения листовых деревьев к свету и влаге в естественных лесных ценозах и в экспериментах.

3. Разработать региональные индексы 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 основных древесных видов широколиственных лесов и на основе этого охарактеризовать их цитотаксономические позиции и позиции в лесных ценозах разной степени нарушенности.

Объектом изучения были виды древесной группы широколиственного леса: дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), клен татарский (*A. tataricum* L.), клен полевой (*Acer campestre* L.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill), граб обыкновенный (*Carpinus betulus* L.), вяз перьявый (*Ulmus glabra* Mill), береза бородавчатая (*Betula verrucosa* Ehrh), осина (*Populus tremula* L.), ива козья (*Salix caprea* L.).
Далее в тексте наряду с видовыми названиями растений используются родовые.

Основные исследования проведены в Каневском заповеднике Черкасской обл., дополнительные - в Черкасской обл. (Преселенское лесничество), в Кировоградской обл. (Знаменское лесничество), в Воронежской обл. (Теллермановское лесничество), в Калужской обл. (Ульяновское лесничество), в Московской области (ИВЛ "Торги Ленинские").
Сроки исследований: 1978-1983 гг.

Глава I. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

I.1. Методические подходы к анализу биологии и экологии древесных видов

I.1.1. Проведение исследований на разных уровнях организации биосистем

Решение поставленных экологических задач предполагает исследование биосистем разных уровней организации. При этом руководящим принципом выступает принцип иерархической организации жизни систем (Завадский, 1966; Кремлевский, 1969; Васильевич, 1983; Одум, 1986), берущий начало в представлении В.И.Вернадского (1926) о иерархичности возникновения основных форм жизни: организмов, популяций, биоценозов и биосферы. В нашей работе рассматривается следующий фрагмент иерархического ряда биологических систем и подсистем: — организм — (возрастная группа)* — популяция — (сингулия)** — биоценоз — .

Анализ биологических и экологических свойств видов предполагает, в первую очередь, исследование структуры и функционирования отдельных особей. При этом выпадение рамок сторон жизнедеятельности особей становится возможным при дополнительном использовании признаков суборганизменного уровня. В то же время объяснение популяционных свойств основывается на изучении особенностей групп особей, характеризующихся сходными биологическими и экологическими свойствами и выполняющих сходную функцию в популяции. В свою очередь представление о биоценозе как системе взаимодействующих популяций становится возможным при объединении видов в группы по сходству средообразующей роли (в сингулии)**.

* — Подсистемы обозначены скобками и помещены перед системой, к которой они относятся.

** — В этой работе сингулия, вслед за Б.Н.Торшиным (1970, 1975), рассматривается как ценогическая обусловленная, ценогически замкнутая группировка видов одного трофического уровня, существующая в одном времени и пространстве.

1.1.2. Одновременный анализ всех видов древесной синузы

Продвигавшимися исследованиями показано (Горьшина, 1969, 1975; Юри, 1975; Мятлов, Кирикова, 1980; Смирнова, 1987), что наиболее полно экологическое и биологическое своеобразие видов выступает при одновременном исследовании всей исторически возможной совокупности видов. В лесных ценозах в качестве таковых обычно рассматриваются синузы деревьев, кустарников и трав (Работнов, 1975; Горьшина, 1975; Корчагина, 1976; Смирнова, 1987). Выбор древесной синузы в качестве модельного объекта обусловлен следующими причинами. Во-первых, синузы представляет собой подсистему биоценоза и обладает основными свойствами биоценоза (Заугольнова и др., 1989). Во-вторых, обитание составяющих синузу видов в одной пространственно-временной нише значительно суммирует набор типов взаимоотношений и тем самым сводит к минимуму набор системообразующих связей (Смирнова, 1987). В-третьих, древесная синуза в значительной степени определяет структуру и видовое разнообразие подчиненных синуз и тем самым определяет основные черты структуры и динамики ценоза в целом.

1.1.3. Подходы к сбору материала в природных условиях

В экологических исследованиях предпосылкой успеха является известное проникновение исследователя в жизнь растений в природной ситуации, как бы вызвание в его "душе" и умение почувствовать жизненные условия растения (Вальтер, 1974). Совершенно очевидно, что при этом можно наблюдений в природе необходимо проводить полевые эксперименты, детально анализировать эксперименты, проводимые самой природой (длинные длительной засухи и обильные дожди на состоянии подроста), создавать, по-возможности, контролируемые условия (сигналы с разными экологическими режимами).

1.1.4. Представление о фитоценологических потенциях и позициях видов

Одна из первых классификаций ценологических значимых свойств видов, определяемых особенностями биологии, принадлежит И.Г. Раменскому (1935), который выделял три ценофона: 1. виоленги (силовники, львы) — "... энергично развиваясь, они захватывают территорию и длительно удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды". 2. выносливцы (выносливцы, вербы) — "... в борьбе за существование они берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям, постоянным или временным — к засолению, кислой реакции почв, резкой переменности увлажнения и т.д." 3. эфемерцы (виоленцы, макаки) — "... имеют очень низкую конкурентную мощь, но зато способны очень быстро захватывать освободившиеся территории, занимая промежуток между более сильными растениями" (Раменский, 1935, стр. 29). В дальнейшем это направление в геоботанике (учение о фитоценозах) успешно развивалось отечественными учеными (Работнов, 1962, 1966; Лопатын, 1963; Вицено, 1965; Куркин, 1968; Петров, 1974а,б; Смирнова, Чисикова, 1980, 1982; Смирнова, 1987). В настоящее время оно обогащено параллельно развивающимися представлениями англо-американских и отечественных экологов о стратегии жизни видов (Grime, 1978, 1979; Работнов, 1975; Harper, 1977; Пшанга, 1981; Silvertown, 1984; Миркин, 1985; Уитон и др., 1985). Синтез этих представлений дал возможность сформулировать некоторые принципы, которые можно использовать при решении конкретных задач.

А. При исследовании фитоценологических значимых биологических свойств видов целесообразно различать фитоценологические потенции

и фитоценотические позиции. Фитоценотические потенции представляют собой совокупность биологических свойств вида, дающих ему возможность господствовать или заставляющих занимать подчиненное положение в ценозах. Фитоценотические потенции или реальное положение вида в каждом конкретном ценозе определяются: 1) наиболее существенными в данных условиях биологическими свойствами вида, 2) соответствием экологических требований вида условиям экотопа, 3) внешними по отношению к популяции данного вида воздействиями биогенного или антропогенного характера (Ценопопуляции растений, 1988).

Б. Фитоценотические потенции и позиции наиболее четко различаются, когда сравниваются количественные значения биологических свойств видов, полученных при анализе особей в условиях свободного роста (при исключении конкуренции, в питомниках, в условиях экологического оптимума) и в сомкнутых ценозах, как климаксовых, так и производных (Ценопопуляции растений, 1988).

В. Фитоценотические потенции можно определить как наиболее общие интегральными свойствами, так и частными, дифференциальными. К интегральным свойствам, следуя Л.Г.Раменскому (1935, 1971) и *J. P. Grime* (1979), целесообразно отнести: конкурентоспособность (конкурентная мощь, высокая энергия или неадекватности, интенсивность использования среды), толерантность (устойчивость, выносливость к крайне неблагоприятным фитоценотическим условиям) и реактивность (динамичность, быстроту реализации ниши в ценозе, пионерность) (Смирнова, 1987). Эти свойства присущи каждому виду, но, как показал *J. P. Grime* (1979), выражены у них в разной степени: виды, у которых преобладающим интегральным свойством является конкурентоспособность, отнесены этим автором к конкурентным видам, толерантность — к толерантным, реактивность — к реактивным.

Исходя из предложенной *J. P. Grime* модели взаимоотношений типов стратегий, ясно, что максимальная степень выраженности всех трех свойств у одного вида представляется биологически невозможной.

Деление видов на группы по фитоценотипам (или типам стратегий, *Grime*, 1979), несмотря на ценотическую уникальность каждого вида, является удачной находкой при анализе функциональной организации сообществ, сложением множеством видов (Смирнова, 1980, 1987).

В настоящее время *А.А. Чистяковой* предложена классификация фитоценотивов (типов стратегий, по *Grime*, 1979) лиственных деревьев Европейской части СССР (см. Смирнова и др., 1990):

I. тип. Конкурентные виды (виоленты): дуб черешчатый, ясень обыкновенный, бук лесной.

II. тип. Толерантные виды (патенты): клен колевой, липа сердцелистная, клен татарский, клен остролиственный.

III. тип. Реактивные виды (акселеренты): береза бородавчатая, ива козья, осина, граб обыкновенный, вяз шершавый.

Эта классификация рассматривается в данной работе как основа для дальнейших разработок и для сравнения лиственных деревьев по степени выраженности у них интегральных свойств: реактивности, конкурентоспособности, толерантности.

Наиболее полного совпадения фитоценологических потенциалов и позиций видов следует ожидать в климаксовых ценозах. Однако, в современную эпоху, на территории Европейской части СССР, леса коренным образом изменены в результате их эксплуатации человеком. В связи с этим, данные, полученные по так называемому "естественному" возобновлению древесных видов в глубоко нарушенных и искусственных лесах, нуждаются в осторожной интерпретации.

Видно, на первом этапе наиболее удобным методическим приемом выявления экологических характеристик структурных элементов, к которым было приурочено возобновление видов в климаксовых лесах, является выяснение диапазона проявлений биологических и экологических свойств вида. По этому диапазону мы можем уже судить о некоторых параметрах или возобновления древесных видов в климаксовых сообществах.

1.1.5. Иерархичность структуры фотосинтетического аппарата

Для исследователя, определяющего световые возможности видов, объектом изучения прежде всего должен служить фотосинтетический аппарат растения (Цельникер, 1978; Игнатович, 1982), от особенностей функционирования которого зависит отношение организмов к свету. Отличительной особенностью этого аппарата растений является его иерархическая организация. Выделяются следующие уровни иерархической организации фотосинтетического аппарата: молекула хлорофилла — фотосинтетическая единица — хлоропласт — клетка — хлорофиллоносная ткань — лист — ветвь — особь (Джиджори, Двенкис, 1987).

В экологических и лесоводственных исследованиях, при построении шкал световлюбия или теневыносливости, авторы наиболее часто использовали признаки, относящиеся к листу, ветви и особи в целом. Анализировались следующие признаки:

Лист: 1) интенсивность света, при которой начинается фотосинтез (Любищенко, 1924; Иванов, Коссович, 1930; Малкина и др., 1970; Цельникер, 1978), 2) высота палисадной и губчатой тканей (Сурак, 1891; Нестерович, Маргайлик, 1969), 3) содержание хлорофилла А и В (Нестерович, Маргайлик, 1969), 4) интенсивность света в точке компенсации на световой кривой фотосинтеза (Малкина и

др., 1970; Цельникер, 1978).

Ветвь: компенсационный пункт ветви (Wiesner, 1907; Калгин, 1960, цит. по: Погребняку, 1968).

Особь: 1) особенность структуры кроны (Кнужель, 1914, цит. по: Нестеровичу, Маргайлику, 1969), 2) относительная высота дерева (Медведев, 1883), 3) реакция на затенение (Никольский, 1881; Яхонтов, 1909; Турский, 1912), 4) световой минимум подроста (Варлинг, 1902; Lyr et al., 1964; Lyr, Hoffman, 1967, цит. по: Алексееву, 1975; Ву Ван Ме, 1983; Евстигнеев, Чулаченко, 1989), 5) освещенность, при которой наступает нулевой баланс органического вещества организма (Цельникер, 1978), 6) совокупность признаков (Турский, 1912; Неег, 1952; Погребняк, 1968; Нестерович, Маргайлик, 1969).

Общезвестно, что положение одних и тех же древесных видов в шкалах светолюбия и теневыносливости у разных авторов различное. Объективно, это противоречие возникает из-за того, что сопоставляются шкалы, разработанные на основе анализа структур, принадлежащих к разным уровням организации фотосинтетического аппарата.

Представление об иерархичности фотосинтетического аппарата (Цельникер, 1978; Мокроносков, 1981; Диллфорд, Дженнингс, 1987) дает возможность, с одной стороны, пояснить противоречивое положение одних и тех же видов в шкалах теневыносливости и светолюбия разных авторов, а с другой — найти интегральный показатель отношения листовых деревьев к свету.

Бесспорно, что при исследовании отношения древесных видов к свету необходимо учитывать особенности функционирования фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации. Однако в экологических исследованиях на первый план выступает орга-

низм как единое целое. В связи с этим, в поиске интегрального критерия отношения древесных видов к свету мы остановились на характеристиках, относящихся ко всему организму (см. ниже).

1.1.6. Возрастная изменчивость отношения растений к свету

Каждый этап развития растений характеризуется специфическим набором морфологических и физиологических признаков. Так, исследованиями физиологов показано, что у лиственных деревьев толщина листьев и высота их палисадной паренхимы быстро нарастает до определенного возраста (25 лет у дуба), а затем скорость нарастания замедляется. Максимальные значения измеряемых величин отмечены у 50-80-летних деревьев. Пропорционально толщине листа увеличивается интенсивность его фотосинтеза (Малкина, 1982, 1983; Цельникер, Малкина, 1983 и др.). На организменном уровне с изменением возраста происходит увеличение массы, объема и поверхности органов, меняется доля затрат на поддержание жизнедеятельности растений. Разрастание кроны приводит к затенению части листьев, особенно сильному в условиях сообщества. Не остается постоянным соотношение фотосинтезирующих частей к нефотосинтезирующим: с некоторого возраста оно меняется в сторону все большего увеличения дышащих органов (Алексеев, 1975), потребляющих энергию на дыхание и транспорт.

Комплекс этих изменений отражается на возрастной изменчивости экологических потребностей растения. Так, лесоводами эмпирически установлено уменьшение теневыносливости древесных видов с возрастом. Экспериментально это доказано лишь для отдельных видов: ели и сосны (Алексеев, 1975), осины и березы (Бу Ван Мо, 1986).

Возрастную изменчивость отношения к свету необходимо учитывать при изучении лесных ценозов, организация которых во многом определяется спецификой отношения древесных видов к свету на раз-

ных этапах онтогенеза.

При возрастной дифференциации организмов в сообществе можно использовать календарный возраст и биологический. Календарный возраст, чаще используемый в лесоведении, представляет отрезок времени с момента возникновения особи до момента исследования. Биологический возраст характеризует этап развития организма. Использование биологического возраста предусматривает разделение всего периода индивидуального развития организма на этапы (или возрастные состояния), которые отличаются специфическим набором морфологических, анатомических, физиологических и других признаков. Подразделение онтогенеза на этапы появилось еще в работах 40-х годов (Пошкурлат, 1941; Работнов, 1945). В 1950 г. Т.А. Работнов предложил более дробную периодизацию онтогенеза. В дальнейшем она была усовершенствована и дополнена в работах, проводимых под руководством А.А.Уранова (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988). В таком виде (табл. I) она широко используется для растений различных жизненных форм и систематического положения.

Для популяционных исследований определение возрастного состояния имеет несравненно большее значение, чем определение календарного возраста. Это обусловлено следующими обстоятельствами: 1) разные особи одного и того же вида достигают определенного возрастного состояния в разные календарные сроки, но поскольку они находятся на одном и том же этапе индивидуального развития, роль их в популяции и ценозе одинакова; 2) особи разных видов и разных жизненных форм проходят одни и те же возрастные состояния в течение разного времени, поэтому сравнительная оценка их роли в сообществе может быть определена только

на основе определения биологического возраста (Лукова, Заугальнова, Смирнова, 1985). Для пояснения добавим, что особи одного возрастного состояния играют сходную роль в лесном сообществе.

Таблица I

Возрастные периоды и состояния у семенных растений

| Периоды | ! Возрастные состояния | Индексы |
|----------------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| 1. Латентный | 1. Семена | <i>sm</i> |
| 2. Прегенеративный | 2. Проросток | <i>pl</i> |
| | 3. Семяльное | <i>j</i> |
| | 4. Имматурное I-подгруппы | <i>im₁</i> |
| | 5. Имматурное 2-подгруппы | <i>im₂</i> |
| | 6. Виргинильное I-подгруппы | <i>v₁</i> |
| | 7. Виргинильное 2-подгруппы | <i>v₂</i> |
| | 3. Генеративный | 8. Молодое генеративное |
| 9. Средневозрастное генеративное | | <i>g₂</i> |
| 10. Старое генеративное | | <i>g₃</i> |
| 4. Постгенеративное | 11. Семяльное | <i>s'</i> |
| | 12. Отмирающее | <i>s'c</i> |

I.1.7. Дифференцированный подход к оценке реакции растений на количество ФАР

Анализ современной литературы приводит к заключению, что вместо традиционных представлений о светолюбии и теневыносливостю, как двух полюсах монолитного свойства растений, целесообразно разделять теневыносливость, светолюбие и диапазон продукционных возможностей видов (ДПВ). Необходимость разделения перечисленных свойств показана физиологами и лесоводами

(Любименко, 1924; Алексеев, 1975; Малкина, 1974; Цельникер, 1978). В качестве критериев этих свойств на уровне листа могут рассматриваться основные характеристики световой кривой фотосинтеза (рис. 1), а на уровне организма - световой кривой продуктивности.

Перейдем к обзору литературы, посвященному этим свойствам.

Теневыносливость. В современной лесоводственной и физиологической литературе под теневыносливостью понимается способность растений выдерживать длительное или постоянное ограничение в физиологически активной радиации (ФАР). За критерий оценки теневыносливости различных видов А.И.Цельникер (1978) предложила принять интенсивность света, при которой достигается точка компенсации (ТК), т.е. уравнивается баланс органического вещества между фотосинтезом и дыханием. Она показала, что у более теневыносливых видов ТК лежит в более низких значениях освещенности, чем у менее теневыносливых.

Шкалы, в основе построения которых лежат значения освещенности в области ТК, можно объединить в три группы. Шкалы первой группы построены для отдельных листьев (Любименко, 1908; Иванов, Коссович, 1930). Показано, что у листьев разных видов фотосинтез начинается при разной освещенности. Листья бука европейского, липы сердцевидной и клена остролистного способны начинать фотосинтез при малой освещенности, а березы бородавчатой, осины и дуба черешчатого - при большой. Шкалы второй группы характеризуют ТК отдельных ветвей в кроне взрослого дерева (1907; Калгин, 1960). Для нас более интересны шкалы, отражающие ТК всего организма (Виа, 1927; Луп, Hoffman, 1967, цит. по: Алексеев, 1975; Алексеев, 1975; Вальтер, 1974; Цельникер, 1978).

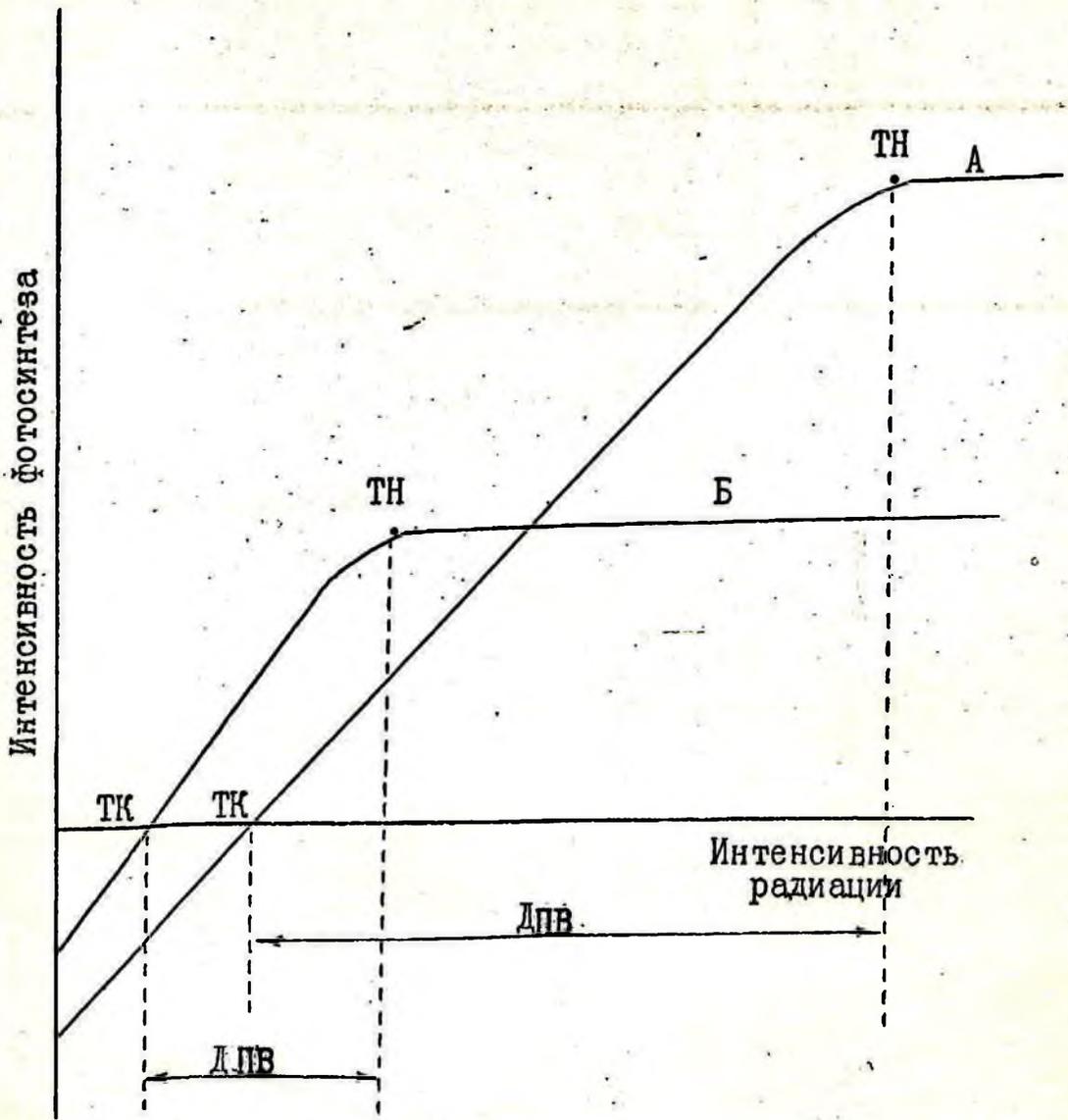


Рис. 1. Световые кривые фотосинтеза светолюбивых (А) и теневыносливых (Б) растений (по Ю. Л. Цельникер (1978)).

ТК - точка компенсации, характеризующая освещенность, при которой фотосинтез (поглощение CO_2) уравнивается дыханием (выделение CO_2); ТН - точка насыщения, характеризующая "насыщающую" интенсивность света, т.е. такую ее величину, выше которой свет уже не повышает интенсивность фотосинтеза; ДПВ - диапазон продукционных возможностей видов: нижняя граница диапазона определяется ТК, за пределами которой прирост органического вещества нулевой или отрицательный, верхняя - ТН, за пределами которой прирост органического вещества стабилизируется.

ТК особой осины, березы бородавчатой и дуба черешчатого достигается при более высоких интенсивностях света, чем ТК листа сердцевидной, ясеня мушкетера и бука европейского. Однако, конкретные значения ТК особой получены для небольшого числа видов и только для молодых особей, что ограничивает использование этих данных в лесоводственных целях.

Сравнение ТК организма и листа показывает, что ТК всей особи лежит в областях с большей интенсивностью света, чем ТК отдельного листа (Дельникер, 1973).

Светолюбие. Под светолюбием понимается способность растений наилучшим образом расти и развиваться на свету (Алексеев, 1975). Показателем, характеризующим светолюбие может служить положение точки насыщения (ТН), полученное при исследовании световых кривых фотосинтеза (уровень листа) и световых кривых продуктивности (уровень организма). За критерий светолюбия обычно принимают интенсивность света, при которой достигается ТН.

На основании измерения освещенности, при которой достигается ТН листьев на открытом месте, Малкина с соавторами (1970) получила следующий ряд видов по убыванию светолюбия: береза бородавчатая, клен остролистный, дуб черешчатый, осина, липа сердцевидная.

Интенсивность ФАР, необходимая для светового насыщения листьев, определяется морфо-анатомической структурой листа. У деревьев с тонкой листовой пластинкой насыщение наступает раньше, чем с толстой. Этому способствует малая толщина листа, рыхлость мезофилла, малое количество слоев палисадной ткани и т.д. С этой точки зрения, определенный интерес представляют шкалы Сурава И.И. (1891) и Н.Д. Нестеровича, Г.И. Маргайлика (1969). Они построены по соотношению палисадной ткани и губчатой.

Однако рассмотренные выше шкалы характеризуют светолюбие древесных видов на уровне листа. Насыщение светом фотосинтетического аппарата всего организма смещается в область с большей интенсивностью света. Данное явление В.А.Алексеев (1975) объясняет взаимоотношением листьев. Единичные литературные данные свидетельствуют, что у ясеня пушистого в молодом возрасте T_1 на световой кривой продуктивности организма достигается при меньшей интенсивности света, чем у клена остролистного и березы бородавчатой (Цельникер, 1978).

Диапазон продукционных возможностей видов (ДПВ). Его можно оценить по разности значений интенсивности ФАР между точкой насыщения и точкой компенсации. Экологическое значение диапазона продукционных возможностей видов определяется тем, что в этом интервале освещенности происходит прирост органического вещества.

Единственная физиологическая попытка оценить ДПВ была предпринята И.С.Малкиной (1970). Она определяла ДПВ на уровне листа по разности светового насыщения в тени и на свету. Согласно полученным данным, наибольшим ДПВ в молодом возрасте обладают клен остролистный и ясень пушистый. За ними в порядке убывания следуют липа сердцевидная, дуб черешчатый, осина и береза бородавчатая.

С лесоводственных позиций диапазон радиационных условий для осуществления успешной фотосинтетической деятельности растений оценен В.А.Алексеевым (1975) для сосны и ели. Им отмечено: 1) наиболее мал этот диапазон у нетеневыносливых пионерных видов деревьев, что определяет многие черты их жизнедеятельности, особенно в условиях сообщества, 2) этот диапазон у взрослых деревьев значительно меньше, чем у молодых.

Литературный обзор показывает, что критерием теневыносливости на уровне организма может служить освещенность в точке компенсации, светолюбия - освещенность в точке насыщения на световой кривой продуктивности, а ДПВ - размах значений освещенности между этими точками. Однако получение громадного семейства кривых продуктивности для всех возрастных состояний каждого вида в разных условиях чрезвычайно трудоемко. В связи с этим, в работе была поставлена задача поиска простых и доступных при полевых исследованиях методов интегральной оценки отношения растений к ФАР, полученных на уровне особи.

1.1.8. Учет взаимодействия экологических факторов

Способность растения выдерживать те или иные ограничения в световом режиме связана с уровнем минерального питания, притоком тепла, водным режимом растений и другими факторами. Их опосредованное влияние отражается на положении компенсационного пункта и точки насыщения растения на световых кривых фотосинтеза. Одно из проявлений взаимодействия экологических факторов нашло отражение в законе минимума Либиха (1840) и законе толерантности Шелфорда (1913): лимитирующим фактором является тот, который находится в минимуме или максимуме. Учитывая это взаимодействие факторов, изучение отношения растений к свету целесообразно вести в оптимальных условиях по влажности и минеральному питанию.

1.1.9. Учет ценологических взаимоотношений растений

Собственные наблюдения и знакомство с литературой (Карпов, 1969; Куркин, 1989 и др.) привели к заключению, что при анализе

отношения листовых деревьев и свету необходимо учитывать взаимоотношения видов. Так, в малонарушенных лесах благодаря хорошо развитому ветровально-почвенному комплексу создается благоприятный экологический режим — достаточная обеспеченность пространством, светом, водой, минеральными и органическими веществами (Сиворцова и др., 1983; Canham, 1983; Смирнова и др., 1989а; Коротков, 1990). В этих условиях во взаимоотношениях видов существенное значение имеет конкуренция за освобожденные ресурсы, возникающие в результате развала старых деревьев. Исход конкуренции зависит от индивидуальных и видовых различий особей, которые отличаются темпами роста, площадью кроны и листьев, интенсивностью использования среды и т.д. В организации таких сообществ на первый план выступают ценозические отношения видов.

В сильно нарушенных лесах, где в результате сплошных и санитарных рубок отсутствуют ветровально-почвенные комплексы, организация сообщества в значительной степени определяется экотопом и влиянием адификатора, а развитие растений в большинстве случаев сдерживается одним из лимитирующих факторов. К такому типу сообществ относятся, например, грабовые леса Каневского заповедника. Они сформировались в результате неоднократных сплошных рубок на месте поддолимантных широколиственных лесов (Смирнова и др., 1987; Коротков, 1987, 1990). Эти леса имеют выровненный полог и характеризуются крайне низкими значениями освещенности на уровне травяного покрова и подроста — от 0,2 до 2,0% от полного света. Таким образом, полог граба создает обстановку светового дефицита для подростка большинства древесных видов. В этих условиях роль вида в сообществе определяется не столько особенностями его биологии, сколько теневыносливостью.

Одним из существенных моментов ценологических взаимоотношений является также конкуренция между корневыми системами подроста и взрослых деревьев. Многочисленные эксперименты по устранению влияния корней взрослых деревьев на подрост подтверждают наличие корневой конкуренции (Понсет де Сандон, 1914; Карпов, 1969; Карянова, 1969 а, б; Милинев, 1973). Критический обзор этих работ, проведенный И.С.Мелеховым (1980), четко вывел два момента: 1) наибольший эффект корневая изоляция дает в благоприятных условиях по освещенности, 2) при ограниченном потоке ФАР изоляция корней взрослых деревьев не улучшает состояние подроста.

Таким образом, изучение теневыносливости древесных видов целесообразно проводить в ценозах, где развитие подроста в большей степени лимитируется световым режимом, чем конкурентными взаимоотношениями за другие ресурсы.

1.2. Методика исследований

1.2.1. Морфометрия особей растений

Основные параметры, определяемые у модельных особей, приведены в табл. 2. Они разделены на параметры суборганизменного и организменного уровня. В каждую из этих групп входят параметры метрические, получаемые в результате измерений числа, веса или размера отдельных частей растения, и аллометрические, оценивающие их соотношения (табл. 2). Часть из этих признаков требует пояснений. Они подробно даются во 2-й и 5-й главах.

Особь для определения параметров собирались в разных типах местообитаний: 1) в специально созданном питомнике в Каневском заповеднике¹⁾, 2) в производственных лесных питомниках, 3) на зарастающих залежах, 4) в ценозах с контрастным световым режимом.

Анализ особей в этих контрастных условиях позволяет выявить максимальные и минимальные проявления отдельных биологических и экологических признаков. В каждом случае у растений определялся календарный и биологический возраст. При определении биологического возраста использовалась возрастная периодизация онтогенеза Т.А.Работнова (1950), специально приспособленная для древесных растений - табл. I (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1978; Полтинкина, 1985; Кутыгина, 1987; Диагнозы и ключи возрастных состояний..., 1990). При определении биоморфологических показателей растения тщательно выкапывались, промерялись и взвешивались в воздушно-сухом состоянии на весах РЦ-10Ц (до 10 г), ВТК-500 (до 0,1 г) и торсионных ВТ-500 (до 1 мг). Площадь ассимилирующей поверхности определялась весовым методом

1) Специфика питомника заключалась в том, что за сеянцами осуществлялся регулярный уход: 1) ежедневный полив в первый год и по мере надобности - в последующие, 2) несколько раз в сезон питомник пропалывался от сорняков, 3) расстояние между сеянцами поддерживалось такое, чтобы перекрывание их корневых систем было минимальным.

Таблица 2

Основные параметры, используемые в работе

| № | П а р а м е т р ы | Р а з м е р н о с т ь |
|--|---|---|
| О р г а н и з м е н н ы й у р о в е н ь | | |
| А) метрические параметры | | |
| 1. | Биомасса ¹⁾ особи без листьев | мг, г, кг |
| 2. | Биомасса листьев | мг, г, кг |
| 3. | Площадь листовой поверхности | см ² , м ² |
| 4. | Высота надземной части | см, м |
| 5. | Диаметр проекции кроны | см, м |
| 6. | Число семян | шт |
| 7. | Световой минимум | лк, % |
| 8. | Возраст | годы |
| Б) аллометрические параметры | | |
| 9. | Среднегодовой прирост биомассы (или продуктивность) | мг, г, кг/возраст |
| 10. | Среднегодовой прирост по высоте | см/возраст |
| С у б о р г а н и з м е н н ы й у р о в е н ь | | |
| а) метрические параметры | | |
| 11. | Длина годичного прироста | см/возраст |
| 12. | Масса единицы площади листа (или удельная плотность листа) | мг |
| б) аллометрические параметры | | |
| 13. | Величина нетто-ассимиляции единицы площади листа | мг/см ² .год |
| 14. | Величина нетто-ассимиляции единицы массы листа | мг/мг.год |
| 15. | Интенсивность фотосинтеза на шпато световой кривой | мгСО ₂ /дм ² .час |
| 16. | Содержание воды в листьях в состоянии насыщения | % |
| 17. | Дефицит насыщения листьев водой | % |
| 18. | Интенсивность транспирации листьев | мг/дм ² .час |

1) Биомасса определялась в воздушно-сухом состоянии.

взвешивались в воздушно-сухом состоянии пластинки всех листьев особи и одновременно шаблоном делались вырезки размером 1 см^2 (100-600 шт) и определялся средний вес вырезки. Затем по отношению веса всех пластинок и веса вырезки с известной площадью определялась площадь ассимилирующей поверхности. У всех плодородных особей определялась реальная семенная продуктивность. При биоморфологических промерах подвергалось обработке от 10 до 100 экз. каждого возрастного состояния. Во всех случаях материал обрабатывался статистически (см. приложение). Там же указан объем выборки по каждому из показателей. Частные методы, с помощью которых были получены те или иные показатели, подробно рассмотрены во 2-й и 5-й главах.

Часть признаков, используемых в работе, легли в основу создания шкал отношения листовых деревьев к свету (см. гл. 2). Для апробации разработанных шкал, были проведены популяционное исследование древесных видов и анализ состояния деградационных парцели.

1.2.2. Популяционные методы

Популяционный анализ проводился на зарастающих залежах и в лесном массиве Каневского заповедника. На залежах было описано 10 пробных площадей, а в лесу - 40. Размер этих площадей составлял от 0,1 до 1,0 га. Описание популяций проводилось в несколько этапов.

I этап. Разделение всех древесных растений на две фракции: I - до 50 см, 2 - более 50 см.

II этап. Учет численности и возрастного состава особей первой фракции. Он проводился на площадках 100 м^2 в пятикратной повторности.

III этап. Учет численности и возрастного состава особей второй фракции. Он проводился сплошным пересчетом на всей площади.

Для каждой особи определялось возрастное состояние, отмечались жизненность (нормальная, пониженная, низкая, сублетальная), происхождение (семенное, вегетативное: порослевое, ксило-ризное, корнеотпрысковое). В ходе обработки данных все количественные показатели пересчитывались на 1 га. Абсолютный возраст был определен на модельных экземплярах: для проростков, ювенильных, имитурных — на 100, для виргинильных — на 25 особях. Сопоставление возрастного состояния, абсолютного возраста, жизненности, происхождения дает достоверную оценку состояния популяции и является основой для прогноза ее динамики.

Одновременно на каждой площади проводились геоботанические описания. Полный список описаний находится в материалах экспериментального лесоустройства 1986–1987 гг. Каневского государственного заповедника. Отдельные описания для этого и других пунктов исследований даны в приложении I. На части пробных площадей проводилась оценка режима освещенности.

1.2.3. Методика оценки режима освещенности и выбор модельного массива

В шести лесных массивах (см. Введение) на предварительном этапе исследований была проведена оценка световой обстановки по методике В.А.Алексеева (1975). В результате были выбраны три массива для детальной оценки динамики дневной освещенности: 1) грабовые леса Каневского заповедника, 2) полидоминантные широколиственные леса Ульяновского лесничества, 3) березовые леса ГИЗЛ "Торки Ленинские". В каждом из трех массивов на постоянных пробных площадях (описание см. в приложении I) определено пространственное и временное распределение ФАР по методике, предложенной Ю.Л.Цельникер с соавторами (1970). На границах длиной

150 м через каждые 5 м с 9⁰⁰ до 18⁰⁰ час. (в каждой точке через час) определялась освещенность на высоте крон подроста люксметром Ю-116. По данным этих измерений, проведенных в середине августа 1988 года, были составлены карты (рис. 2,3,4), отражающие суточную динамику освещенности в точках наблюдений. Градации освещенности на рис. 2-4 представлены в логарифмической шкале: 0-0,8; 0,8-1,6; 1,6-3,2 тыс. лк и т.д. Согласно этой градации дана штриховка.

Полученные карты дали возможность проанализировать световой режим в избранных ценозах и его влияние на состояние подроста, а также послужили основой в выборе модельного лесного ценоза.

Начнем анализ с наименее нарушенного ценоза - широколиственного леса Ульяновского лесничества. Как видно из рис. 2, режим освещенности здесь отличается значительной пестротой: наиболее полно освещенные участки чередуются с темными пятнами разной интенсивности. Мелкая мозаика освещенности свидетельствует, что практически в каждой точке ценоза освещенность на протяжении дня колеблется от 0,6% до 100% от полной. Средняя дневная освещенность всего ценоза составляет 6% (приложение 2-1). Высокая гетерогенность пространственно-временной структуры радиационного поля возникает вследствие ярко выраженного ветревалного комплекса: мелкие вывалы небольших деревьев чередуются с крупными развалами старых генеративных дубов и других видов. Из-за этого верхний полог имеет неправильную, лоскутную структуру. Образование "окон" в верхнем ярусе ведет к развитию в них густого подлеска вследствие повышенной освещенности и, возможно, местного ослабления корневой конкуренции. Высокая мозаичность светового режима, наряду с другими факторами, определяет существование в этом сообществе практически всех ценозообразователей, представ-

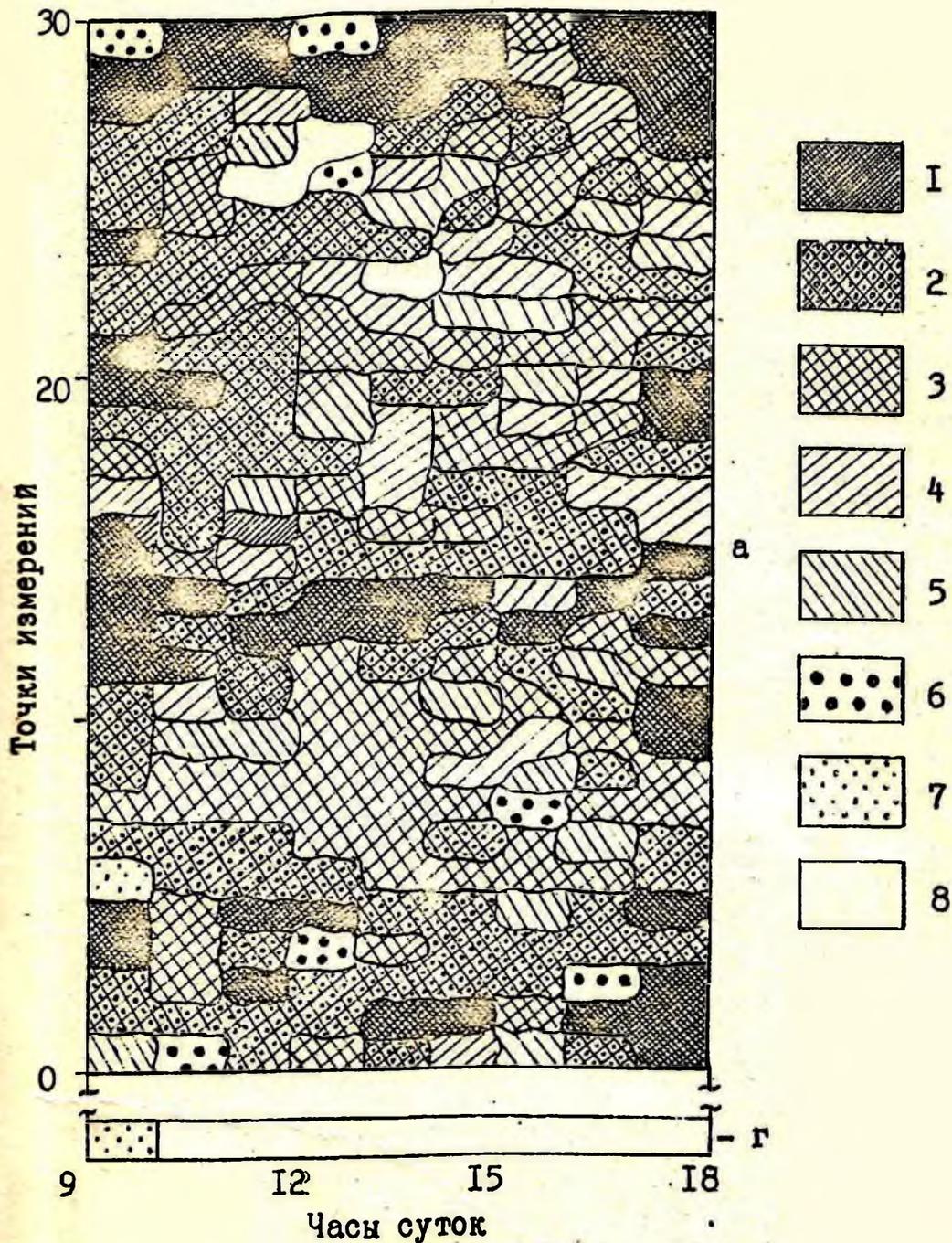


Рис. 2. Динамика дневной освещенности в полидоминантном широколиственном лесу (Ульяновское лесничество, кв. № 8) на линии измерений в августе 1988 года.

Освещенность в тыс. лк: 1- 0-0.8; 2-0.8-1.6; 3- 1.6-3.2; 4- 3.2-6.4; 5- 6.4-12.8; 6- 12.8-25.6; 7- 25.6-51.2; 8- 51.2 и больше. а - освещенность в лесу; г - освещенность на открытом пространстве.

лений смысле возрастных групп. В этих условиях исход развития древесных растений, видимо, определяется биологическими свойствами подроста.

Совершенно иного характера световой режим в нарушенных человеком сообществах — вторичных березняках и грабовых лесах Каневского заповедника. Рассмотрим световой режим пробной площади, заложенной в березняках ГИЗН "Горы Ленинские".

Общей чертой этих лесов является относительно слабая пространственно-временная гетерогенность световой мозаики, что определяется практически полным отсутствием естественных "окош" (рис. 3). Распределение освещенности по горизонтали ценоза на уровне подроста относительно равномерное и составляет в среднем 10% (приложение 2-2). Относительно слабый перехват радиации пологом березового древостоя объясняется несколькими причинами. Одна из основных причин — сравнительно небольшая площадь листьев древостоя (Смирнов, 1971). Другая причина слабого перехвата пологом ФАР лежит в особенностях взаимного расположения листьев в кронах и древесном пологе в целом — раскинутость крон, большое количество просветов в них. По расчетам Ю.Л.Цельшигер (1978) доли просветов в кроне березы бородавчатой составляет 30%, что значительно выше, чем у широколиственных видов. Высокая светопроницаемость древесного полога создает хорошие условия для развития пышного разнотравья. Относительно плотный травяной покров крайне затрудняет приживаемость семенного поколения древесных видов. Освещенность в этих лесах не является лимитирующим фактором развития древесных видов. Здесь основными ограничивающими факторами развития древесной растительности в молодости является конкуренция со стороны травяного покрова, а при дальнейшем взрослении — конкуренция за

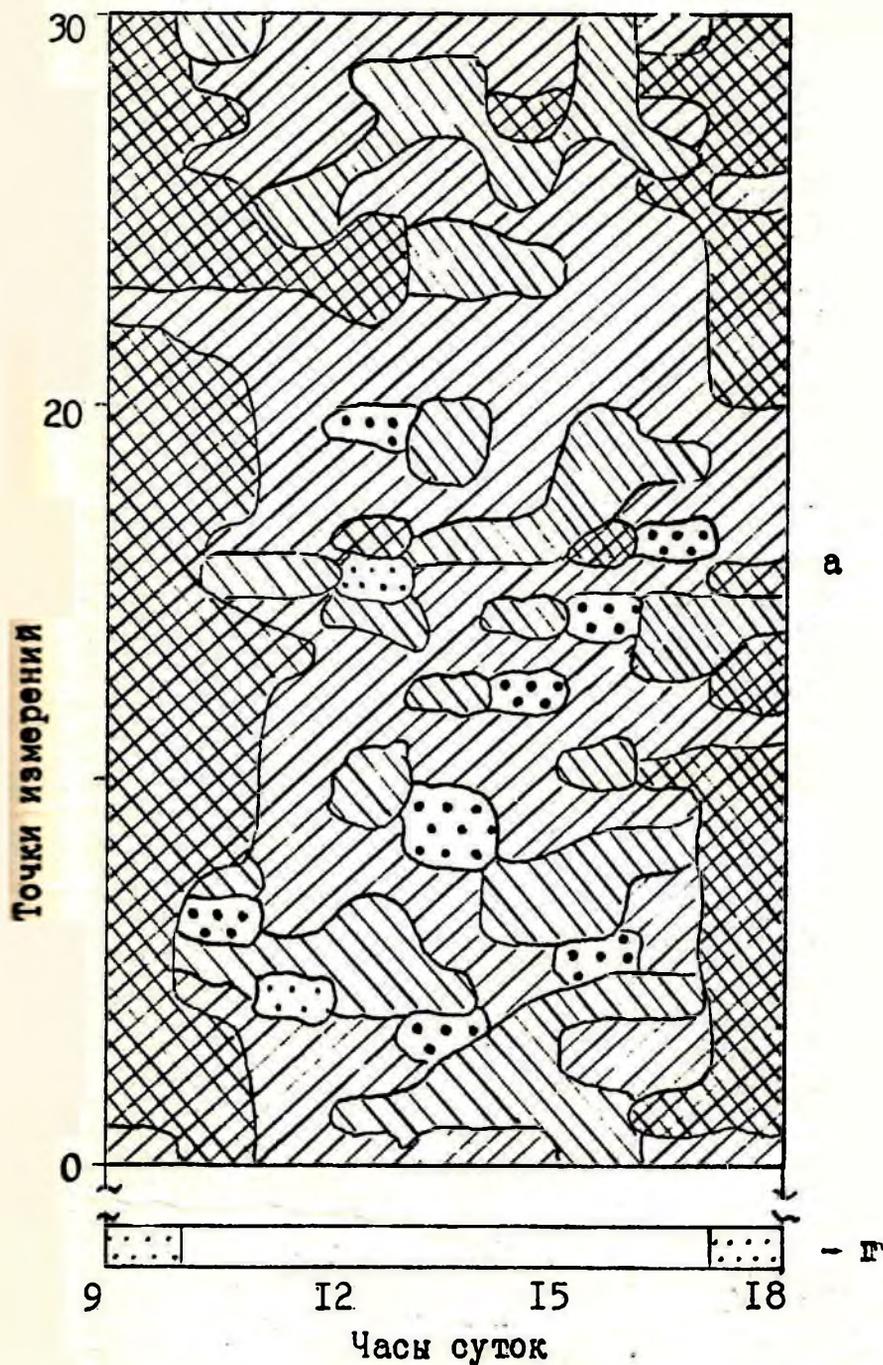


Рис. 3. Динамика дневной освещенности в производном березняке (заповедник "Ленинские горки", кв. № 7) на линии измерений в августе 1988 года.

Обозначения те же, что на рис. 2.

почвенное богатство со стороны древостоя. В этой связи значительный интерес представляют экспериментальные работы В.Г.Карпова (1969), показавшие, что потери в скорости роста и снижении интенсивности формообразовательных процессов у подроста в сообществах этого типа обусловлена конкуренцией с корневыми системами взрослых деревьев березы бородавчатой.

Грабовый лес Каневского заповедника также отличается слабой мозаичностью радиационного режима (рис. 4), т.к. в результате сплошных рубок в прошлом и санитарных рубок в настоящем, сформировался совершенно выровненный верхний ярус. В отличие от березняков, освещенность на уровне подроста в грабовом лесу из-за низкой светопропускаемости крон на порядок меньше и составляет в среднем 1% от полной (приложение 2-3). Все элементы световой мозаики грабового леса относятся к областям низкой освещенности (рис. 4). В этих условиях светового дефицита основным лимитирующим фактором развития подроста древесных видов является низкая освещенность, а не корневая конкуренция со взрослыми деревьями. Так, экспериментальные исследования И.В.Карпиной (1969а,б) показали, что удаление корневой системы взрослых деревьев в условиях ограниченной освещенности не улучшает жизненного состояния подроста. Кроме того, в некоторых исследованиях показано, что минеральные вещества, находящиеся в почве, недоиспользуются растениями при ограниченной освещенности (Понсет де Сандон, 1914; Карпина, 1969б). Выживание в этом случае полностью зависит от адаптации растений к низкой освещенности.

Подведем итоги: 1) в слабо нарушенных лесах с хорошо развитым ветровально-почвенным комплексом во взаимоотношении растений на первый план выступает конкуренция за освобожденные ресурсы,

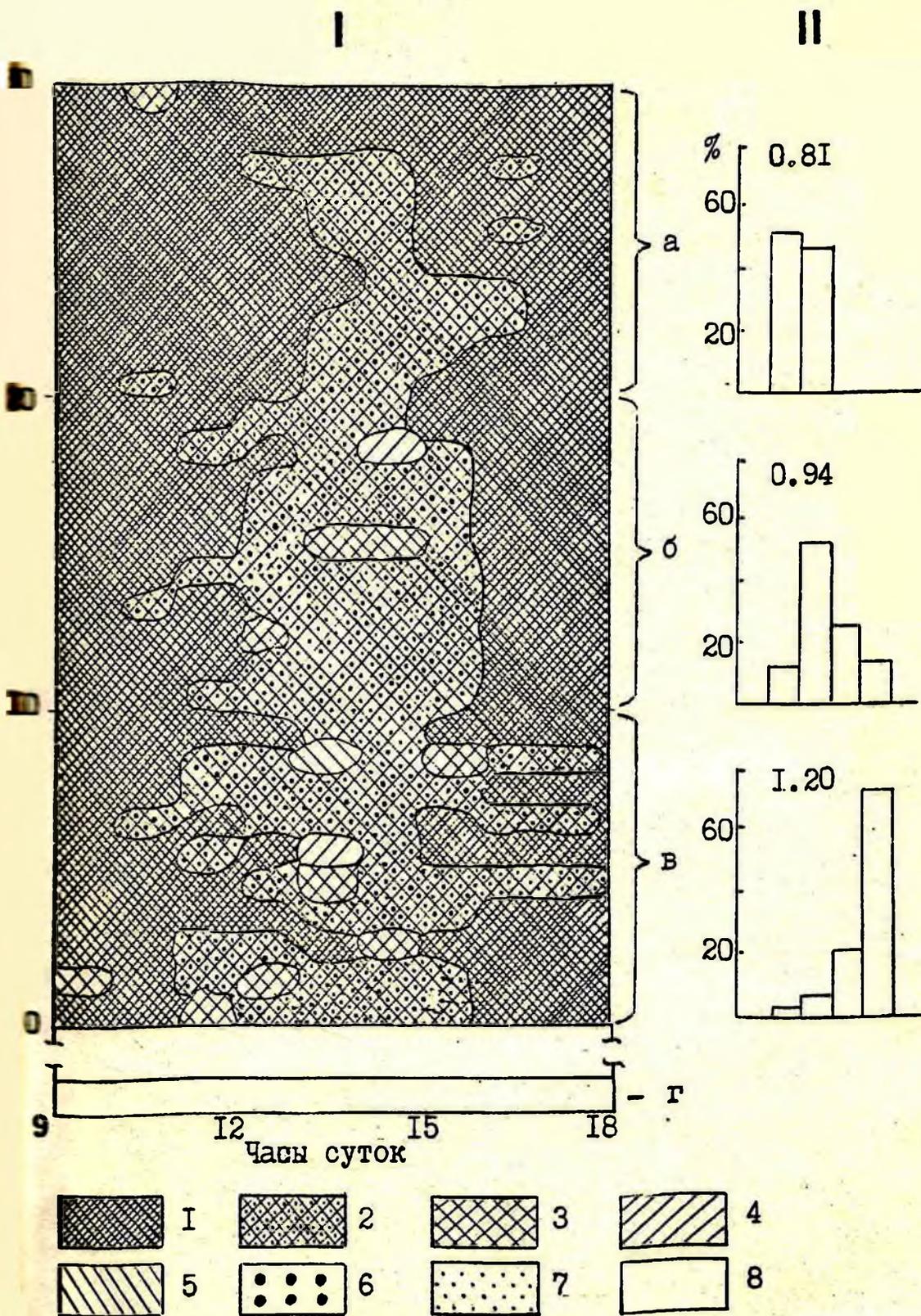


Рис. 4. Динамика дневной освещенности в грабовом лесу (Каневский заповедник, кв. № 13) на линии измерений в августе 1988 года.

И: Обозначения те же, что на рис. 2. II: Возрастные спектры клена остролистного на первом (а), втором (б) и третьем (в) этапах демутации. По оси абсцисс - возрастные состояния, по оси ординат - масса. Цифры под спектрами - средняя освещенность участка (в %).

возникающие в результате вывалов старых генеративных деревьев, 2) в производных лесах, отличающихся относительно высокой освещенностью, развитие подроста в большей мере определяется конкурентными отношениями с травяным покровом и древесным ярусом за минеральную часть почвы и т.д., 3) в лесах с крайне низким световым довольствием развитие подроста полностью зависит от их адаптации к ограниченной светообеспеченности. Таким образом, темные грабовые леса представляют нам возможность разобраться в отношении древесных форм к свету. Они были выбраны в качестве модельного массива исследований. Здесь собран основной полевой материал. Дополнительный материал по биологии и экологии лиственных деревьев был собран в лесных массивах со сходными почвенно-климатическими условиями: в Креселецком лесничестве Черкасской области и Знаменском лесничестве Кировоградской области, а также в отличающихся почвенно-климатических условиях - в Теллермановском опытном лесничестве Воронежской области (приложение I).

1.2.4. Выбор модельных особей в лесном ценозе

В грабовом лесу заповедника могут формироваться "окна" при вывалах и ветроломах старых деревьев граба. В этих прогалинах активизируется рост подроста в высоту и уславиваются конкурентные взаимоотношения видов в борьбе за свободное место в верхнем пологе. В этих условиях значительная часть особей отстает в развитии и погибает. По внешнему облику такой подрост существенно отличается от подроста, развившегося при ограниченном потоке ФАР и не испытывавшего сильного конкурентного давления со стороны соседей. Рассмотрим эти различия, т.к. они важны для подбора особей при определении их светового минимума и биоморфологических параметров.

1. Внешний облик подростка, сформированного при ограниченном потоке ФАР (рис. 5,Б).

Особь имеет зонтиковидную крону, т.к. у них преобладает рост побегов в горизонтальном направлении. Листья в большинстве случаев размещены в один слой. При детальном рассмотрении надземной части растения можно заметить большое количество следов от перевертывания побеговой системы. Годичные приросты последних 5-6 лет минимальны. Величина этих приростов видоспецифична и зависит от возрастного состояния особи (приложение 3). Минимальные годичные приросты и частые перевертывания говорят о том, что растение снизило свои ростовые процессы и ожидает улучшения световой обстановки на низком уровне жизни. В современной экологической литературе появились работы, показывающие, что такие растения, занимающие экологически неблагоприятные местообитания и обладающие пониженной жизнеспособностью, отличаются ограниченной конкурентоспособностью (Tilman, 1982). В условиях минимальной светообеспеченности перекрывание в надземной и подземной сферах часто отсутствует или оно так мало, что не приводит к конкурентному исключению особей в подросте.

2. Внешний облик подростка, сформированного при достаточном освещении, но погибшего от конкурентного влияния соседних особей (рис. 5,А).

У этих особей до смерти в результате конкуренции успевают сформировать крону, которая вытянута в вертикальном направлении. Формирование такой кроны обусловлено развитием мощного лидерного побега, который подавляет развитие боковых. Со временем он становится мощным стволом, несущим крону. Листья расположены в несколько слоев. Если у растений при световом дефиците на годичном побеге формируется всего лишь одна пара листьев (например,

клен остролистный, ясень), то при достаточном освещении их может быть несколько. В прогалинах грабового леса кроны и корневые системы подроста сильно перекрываются. Значительная часть особей погибает, сохраняя во внешнем облике признаки активного роста: большая длина годичных приростов и крона, вытянутая в вертикальном направлении.

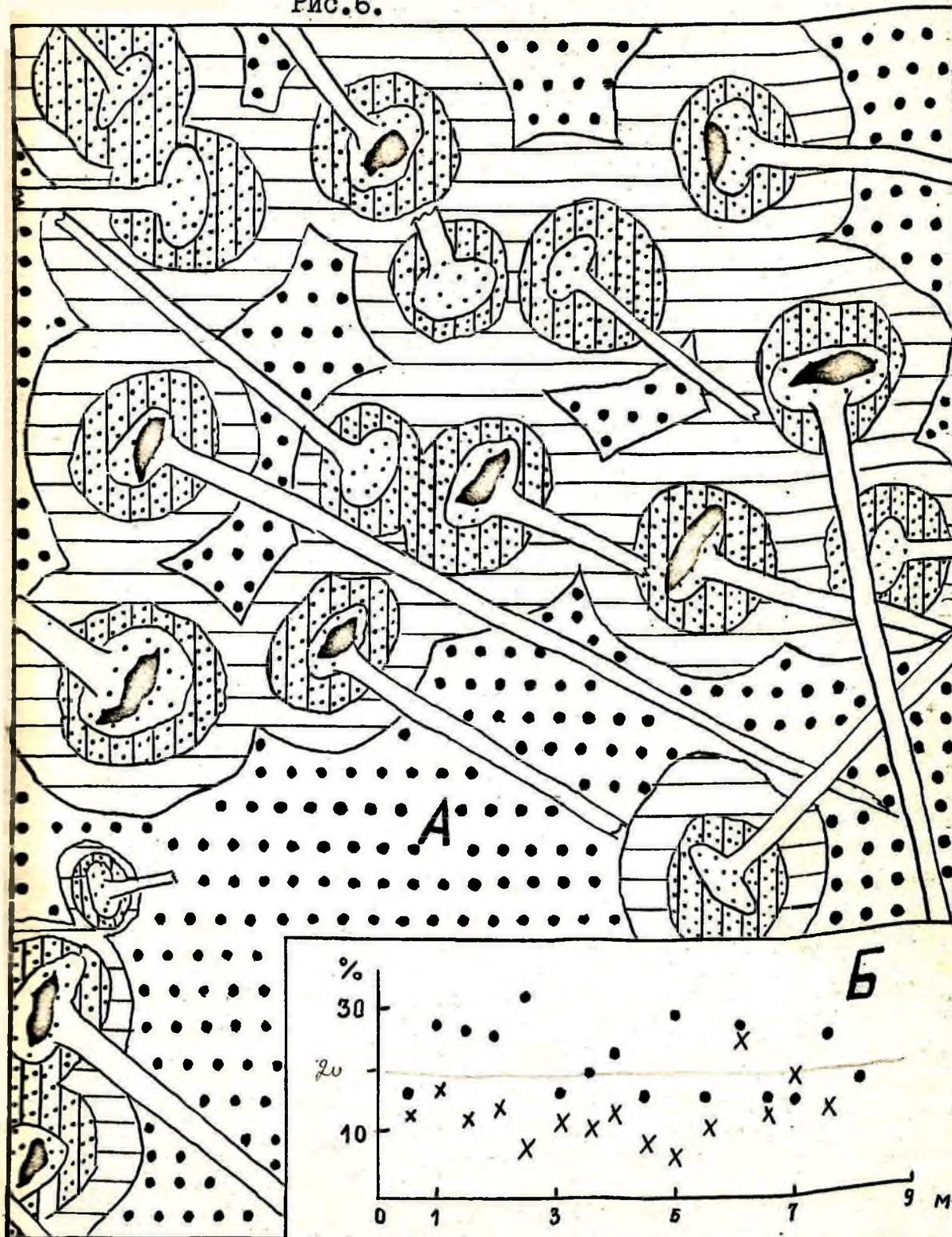
Таким образом, можно отличить особи, погибшие в результате конкуренции за свободное место в верхнем ярусе и особи, погибшие от недостатка света.

При исследовании теневыносливости подрост каждого вида подбирался в оптимальных условиях по влажности.

Детальное изучение единичных крупных развалов генеративных деревьев в грабовом лесу заповедника показало, что ветровально-почвенный комплекс не только изменяет в лучшую сторону радиационный режим сообщества, но и изменяет гидрологический режим почвы: в результате вывалов начинает формироваться микрорельеф, свойственный первичным нетронутым лесам. Он характеризуется чередованием бугров, западин, отвалов почвы и перегнивавших стволов (рис. 6, А). Этот микрорельеф повышает мозаичность почвенного покрова и способствует длительному сохранению влаги в почве. Так, например, в период засухи и в конце вегетационного сезона подрост и травяной покров на вывалах продолжают активный рост, в то время как на участках под пологом леса с выровненным микрорельефом прекращают активный рост. Кроме того, выровненный микрорельеф характеризуется меньшей влажностью почвы (рис. 6, Б). Таким образом, оптимальные условия по влажности для большинства древесных видов создаются на вывалах.

Однако, практически полное отсутствие в современных лесах среди с хорошо развитым ветровально-почвенным комплексом заставило нас искать оптимальные условия по влажности в более или ме-

Рис. 6.



0 1 2 3 м

1 2 3

4 5

Рис. 6. Мозаичность влажности на развалах деревьев граба (А) и влажности почвы в корнеобитаемом слое подраста в разных микроразделках (Б). А - градиенты по влажности: 1 - комель (8-10%), 2 - стволы почвы (13-15%), 4 - западина (20-30%), моховая подушка и перегнивающие стволы (30-40%). Б - влажность почвы на трансекте под пологом леса (крестики) и на развалах (точки). По горизонтали - трансекта в м, по вертикали - влажность в %.

нее искусственных условий, возникшие вследствие эксплуатации леса.

Многолетние наблюдения за особенностями возобновления древесных видов (численностью, измененностью) в грабовом лесу Каневского заповедника позволили найти подходящие условия по влажности для каждого вида: для липы, ясеня, вяза — это сытные ассоциации, для кленов остролистного и полевого — сытно-осоковые, для дуба, клена татарского, граба — осоково-мичликовые и осоковые ассоциации, для березы, ивы и осины — в любой из перечисленных ассоциаций особое микроместообитания в виде перегнивающих стволов деревьев, являющиеся резервуарами влаги. В дальнейшем при экспериментальных исследованиях отношения листовых деревьев к водообеспеченности подтвердилась правильность этого наблюдения (см. гл. 5).

1.2.6. Картографические методы выделения парцелл

Для составления прогноза развития модельного лесного массива Каневского заповедника было проведено его картирование с выделением в качестве картируемых единиц демультиплицированных парцелл. Картирование проводилось в два этапа. На первом этапе, на основе материалов типового лесоустройства, проводилось маршрутное обследование массива и отмечались основные варианты парцелл, их размеры, определялись доминанты и содоминанты по ярусам. Понятие "парцелла" использовалось в трактовке Н.В. Дымова (1969). Были внесены уточнения, связанные с характеристикой преобладающих возрастных состояний в популяционных локусах древесных видов. На втором этапе наиболее разнообразная в типологическом отношении часть массива была выбрана для сплошного парцеллярного картирования. В Каневском заповеднике парцеллярная съемка проводилась на площади 658,1 га в масштабе 1:5000 (рис. 22, А, гл. 7).

Съемка осуществлялась маршрутным методом по ходовым линиям. В качестве ходовых линий использовали квартальные просеки, дороги, таксационные визиры. Расстояние между ходовыми линиями до 50 м. Таксационные визиры промерялись вешками через каждые 50 м. На карту наносили каждый однородный контур площадью не менее 1000 м², для каждого контура составлялся список деревьев, кустарников по ярусам, а также трав. У деревьев и кустарников определяли господствующее возрастное состояние (по ярусам) и количественное участие каждого вида в каждом ярусе в баллах по шкале покрытия - общия Н.С. Браун-Бланке (цит. по Б.М. Миркин и др., 1989). Доминирующими считались виды с покрытием 50% и более (баллы 4 и 5), содоминирующими - с покрытием более 5% (баллы 2 и 3). В травяном покрове определяли общее проективное покрытие и количественное участие видов по той же шкале.

Ярусное членение картируемого массива проводили с учетом ярусной структуры менее нарушенных широколиственных лесов правобережья Днепра. В таких лесах I ярус составляют средневозрастные и старые генеративные особи деревьев первой величины: дуб черешчатый, ясень обильновенный, липа сердцевидная, клен остролистный, береза бородавчатая, осина; II ярус - генеративные особи деревьев второй величины: граб обильновенный, клен полевой, ильмовые и молодые генеративные особи деревьев первой величины; III ярус - виргинильные особи всех древесных видов и генеративные особи кустарников; IV ярус - иматурные особи всех деревьев и виргинильные особи кустарников; V ярус - иматурные особи первой подгруппы и ювенильные особи деревьев, кустарников. Сюда же включены все травы.

В сильно нарушенных лесах средневозрастные и старые генеративные особи первой величины могут отсутствовать. В этом случае

выделяется верхний ярус из наиболее высоких деревьев второй величины. По составленной карте в ходе лесоустройства была определена площадь каждого контура. Контуры с одинаковыми доминантами и содоминантами в каждом ярусе объединяли в один вариант парцелл (рис. 22, Б, гл. 7). Последующая генерализация карты демультиплицированных парцелл отражена в серии карт. Карта древесного полога составлена путем объединения парцелл с одинаковым составом I, II или верхнего яруса (рис. 22, В, гл. 7). Карта подроста с одинаковым III и IV ярусами (рис. 22, Г, гл. 7). Карта травяного покрова - объединяет парцеллы с одинаковыми доминантами трав (рис. 22, Д, гл. 7).

Глава 2. АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИХ ОТНОШЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ К СВЕТУ

Предварительный анализ большого числа признаков, характеризующих отношение лиственных деревьев к свету, позволил выделить небольшую их совокупность наиболее доступную для определения при массовом сборе материала в полевых условиях. Рассмотрим эти признаки более подробно.

Среднегодовой прирост биомассы

Как было показано в главе I, основу дифференцированного подхода к оценке реакции растений на количество ФАР составляют представления о световой кривой фотосинтеза и световой кривой продуктивности. При выборе интегральных критериев отношения лиственных деревьев к свету мы остановились на характеристиках световой кривой продуктивности, поскольку эта кривая отражает продукционный процесс всего организма и определяет область освещенности, в пределах которой продуктивность меняется от минимальной до максимально возможной (Цельникер, 1978).

Многочисленными исследованиями установлено, что у большинства лиственных деревьев максимальное накопление биомассы достигается при полной освещенности, поскольку они обладают взаимозатеняемой листвой (Карнов, 1969; Лир и др., 1974; Алексеев, 1975; Карманова, 1976; Цельникер, 1978).

Опираясь на представления о световой кривой продуктивности, можно предположить, что видоспецифическая среднегодовая величина прироста биомассы (продуктивность), реализуемая в условиях свободного роста в питомнике при достаточном водоснабжении, отражает потенциальные возможности растения в использовании полного света. Разница между видами в приросте биомассы обусловлена видовыми особенностями структуры фотосинтетического аппарата

(см. главу 3). Таким образом, среднегодовой прирост биомассы, определенный у деревьев в условиях полной освещенности, может расцениваться как характеристика относительного светового обеспечения.

Минимальный среднегодовой прирост биомассы, определенный у особей пониженной жизнеспособности при минимальном уровне ФАР, близком к точке компенсации, может быть использован для анализа теневыносливости древесных видов (Полыкова, Евстигнеев, 1982). Это подтверждается физиологическими исследованиями. Так, показано, что теневыносливые виды с малой продуктивностью (приростом биомассы) отличаются невысоким темповым дыханием, поэтому положительный баланс может поддерживаться при более низкой интенсивности света (Цельникер, 1978; Wallace, 1988). Напротив, менее теневыносливым видам с высокой продуктивностью свойственна высокая интенсивность дыхания, поэтому положительный баланс вещества может поддерживаться только при относительно высокой интенсивности света. Таким образом, чем ниже среднегодовой прирост биомассы у особей под пологом леса, тем ниже световой компенсационный пункт вида и выше его теневыносливость.

Однако этот показатель, минимальный среднегодовой прирост биомассы, применим лишь для выделения групп видов со сходным физиологическим механизмом выработки теневыносливости. Ограниченность применения этого показателя, видимо, связана с тем, что продуктивность растений под пологом леса зависит также от видо-специфичной эффективности использования энергии ФАР на фотосинтез (Тослинг, 1977, 1984; Цельникер, 1978). Так, древесные виды, живущие при низкой освещенности, могут иметь больший прирост биомассы, чем виды, живущие при относительно большом потоке ФАР. Например, восточный клен остролистый, приживающийся в наиболее

тенных частях в ценозов, отличается большим приростом биомассы, нежели кивильных граб, живущих при большей освещенности, но характеризующийся меньшим приростом биомассы (табл. 10, 11). Поиск признаков показал, что более тонкую дифференциацию видов по степени теневыносливости дает другой показатель - световой минимум подроста.

В работе среднегодовой прирост биомассы особей рассчитывался по следующей формуле:

$$\text{среднегодовой прирост биомассы особи (продуктивность)} = \frac{\text{масса многолетних частей растения}}{\text{возраст}} + \text{масса листьев}$$

Световой минимум подроста

Световой минимум отражает уровень ФАР, при котором еще возможен положительный баланс между образованием органического вещества при фотосинтезе и тратами его на необходимые для жизни растения статьи расхода (Алексеев, 1975). При этом подразумевается, что этот небольшой положительный баланс обеспечивает выживание подроста. Видно, конкретные значения светового минимума подроста характеризуют освещенность в точке компенсации для всего организма.

Определение светового минимума растений проводилось неоднократно (Вальтер, 1974; Алексеев, 1975; Бу Ван Че, 1983). Однако, как уже отмечалось, эти исследования касались ограниченного числа видов и не всегда учитывали возрастную изменчивость потребности в ФАР. Световой минимум относительно легко определяется в полевых условиях. При этом необходимо соблюдать следующие правила: 1) подбирать участки, где плотность стояния подроста такова, что их побеговые и корневые системы не перекрываются. В этом случае конкурентное влияние соседних особей сведено к мини-

му, 2) особи выбирать с минимальными годичными приростами последних лет жизни (приложение 3), 3) пользоваться экологическими шкалами для каждого вида, подбирать особи в оптимальных условиях по влажности и минеральному питанию (см. гл. 5). Для определения светового минимума подроста, там, где это возможно, целесообразно использовать карты, отражающие суточную динамику освещенности (см. главу I). В нашей работе световой минимум подроста определяли люксметром Л-116 над подобранными особями каждый час с 9⁰⁰ до 18⁰⁰ в течение нескольких солнечных дней в июле-августе 1988 и 1989 гг. Одновременно измеряли полную освещенность на открытом пространстве. Значения освещенности над особями выражали в процентах от полной и усредняли за весь интервал времени. Поскольку определить сезонную динамику освещенности над каждой особью не представляется возможным, то в работе световой минимум подроста определяли в середине лета, когда листья верхнего полога леса имели максимальное развитие. В связи с этим данные по освещенности, приведенные в табл. II, не характеризуют потока ФАР за весь вегетационный сезон. Однако для выявления роли вида в сообществе важно знать не столько абсолютные величины ФАР в конкретных точках, сколько положение вида в шкале теневыносливости относительно друг друга.

Степень светолюбви и теневыносливости растений зависит от их физиологических и структурных особенностей, используя которые можно объяснить различия между видами в светопотребности. Рассмотрим признаки, используемые для описания этих особенностей.

Удельная плотность листьев (УПЛ) и нетто-ассимиляция

Отношение растений к свету может быть оценено непосредственными физиологическими показателями, например, таким как интенсивность ассимиляции (Любименко, 1908, 1924; Иванов, Коссович, 1930;

Малкина и др., 1970). Однако, несмотря на всю ценность этого показателя, имеющихся данных недостаточно для анализа отношения растений к свету, поскольку ни одна из работ не охватывает все виды растений, принадлежащие одной сингузии. Для получения такого массового материала необходимо использовать косвенные показатели. Рассмотрим возможные из них.

Удельная плотность листьев (термин предложен Каллис и др., 1974) — это абсолютно сухой вес единицы площади листа (1 см^2 или 1 дм^2). К настоящему времени накоплен обширный материал, показывающий, что различия в УПЛ видоспецифичны и могут успешно применяться при анализе отношения растений к свету (Каллис, Сибер, Тооллинг, 1974; Ананьева и др., 1976; Царевская, 1976; Ананьева, Кашкарова, 1978; Кашкарова, 1978; Лутков, Полякова, 1982; Расулов, Асроров, 1982). УПЛ легко определяется в полевых условиях и является достаточно хорошим экологическим показателем, отражающим функцию фотосинтеза на уровне единицы площади листа. Так, эстонскими исследователями установлена связь УПЛ с потенциальной интенсивностью фотосинтеза, т.е. интенсивностью фотосинтеза при световом насыщении. Листья с высокими значениями УПЛ, имея более сложную структуру тканей, характеризуются более высокой интенсивностью фотосинтеза (Каллис и др., 1974). Максимально возможные значения УПЛ косвенно отражают верхний предел световой адаптации листьев растения. По минимальным значениям УПЛ под пологом леса можно косвенно судить о минимальном уровне радиации, при котором обеспечивается существование листьев. По-видимому, этот уровень близок к компенсационной точке листьев по ФАР (Ананьева и др., 1976).

Таким образом, определяя значения УПЛ в контрастных по освещенности условиях, можно охарактеризовать нижний и верхний предел световой адаптации листьев у разных видов деревьев.

Поскольку значения УЩИ меняются в пределах одной особи (например, листья разных частей кроны), в онтогенезе растения и в зависимости от экологических факторов, то для получения сравнимых данных листья лучше брать у растений одного возрастного состояния или возраста (в зависимости от задач исследования) с лидерного побега дерева в верхней части кроны в сходных экологических ситуациях. Так как вес отдельной выскочки подвержен случайным изменениям, то во всех случаях необходимо анализировать средние значения выборки.

В.Л.Цельникер (1978) предложила формулу зависимости интенсивности фотосинтеза ($P_{\text{макс.}} \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{час}^{-1}$) от УЩИ:

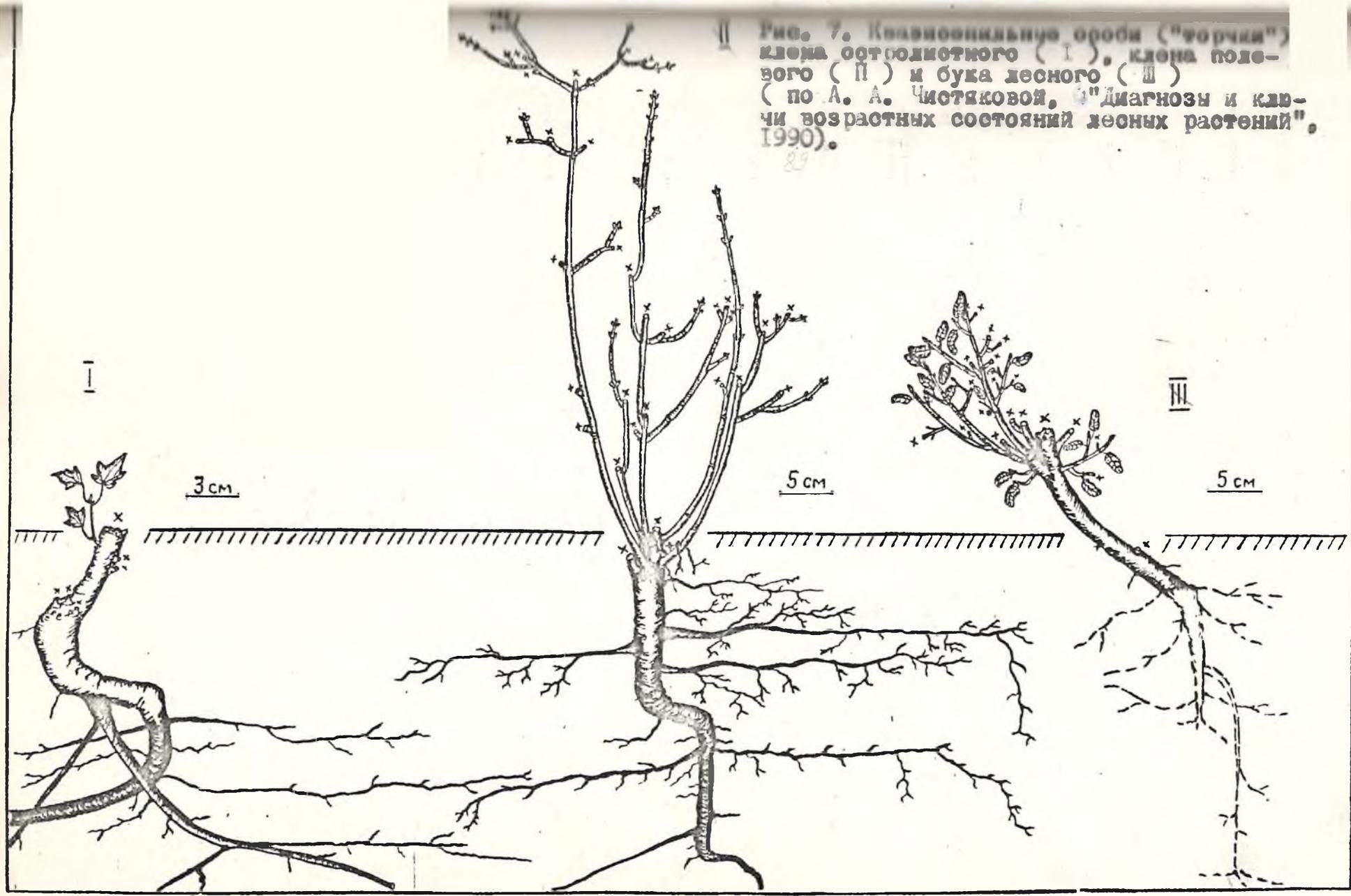
$$P_{\text{макс.}} = -4.2 + 31.8 \times \text{УЩИ},$$

где УЩИ - сухой вес 1 дм^2 в граммах. По этой формуле нами была рассчитана $P_{\text{макс.}}$ у всех изученных видов в разных возрастных состояниях и экологических условиях.

Удобным показателем оценки интенсивности использования энергии растением является нетто-ассимиляция (NAR). NAR - это скорость накопления органического вещества в растительных тканях на единицу площади листьев, за вычетом того органического вещества, которое использовалось при дыхании растений за изучаемый период (Карманова, 1976). Видимо, NAR можно использовать в качестве косвенной характеристики ассимиляционной способности растений, что и делают многие исследователи (см.: Лип, Полюстер, Фидлер, 1974). При массовых экологических исследованиях в сообществах удобнее рассчитывать за весь вегетационный сезон, поэтому в нашей работе NAR вычислялась как отношение прироста биомассы за сезон к площади листьев.

1) $P_{\text{макс.}}$ - интенсивность фотосинтеза на плато световой кривой фотосинтеза.

Рис. 7. Ключевые оорби ("ворчки")
клена остролистного (I), клена поле-
вого (II) и бука лесного (III)
(по А. А. Чистяковой, "Диагнозы и клю-
чи возрастных состояний лесных растений",
1990).



Этот показатель можно рассчитывать на единицу фотосинтезирующей массы, но тогда он будет косвенной характеристикой не единицы площади листа, а другой фотосинтезирующей структуры — фотосинтетической единицы, если предположить уменьшение фотосинтезирующей массы до величины, соответствующей массе фотосинтетической единицы (Расулов, Асроров, 1982).

Масса и площадь листьев

Показателями размеров фотосинтетической светособирающей системы целого организма являются площадь и масса листовой поверхности. Физиологическими исследованиями показано, что среднегодовой прирост биомассы, т.е. продуктивность особи коррелирует с площадью и массой листьев. Тогда как интенсивность фотосинтеза, рассчитанная на единицу площади листа, не коррелирует с продуктивностью особи (Мокроносков, 1981; Wallace, 1988). По этим причинам из двух растений более продуктивным может оказаться то, которое отличается менее интенсивным фотосинтезом единицы площади листа, но формирует большую ассимиляционную поверхность. Таким образом, количественные значения массы и площади листьев помогут объяснить различия в продуктивности лиственных деревьев.

Структура кроны

О приспособленности растений к тому или иному режиму ФАР можно судить по характеру кроны. По наблюдениям H.S. Horn (1971) и L.L. Wallace (1988) особи в подросте теневыносливых видов имеют кроны плоской формы. Это достигается тем, что растения формируют длинные, горизонтально расположенные побеги, на которых листья размещены в горизонтальной плоскости. Все это позволяет растениям использовать скудные потоки света и улавливать солнечные блики с большей поверхности. Напротив, особи светолюбивых

видов имеют многоярусную крону. Ветви у этих видов с более мелкими листьями отходят от ствола под острым углом. Большая ажурность таких ветвей приводит к тому, что свет ослабляется постепенно и позволяет дереву развивать крону в вертикальном направлении. Эффективность работы таких крон выше при больших плотностях света. Все это дало основание Х.С.Горку (1971) выделить группу видов с однослойным (*monolayers*) и группу видов с многослойным (*multilayers*) расположением листьев.

Подход Х.С.Горна к анализу структуры кроны позволил в этой работе объяснить разную степень теневыносливости древесных видов и раскрыть экологический смысл изменения формы крон отдельных видов от вертикально вытянутых до горизонтальных при ослаблении потока ФАР.

Способность переходить в квазисенильное состояние

Квазисенильность — явление морфологической имитации сенильности, возникающее у растений в экологически и фитоценозически неблагоприятных условиях (Смирнова и др., 1984; Смирнова, 1987). Квазисенильные особи — это растения, способные длительно находиться на низком уровне жизнестойкости и омолаживаться при улучшении условий существования.

Из-за светового голода у них отмирает значительная часть надземных осей. Соответственно, уменьшаются количества делящихся органов и потребность в свете. В подземных частях таких растений остается конлоподий, представляющий собой орган, сформированный из разросшихся базальных частей надземной оси и базальной части главного корня. Конлоподий содержит множество спящих почек, из которых могут развиться новые побеги. Надземные побеги могут многократно отмирать, а на их месте остаются пеньки (рис. 7). Периодическое отторжение части делящихся органов позволяет растению

сохранить положительный баланс органического вещества, уменьшить потребности в свете и существенно продлить жизнь под пологом леса при ограниченном потоке ФАР.

Среди экзогенных факторов, определяющих переход растений в квазисенильное состояние, в настоящее время наиболее четко выявлена роль низкой освещенности и в меньшей степени конкуренции за элементы минерального питания (Белостоков, 1980; Чистякова, 1979; Смирнова и др., 1984; Смирнова, 1987; Евстигнессев, 1988).

Подводя итоги этой главы, можно отметить следующее:

Использование представлений физиологов и экологов о световой кривой продуктивности организма дает возможность выбора наиболее значимых признаков, характеризующих реакцию растений на количество ФАР. Одна часть этих признаков относится к организменному уровню (среднегодовой прирост биомассы, площадь и масса листьев, длительность жизни в квазисенильном состоянии и др.), другая — к суборганизменному (УПК, нетто-ассимиляция и др.).

Среди этих признаков, в первую очередь, целесообразно рассмотреть среднегодовой прирост биомассы (или продуктивность). Видоспецифичная величина среднегодового прироста биомассы, реализуемая в условиях свободного роста в питомнике, при достаточном водоснабжении, по всей вероятности, отражает потенциальные возможности особи в использовании полного света. Следовательно, она может рассцениваться как характеристика относительного светолюбия особи. Минимальная величина среднегодового прироста биомассы, при которой еще возможно выживание особей в условиях светового минимума, может быть опробована в качестве характеристики теневыносливости особей. Оценка вклада остальных перечисленных признаков в определение светолюбия и теневыносливости растений может быть определена с помощью корреляционного анализа.

Разность между максимальными и минимальными величинами среднегодового прироста биомассы может быть рассмотрена как характеристика диапазона продукционных возможностей вида.

Глава 3. ШКАЛЫ СВЕТОЛЮБИЯ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ

При изучении светолюбия лиственных деревьев были проанализированы количественные значения признаков, рассмотренных в главе 2, у особей, выросших в питомниках: в основном пункте исследования (Каневский заповедник) и в дополнительных - Черкасской, Кировоградской и Воронежской областях. При разработке шкал светолюбия в качестве ведущего признака выбран среднегодовой прирост биомассы, остальные признаки рассматривались как дополнительные.

Для учета возрастной изменчивости так же, как тенсовыносливости и диапазона продукционных возможностей (ДПВ), особи каждого вида были сгруппированы в возрастные группы. При характеристике светолюбия для каждого возрастного состояния даны пределы календарного возраста. Для исследованных лиственных деревьев (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Полгинаева, 1985; Куткина, 1987) в литературе многократно продемонстрировано наличие положительных корреляций между возрастным состоянием (биологическим возрастом) и календарным возрастом у особей с нормальной (высокой) жизнеспособностью. Именно такие особи анализировались при изучении светолюбия. При характеристике тенсовыносливости, напротив, четко выявляется несоответствие между биологическим и календарным возрастом, что чрезвычайно характерно для особей крайне низкой жизнеспособности (Воронцова и др., 1978; Чистякова, 1979; Коженикова, 1982; Смирнова и др., 1984; Евстигнеев, 1988). Ведущая роль биологического возраста в возрастной дифференциации популяций растений показана в главе I.

Определение статистически достоверных значений среднегодовых приростов биомассы у 11 видов деревьев дало возможность построить ряды по убыванию светолюбия для особей от ювенильного до молодого генеративного состояний (табл. 3). Для средневозрастных

Таблица 3

Шкалы светодобля, построенные на основе среднегодовых приростов биомассы (см. табл. 4, 5, 6, 7, 8).
Светодобле убывает сверху вниз

В о з р а с т н е е состояние и пределы календарного возраста

| j (1-3 года) | im_1 (4-6 лет) | im_2 (7-10 лет) | v (11-20 лет) | g_1 (21-30 лет) | g_2 (31 и более)* |
|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Клен остролистный | Вяз шершавый | Ива козья | Осина | Осина | |
| Ясень обыкновенный | Клен остролистный | Вяз шершавый | Вяз шершавый | Береза бородавчатая | |
| Дуб черешчатый | Ясень обыкновенный | Осина | Ива козья | Вяз шершавый | |
| Вяз шершавый | Береза бородавчатая | Береза бородавчатая | Береза бородавчатая | Ива козья | Дуб черешчатый |
| Липа сердцевидная | Дуб черешчатый | Дуб черешчатый | Дуб черешчатый | Дуб черешчатый | Ясень обыкновенный |
| Клен татарский | Ива козья | Клен остролистный | Ясень обыкновенный | Ясень обыкновенный | Липа сердцевидная |
| Клен полевой | Липа сердцевидная | Ясень обыкновенный | Клен остролистный | Липа сердцевидная | Клен остролистный |
| Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Липа сердцевидная | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Вяз шершавый |
| Береза бородавчатая | Осина | Граб обыкновенный | Липа сердцевидная | Клен остролистный | Граб обыкновенный |
| Ива козья | Клен полевой |
| Осина | Клен татарский | Клен татарский | Клен татарский | Клен татарский | |

- 50 -

* - Ряд построен на основе таблиц хода роста (Моисеенко, 1955а, б; Карпов, 1956; Логунов, Моисеенко, 1959; Козловский, Павлов, 1967; Лозовой, 1978).

генеративных особей этот ряд был построен по литературным данным (см. примечание к табл. 2). Шкалы светолюбия, разработанные на основе определения среднегодовых приростов биомассы в условиях свободного роста, отражают различия видов в использовании полного света. Среднегодовой прирост биомассы особей в этих условиях характеризует верхний предел продукционных возможностей растения. Механизмы использования света для образования продукции на уровне особи могут быть поняты, если проанализировать такие признаки, как масса и площадь листьев особей (см. табл. 4-8). В процессе обработки материала обнаружена тесная положительная связь между значениями среднегодовых приростов биомассы и массой листьев и их площадью (приложение 10). Механизмы использования света на суборганизменном уровне раскрываются на основании анализа таких показателей, как величины УИИ, интенсивности фотосинтеза и нетто-ассимиляции (см. табл. 4-8). Последние могут как положительно коррелировать со среднегодовыми приростами биомассы (и тогда они могут быть использованы для объяснения причин высокой или низкой продуктивности), так и не проявлять тесной связи (в таком случае причины высокой или низкой продуктивности надо искать в другой плоскости). Более детально сложные корреляционные отношения между признаками разных уровней организации и их использования для объяснения положения видов в шкалах светолюбия рассмотрены ниже на конкретных примерах.

Положение видов в шкалах светолюбия достаточно изменчиво, поэтому выделить группы не всегда возможно. Ниже приводится описание изменения светолюбия в ходе онтогенеза исследованных видов.

Клен остролистный. На ранних этапах онтогенеза (в $j, \text{шт}_1$ - состояниях) для него характерна наибольшая степень светолюбия, чему способствует относительно большая поверхность листьев (табл.

Таблица 4

Биоморфологические показатели ювенильных особей листовенных деревьев, выросших на питомнике при регулярном поливе. Возраст - 1-3 года. Каневский заповедник

| В и д ы | Уровни исследования фотосинтетического аппарата | | | | | | |
|---------------------|---|-------------------|-----------------------------------|-------------------------|--|--|-------------|
| | Организменный (особь) | | | Суборганизменный (лист) | | | |
| | Среднегодовой прирост био-массы, г | Масса листь-ев, г | Площадь листь-ев, см ² | УПЛ, мг/дм ² | Интенсив-ность фо-тосинтеза на плато мгСО ₂ /дм ² час* | Нето-ассимиляция мг/см ² .год | мг/мг.год |
| $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | |
| Клен остролистный | ① 18,2±2,9 | ⑥ 6,03±1,28 | ⑨ 922±196 | 654±24 ⑥ | 16,6 | ④ 20,8±1,3 | ⑥ 3,16±0,18 |
| Ясень обыкновенный | ③ 14,2±1,6 | ② 4,03±0,63 | ④ 406±61 | 975±26 ① | 26,8 | ② 36,5±3,4 | ② 3,74±0,35 |
| Дуб черешчатый | ③ 14,2±1,5 | ④ 2,77±0,37 | ⑤ 392±52 | 750±19 ② | 19,7 | ① 39,3±3,0 | ① 5,57±0,43 |
| Вяз шершавый | II, 1±2,1 | ③ 3,96±0,62 | ③ 581±100 | 707±20 ④ | 18,3 | ⑥ 20,5±3,0 | ② 2,92±0,39 |
| Липа сердцевидная | 8,4±2,9 | ⑤ 2,67±0,60 | ⑤ 515±125 | 507±24 ③ | 11,9 | ② 15,9±1,3 | ③ 3,13±0,25 |
| Клен татарский | 8,1±1,0 | ⑥ 2,18±0,35 | ⑥ 324±54 | 712±24 ③ | 18,4 | ④ 25,6±1,9 | ④ 3,70±0,19 |
| Клен полевой | 4,7±0,7 | ⑦ 1,69±0,28 | ⑦ 257±40 | 666±23 ⑤ | 17,0 | ⑦ 18,4±0,8 | ⑤ 2,76±0,13 |
| Граб обыкновенный | 1,3±0,4 | ⑧ 0,50±0,10 | ⑧ 74±11 | 650±14 ⑦ | 16,5 | ③ 29,8±2,9 | ⑤ 3,63±0,40 |
| Береза бородавчатая | 1,1±0,3 | ⑩ 0,40±0,08 | ⑩ 71±17 | 569±32 ⑧ | 12,6 | ⑨ 14,5±1,0 | ⑩ 2,64±0,23 |
| Ива козья | 0,8±0,1 | ⑨ 0,50±0,07 | ⑧ 115±15 | 440±6 ⑪ | 9,8 | ⑪ 7,1±0,2 | ⑪ 1,62±0,06 |
| Осина | 0,4±0,1 | ⑪ 0,20±0,00 | ⑪ 45±7 | 492±49 ⑩ | 11,5 | ⑩ 7,5±0,4 | ⑩ 1,74±0,08 |

* - Здесь и в следующих таблицах этот показатель рассчитан по формуле Ю.Л.Цельникер (см. главу 2).

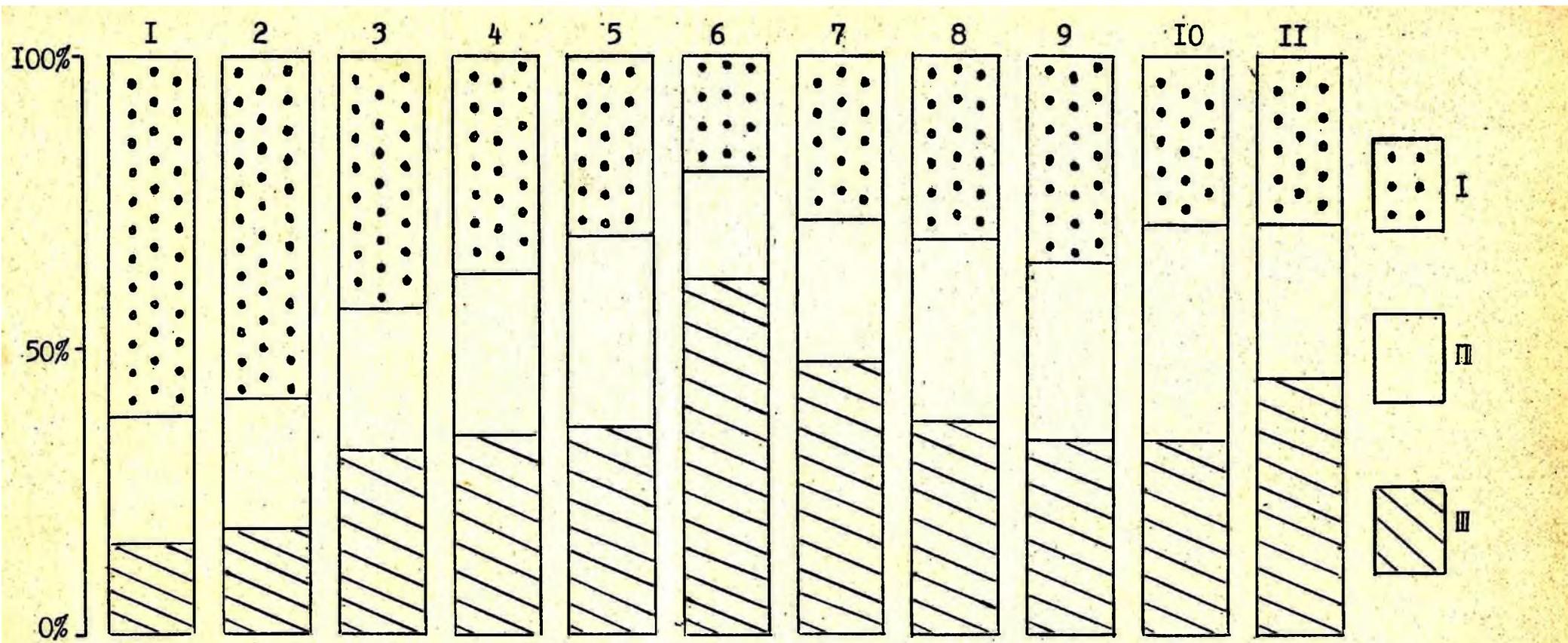


Рис. 8.² Процентное соотношение массы листьев (I), корней (III) и стеблей (II) у сеянцев лиственных деревьев первого года, выращенных на питомнике.

Виды: 1- ива козья, 2- осина, 3- береза, 4- вяз, 5- граб, 6- дуб, 7- ясень, 8- клен остролистный, 9- клен полевой, 10- липа, II- клен татарский.

4). Однако, уже в im_2 -состоянии клен остролистный по светолюбию превосходят вяз, ива, осина, береза, дуб (табл. 3, 5, 6). В молодом генеративном состоянии (возраст 21 год и более) клен остролистный в рядах светолюбия занимает одно из последних мест. Причина слабого светолюбия этого вида во взрослом состоянии - в низкой интенсивности фотосинтеза (табл. 8).

Вяз шершавый. В первые годы жизни вяз уступает первые места по светолюбию клену остролистному, ясеню и дубу (табл. 3), что, возможно, связано с малым количеством пластических веществ в семени. Однако, очень высокий темп развития, особенно быстрый рост поверхности листьев и толщины листовой пластинки, позволяют вязу с im_1 -состояния занять первое место в шкалах светолюбия. В виргинильном состоянии он уступает лидирующее положение по светолюбию более реактивным видам - иве, осине, березе. С пятидесятилетнего возраста он начинает стареть и по светолюбию уступает конкурентным (дуб, ясень) и толерантным (липа, клен остролистный) видам, которые в этом возрасте начинают проявлять максимальную фитоценологическую активность.

Береза, осина, ива. Эта группа видов по онтогенетической изменчивости светолюбия сходна с вязом шершавым (табл. 3). В первые годы жизни из-за малого запаса питательных веществ в семени они развивают слабый фотосинтетический аппарат: по площади и массе листьев, УЛЛ, интенсивности фотосинтеза и нетто-ассимиляции их сеянцы уступают широколиственным видам и замыкают ряд светолюбия (табл. 4). Однако, уже в это время они направляют основной поток ассимилятов в листья (рис. 8). Так, у этих видов долевое участие биомассы листьев составляет до 62% в общем балансе органического вещества сеянца, тогда как у других видов гораздо меньше: от 35% у клена полевого до 1% у дуба. Это обстоятельство чрезвычайно важно для быстрорастущих видов, поскольку обес-

Таблица 5

Биоморфологические показатели m_2 особей лиственных деревьев, выросших на питомнике при регулярном поливе. Возраст - 4-6 лет. Каневский заповедник

| В и д ы | Уровни исследования фотосинтетического аппарата | | | | | | |
|---------------------|---|-----------------------|---------------------------------------|---------------------------|--|---|-----------------|
| | Организмальный (особь) | | | Суборганизмальный (лист) | | | |
| | Среднегодо- вой прирост биомассы, г | Масса лис- тьев, г | Площадь листьев, м ² | УФП мг/дм ² | Интенсив- ность фото- синтеза на плато мгСО ₂ /дм ² час | НЕТТО-АССИМИЛЯЦИЯ мг/см ² .год мг/мг.год | |
| $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | |
| Вяз шершавый | 1112 \pm 122 | 436 \pm 50 | 5,82 \pm 0,78 | ② 848 \pm 50 | 22,8 | ① 19,56 \pm 1,49 | 2,59 \pm 0,19 |
| Клен остролистный | 342 \pm 54 | 152 \pm 20 | 2,61 \pm 0,42 | ⑧ 664 \pm 18 | 16,9 | ⑧ 13,38 \pm 0,83 | 2,32 \pm 0,11 |
| Ясень обыкновенный | 245 \pm 31 | 121 \pm 15 | 1,85 \pm 0,24 | ④ 799 \pm 20 | 21,2 | ⑤ 14,07 \pm 0,57 | 2,12 \pm 0,08 |
| Береза бородавчатая | 154 \pm 16 | 86 \pm 9 | 1,24 \pm 0,14 | ⑥ 691 \pm 18 | 17,8 | 11 12,89 \pm 0,41 | 1,83 \pm 0,06 |
| Дуб черешчатый | 130 \pm 14 | 55 \pm 9 | 0,70 \pm 0,08 | ⑩ 858 \pm 13 | 23,1 | ② 19,27 \pm 0,77 | 2,40 \pm 0,10 |
| Ива козья | 118 \pm 21 | 66 \pm 13 | 0,89 \pm 0,15 | ④ 791 \pm 34 | 21,0 | 7 13,66 \pm 0,90 | 1,83 \pm 0,10 |
| Липа сердцевидная | 71 \pm 7 | 30 \pm 3 | 0,53 \pm 0,06 | 11 576 \pm 24 | 14,1 | 9 13,15 \pm 0,60 | 2,27 \pm 0,07 |
| Граб обыкновенный | 62 \pm 8 | 34 \pm 5 | 0,47 \pm 0,07 | ⑤ 768 \pm 14 | 20,2 | ④ 14,36 \pm 0,70 | 1,97 \pm 0,07 |
| Осина | 54 \pm 16 | 32 \pm 9 | 0,42 \pm 0,09 | ⑦ 683 \pm 14 | 17,5 | 10 11,80 \pm 0,59 | 1,75 \pm 0,07 |
| Клен полевой | 38 \pm 6 | 18 \pm 3 | 0,28 \pm 0,05 | ⑤ 663 \pm 20 | 16,9 | 6 13,88 \pm 0,90 | 2,35 \pm 0,16 |
| Клен татарский | 15 \pm 2 | 6 \pm 1 | 0,10 \pm 0,01 | ⑩ 656 \pm 20 | 16,8 | ⑤ 16,40 \pm 0,90 | 2,59 \pm 0,12 |

печивает быстрое накопление биомассы. В связи с этим в последующие годы березе осине и иве свойственны, также как и вязу, высокие темпы развития. В семилетнем возрасте они имеют не только большую площадь ассимилирующей поверхности, но и высокую УП, что дает им значительные преимущества в использовании света и накоплении биомассы. Все это позволяет березе, осине и иве сравниться по светолюбью с вязом и сохранить лидирующее положение в шкалах до конца жизни (табл. 3).

Интересно отметить, что у 70-летней березы бородавчатой, растущей в лесном сообществе в Каневском заповеднике, в любой части кроны значения УП были в пределах от 785 до 921 мг/дм². Обычно такие значения УП свойственны особям, растущим на свободе (табл. 4-8). Этот факт свидетельствует об отсутствии у березы теневых листьев, что характерно для светолюбивых видов с ажурной кроной (Алексеев, 1975). Видимо, с этим свойством связана значительно более слабая лабильность световых кривых фотосинтеза березы (Малкина и др., 1970; Малкина, 1977), чем других видов деревьев.

В связи с этим, у березы происходит быстрое ослабление фотосинтетической деятельности листьев при их затенении подрастающими особями видов поздних стадий лесной сукцессии, ограничивающих приход ФАР к листьям березы. Неблагоприятный баланс фотосинтеза и дыхания нижних ветвей и ветвей внутри кроны определяет раннее старение березы в многовидовых ценозах.

Дуб черешчатый. В ювенильном возрастном состоянии по светолюбью он уступает только клену остролиственному и ясеню, а в ювенильном, в возрасте 4-6 лет, начинает уступать еще и реактивным видам - вязу, березе, осине, иве, поскольку у них существенно увеличивается площадь листьев (табл. 3, табл. 5-8). Однако после 80 лет,

Таблица 6

Биоморфологические показатели m_2 особей лиственных деревьев, выросших на питомнике при регулярном поливе. Возраст 7-10 лет. Каневский заповедник

| В и д ы | Уровни исследования фотосинтетического аппарата | | | | | | |
|---------------------|---|-----------------------|---------------------------------------|---------------------------|---|-------------------------|-----------------|
| | Организменный (особь) | | | Суборганизменный (лист) | | | |
| | Среднегодо- вой прирост биомассы, г | Масса ли- ствев, г | Площадь листвев, м ² | УЛЛ мг/дм ² | Интенсив- ность фо- тосинтеза на плато, мгСО ₂ /дм ² час | Нето-ассимиляция | |
| | | | | | | мг/см ² .год | мг/мг.год |
| $M \pm$ | $M \pm$ | $M \pm$ | $M \pm$ | $M \pm$ | $M \pm$ | $M \pm$ | |
| Ива козья | 5817 \pm 784 | 3810 \pm 597 | 49,87 \pm 6,33 | 917 \pm 20 | 25,0 | 11,66 \pm 1,74 | 1,53 \pm 0,12 |
| Вяз шершавый | 4570 \pm 825 | 2118 \pm 412 | 33,57 \pm 6,00 | 888 \pm 89 | 24,0 | 14,62 \pm 1,21 | 2,24 \pm 0,11 |
| Осина | 4380 \pm 228 | 1801 \pm 150 | 24,26 \pm 2,02 | 976 \pm 14 | 26,8 | 18,15 \pm 0,57 | 2,45 \pm 0,08 |
| Береза бородавчатая | 2727 \pm 632 | 1365 \pm 352 | 18,77 \pm 5,05 | 833 \pm 28 | 22,3 | 13,60 \pm 0,49 | 1,86 \pm 0,06 |
| Дуб черешчатый | 2027 \pm 230 | 772 \pm 140 | 10,18 \pm 1,89 | 148 \pm 122 | 32,3 | 21,49 \pm 2,45 | 2,82 \pm 0,30 |
| Клен остролистный | 1780 \pm 250 | 890 \pm 154 | 14,33 \pm 0,30 | 747 \pm 17 | 19,6 | 13,67 \pm 0,86 | 2,11 \pm 0,12 |
| Ясень обыкновенный | 1380 \pm 80 | 700 \pm 60 | 7,93 \pm 1,74 | 793 \pm 27 | 21,0 | 16,94 \pm 1,62 | 2,19 \pm 0,13 |
| Липа сердцевидная | 1318 \pm 250 | 681 \pm 170 | 11,50 \pm 0,31 | 620 \pm 24 | 15,5 | 12,89 \pm 0,95 | 2,07 \pm 0,09 |
| Граб обыкновенный | 851 \pm 153 | 418 \pm 89 | 6,61 \pm 0,99 | 749 \pm 30 | 19,6 | 13,15 \pm 1,27 | 2,13 \pm 0,14 |
| Клен полевой | 529 \pm 74 | 250 \pm 41 | 3,74 \pm 0,65 | 671 \pm 6 | 17,1 | 14,69 \pm 1,53 | 2,19 \pm 0,22 |
| Клен татарский | 106 \pm 19 | 73 \pm 14 | 1,17 \pm 0,22 | 616 \pm 8 | 15,4 | 9,08 \pm 0,11 | 1,47 \pm 0,02 |

В связи с интенсивным старением этих видов, дуб по светолюбию становится абсолютным лидером. Относительно высокое светолюбие дуба во всех возрастных состояниях, по сравнению с другими широколиственными видами, определяется высокой интенсивностью физиологических процессов — нетто-ассимиляции и фотосинтеза (табл. 4-8).

Ясень обыкновенный. Возрастная изменчивость светолюбия ясени аналогична таковой у дуба. В первые годы он, так же как и дуб, в шкалах светолюбия стоит после клена остролистного. Затем, после некоторых возрастных подвижек, он с 11 лет занимает устойчивое положение рядом с дубом.

Близость светолюбия этих видов определяется сходством в использовании света: высокая интенсивность фотосинтеза достигается за счет значительной УЛЛ (табл. 4-8), а не вследствие развития большой поверхности листьев.

Липа сердцевидная, граб обыкновенный, клен полевой и клен татарский. Во всех возрастных состояниях эти виды отличаются малым светолюбием. Общим свойством видов этой группы являются низкие УЛЛ, интенсивность фотосинтеза и нетто-ассимиляции. Расположение видов в этой совокупности постоянно меняется: клен татарский в первые три года обгоняет по светолюбию клен полевой и граб. В шкалах для растений старшего возраста он стоит в конце. Граб в большинстве шкал стоит сразу за липой. Некоторые преимущества в использовании полного света имеет липа: у нее относительно больше развита поверхность листьев. Наиболее существенные изменения с липой происходят после 50 лет, когда по характеру использования полного света она приближается к ясеню (табл. 3, табл. 6-8).

Таблица 7

Биоморфологические показатели \bar{X} -особей листовых деревьев, взрослых на питомнике.
Возраст II-20 лет. Каневский заповедник

| В и д ы | Уровни исследования фотосинтетического аппарата | | | | | | |
|---------------------|---|-------------------|---------------------------------|-------------------------|---|------------------|------|
| | Организменный (особь) | | | Суборганизменный (лист) | | | |
| | Средний прирост биомассы, кг | Масса листьев, кг | Площадь листьев, м ² | УПН мг/дм ² | Интенсивность фотосинтеза на плато, мгСО ₂ /дм ² .час | Нето-ассимиляция | |
| | | | | | мг/см ² .год | мг/кг.год | |
| Осина | 23,27 | 8,00 | 84,20 | ⑨ 950±19 | 26,0 | 27,57 | 2,96 |
| Вяз шершавый | 20,53 | 9,70 | 159,30 | ① 882±21 | 23,8 | 12,89 | 2,12 |
| Ива козья | 17,80 | 7,83 | 141,00 | ① 1078±8 | 30,1 | 12,16 | 1,67 |
| Береза бородавчатая | 10,11 | 5,30 | 81,04 | ② 871±9 | 23,5 | 12,47 | 1,91 |
| Дуб черешчатый | 7,78 | 3,40 | 41,17 | ③ 939±11 | 25,7 | 18,89 | 2,29 |
| Ясень обыкновенный | 6,54 | 3,11 | 49,97 | ⑥ 855±23 | 23,0 | 13,07 | 2,09 |
| Клен остролистный | 4,76 | 2,26 | 35,62 | ④ 774±22 | 20,4 | 13,40 | 2,11 |
| Граб обыкновенный | 3,86 | 1,49 | 26,78 | ⑦ 850±32 | 22,8 | 14,41 | 2,59 |
| Липа сердцевидная | 2,01 | 1,05 | 24,48 | ⑩ 692±15 | 17,8 | 8,21 | 1,91 |
| Клен полевой | 1,67 | 0,77 | 16,39 | ⑧ 696±17 | 17,9 | 10,15 | 2,22 |
| Клен татарский | 0,75 | 0,50 | 8,02 | " 671±44 | 17,1 | 9,33 | 1,50 |

Таблица 8

Биоморфологические показатели g_1 лиственных деревьев, выросших на залежах.
Возраст 21-30 лет.

| В и д ы | Среднегодовой прирост биомассы кг | Масса листьев, кг | Площадь листьев, м ² | УИИ, кг/дм ² | Интенсивность фотосинтеза на листе, кгСО ₂ /дм ² . час |
|---|--------------------------------------|----------------------|------------------------------------|----------------------------|---|
| Каневский заповедник Черкасской области | | | | | |
| Береза бородавчатая | 23,92±2,84 | 16,67±1,73 | 230,37±26,47 | 947±17 | 25,9 |
| Вяз шершавый | 16,05±1,54 | 11,34±1,08 | 144,31±13,80 | 1017±35 | 28,1 |
| Дуб черешчатый | 11,89±0,20 | 8,40±0,20 | 110,28±3,49 | 1022±27 | 28,3 |
| Липа сердцевидная | 9,75 | 5,95 | 98,67 | 765±17 | 20,1 |
| Клен остролистный | 7,75 | 5,03 | 89,79 | 714±13 | 18,5 |
| Клен полевой | 7,38 | 5,32 | 81,96 | 763±47 | 20,1 |
| Знаменское лесничество Кировоградской области | | | | | |
| Дуб черешчатый | 5,79±0,92 | 2,61±0,78 | 31,89±9,56 | | |
| Ясень обыкновенный | 5,27±0,72 | 3,04±0,55 | 43,48±7,82 | 951±21* | 26,0 |
| Липа сердцевидная | 4,40±0,32 | 2,72±0,31 | 45,80±5,56 | 765±17* | 20,1 |
| Грб обыкновенный | 4,28±1,22 | 2,41±0,78 | 36,00±9,98 | 822±12* | 21,9 |
| Клен остролистный | 3,94±0,40 | 1,99±0,40 | 35,51±4,84 | | |
| Клен полевой | 3,76±0,44 | 2,32±0,27 | 35,62±6,14 | | |

* Данные УИИ по Черкасской области.

Возвращаясь еще раз к изменению положения видов в рядах уменьшения светолюбия, можно наметить три группы видов с разными динамическими тенденциями: 1) виды, которые на начальных этапах онтогенеза выступают как лидеры и характеризуются наибольшим светолюбием: клен остролиственный, ясень, вяз. Первенство в использовании света у клена остролистного обусловлено ранним прорастанием его семян (проростки появляются на 1-2 месяца раньше других видов), что позволяет к летнему сезону сформировать относительно мощную корневую систему, а затем направить основное усилие на развитие поверхности листьев. Лидерство у вяза связано с быстрыми темпами увеличения ассимилирующей поверхности, а у ясеня - с высокими значениями УИИ и нетто-ассимиляции. Этот пример свидетельствует о том, что сходная результативность в использовании полного света может достигаться разными способами. Единство этой группы недолговечно: с $lt_2 - \nu$ - состояний они расходятся по разным группам; 2) виды, являющиеся аутсайдерами по светолюбию в начале жизни и лидерами в более позднем возрасте: ива, береза и осина. Причины их быстрого перемещения в шкалах рассмотрены выше; 3) виды с относительно постоянным светолюбием: дуб, липа, граб, клен полевой и клен татарский. В этой группе дуб характеризуется постоянным и достаточно высоким светолюбием, что, как было показано выше, достигается за счет высоких значений УИИ и нетто-ассимиляции. Липа, граб, клен полевой и клен татарский отличаются относительно низким светолюбием на протяжении большей части онтогенеза.

Некоторая условность выделенных групп имеет в своей основе вполне объективные причины: анализ приведенных таблиц (см. табл. 4-8) показывает, что практически по всем признакам исследованные виды образуют континуальные ряды. Эта континуальность свидетельствует о значительном перекрытии экологических ниш исследуемых

видов, что в свою очередь свидетельствует о значительной целостности древесной синузии как ценотической подсистемы.

Как было показано выше, анализ отношения древесных растений к свету и построение шкал были проведены по материалам Каневского заповедника. Затем, результаты исследований были подтверждены на материалах в других точках Среднего Приднепровья: в Черкасской и Кировоградской областях (см. приложение 4-1, 4-2, 4-3; табл. 8). Это дает возможность предложить данные шкалы как региональные для Среднего Приднепровья. Дополнительный материал, полученный в Воронежской области (приложение 4-4) дает возможность предположить, что шкалы могут быть использованы и в более широком диапазоне эколого-географических условий.

Выводы:

1. Свойство видов максимально полно использовать ФАР для образования продукции можно рассматривать как светолюбие.

2. В качестве интегрального показателя светолюбия целесообразно использовать среднегодовой прирост биомассы особей, выросших в условиях свободного роста.

3. Существует тесная положительная корреляционная зависимость между среднегодовым приростом биомассы и другими показателями отношения растений к свету на организменном уровне. Между среднегодовым приростом биомассы и показателями суборганизменного уровня положительная корреляционная связь как правило не наблюдается.

4. Разная скорость изменения в онтогенезе значений признаков, характеризующих отношение растений к свету, определяет постоянные перемещения видов в рядах по уменьшению светолюбия.

5. Повторение порядка видов в шкалах светолюбия в разных пунктах позволяет предложить их для регионального использования.

Глава 4. ШКАЛЫ ТЕНЕВЫНОСЛИВОСТИ И ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПОДРОСТА ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ ПОД ПОЛОГОМ ГРАБОВОГО ЛЕСА

Исследование особенностей развития подростка под пологом леса показало, что при недостатке света онтогенез дерева может завершиться в любом из возрастных состояний (рис. 9). Степень развития подростка определяется уровнем освещенности под пологом леса, а также видоспецифическим отношением растений к ограниченному потоку ФАР.

В начале проанализируем те процессы, которые происходят с увеличением возраста подростка при неизменной световой обстановке под пологом леса. Эти возрастные изменения являются общими для всех лиственных деревьев и лежат в основе их жизнедеятельности под пологом леса.

Для нормального развития подростка необходим положительный баланс органического вещества, когда в процессе фотосинтеза образуется гораздо больше пластических веществ, нежели тратится на дыхание (Малыгина и др., 1970; Князева и др., 1971; Цельшикер, 1978; Якишина, 1978). При этом у растений происходят процессы новообразования (появление ветвей новых порядков в корневой и побеговой системах), ведущие к увеличению поглощающей поверхности. Однако, если световая обстановка не улучшается, то у растений с возрастом неуклонно уменьшается положительный баланс органического вещества (Малыгина и др., 1970; Лип и др., 1974; Алексеев, 1975), т.е. увеличивается доля дышащих органов.

В качестве примера рассмотрим возрастные изменения соотношения массы фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих органов у кве-
льских особей клена остролиственного, выросших при 0,3% освещенности под пологом леса. В этих условиях в общей биомассе растений

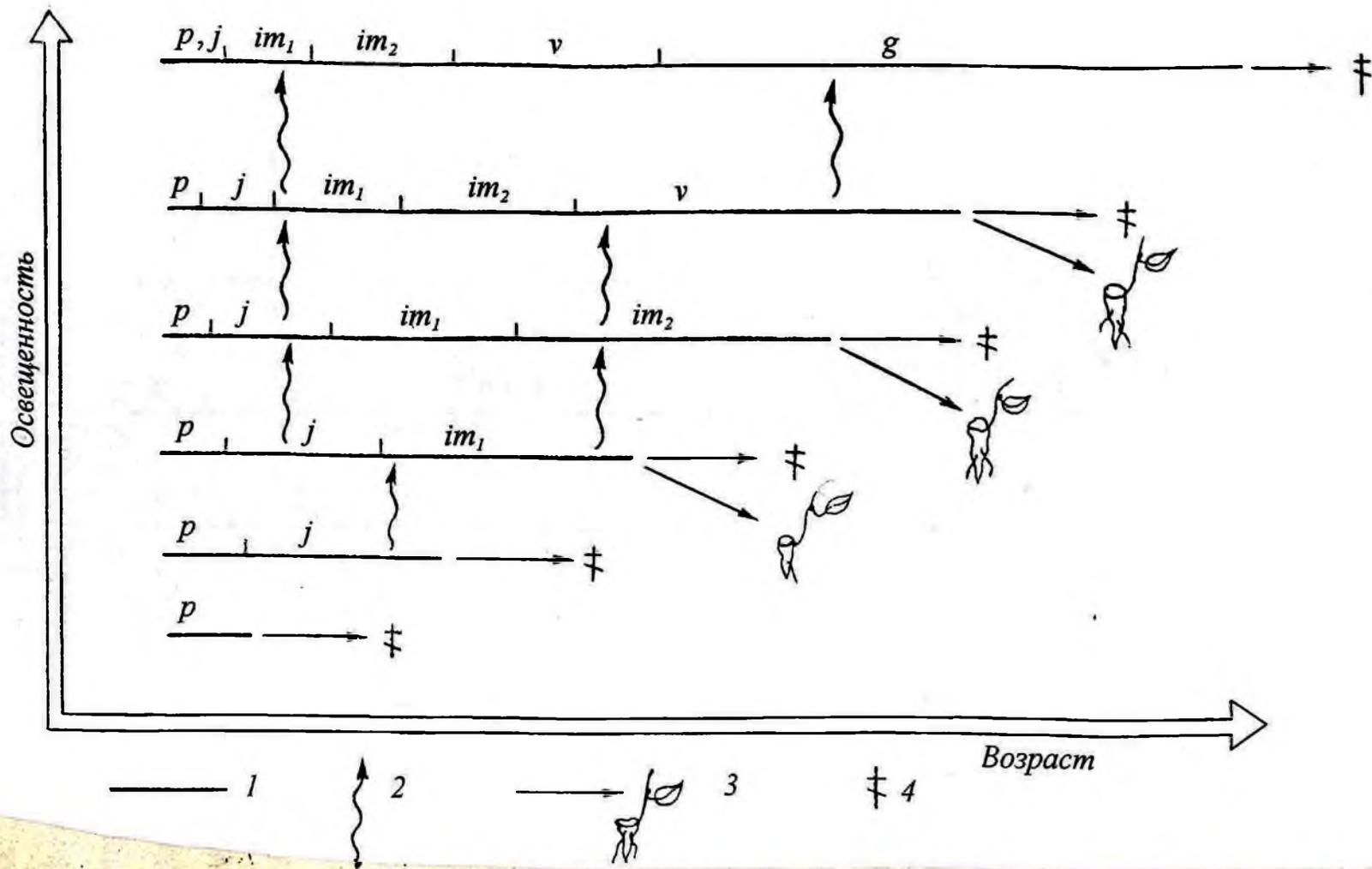


Рис. 9. Обобщенная схема онтогенеза лиственных деревьев под пологом леса в зависимости от освещенности. Возрастные состояния: p - проросток, j - ювенильное, im_1, im_2 - имматурное первой и второй подгруппы, v - виргинильное, g - генеративное. 1 - развитие при постоянном режиме освещенности (черточками отмечены границы между возрастными состояниями), 2 - переход из одного возрастного состояния в другое при улучшении световой обстановки, 3 - переход в состояние "торчка", 4 - гибель подростка.

с возрастом уменьшается доля листьев и увеличивается доля осевых органов (рис. 10). Уменьшение доли листьев отрицательно связывается на положительном балансе органических веществ. Об уменьшении положительного баланса пластических веществ косвенно можно судить по возрастному угасанию нетто-ассимиляции при ограниченном потоке ФАР (рис. II, А, табл. 9).

В итоге, наступает момент в жизни растения, когда баланс органического вещества становится равным нулю или даже отрицательным. Нулевой баланс органического вещества растения соответствует точке компенсации на световой кривой продуктивности. В этом случае все пластические вещества, образовавшиеся в процессе фотосинтеза, поглощаются делящимися органами и для дальнейшего развития растения таковых не остается. В этот момент процессы новообразования сменяются процессами разрушения, что проявляется в сокращении величин годичных приростов, уменьшении количества боковых осей и уменьшении ассимилирующей поверхности растения (табл. 9, рис. II, Б, Г).

Ход роста по высоте особи подростка под пологом леса при ограниченном и неизменном потоке ФАР может быть отражен S' -образной кривой (рис. II, В). На начальных этапах роста, когда мало еще делящихся органов и соответственно высок положительный баланс пластических веществ, у растения есть возможность для увеличения поглощающей поверхности. Это, естественно, ведет к усилению роста в высоту. На конечных стадиях с уменьшением положительного баланса наблюдается затухание роста в высоту, и кривая роста выходит на плато. Видно, S' -образная кривая является отражением возрастной динамики баланса органического вещества.

Таким образом, при низком уровне ФАР причина снижения жизнеспособности и гибели подростка лежит в истощении растений вслед-

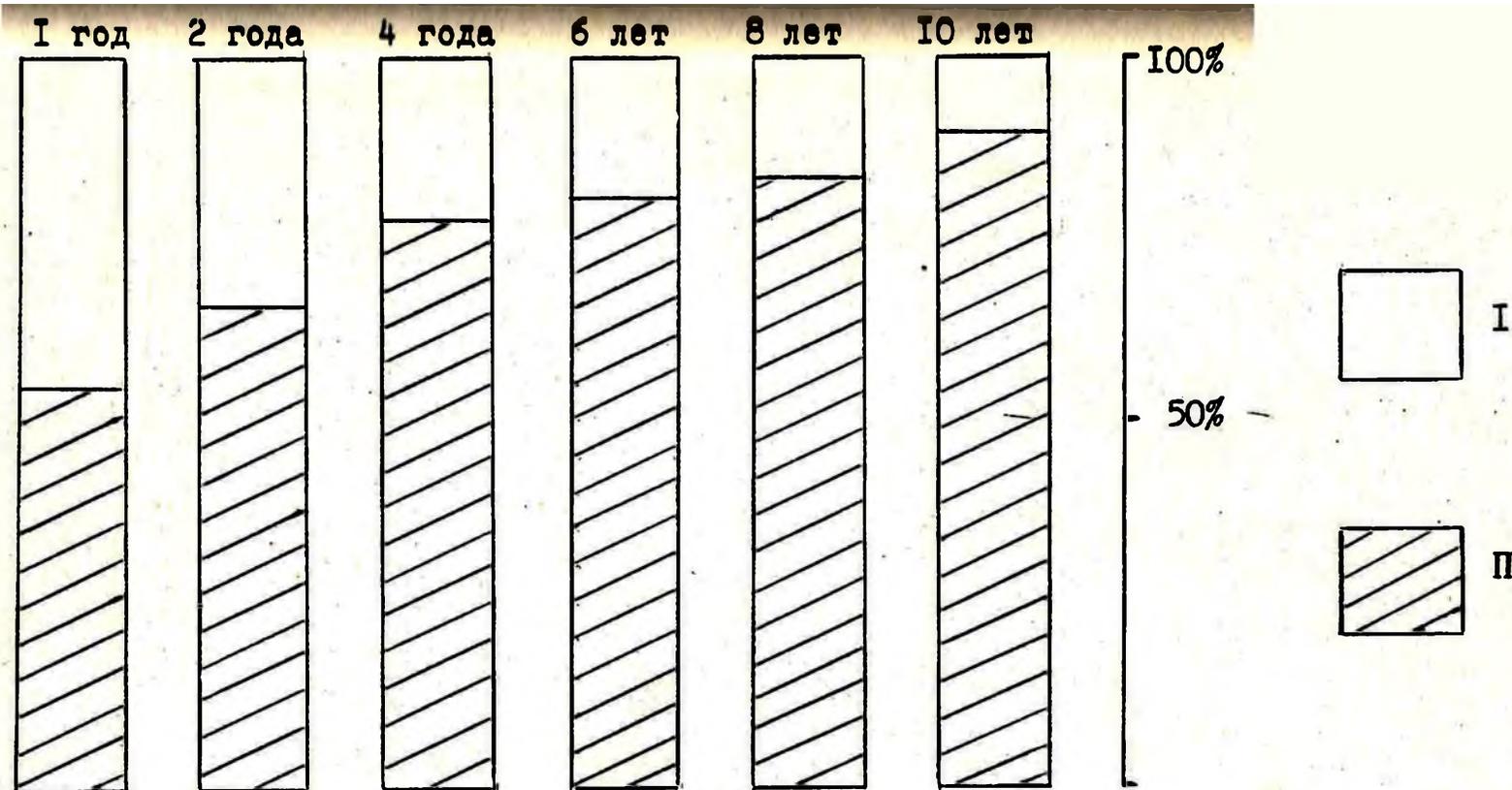


Рис. 10. Возрастное изменение соотношения массы фотосинтезирующих (I) и нефотосинтезирующих /II/ органов у ювенильных особей клена остролистного при 0.3% освещенности под пологом леса.

Рис. II. Влияние возраста на некоторые параметры подростка, выросшего под пологом леса при ограниченном потоке ФАР.

А - изменение с возрастом нетто-ассимиляции взрослых особей граба (1) и вяза (2). По оси ординат - нетто-ассимиляция, $мг/см^2 \cdot год$; по оси абсцисс - возраст, годы.

Б - изменение с возрастом годовых приростов в высоту особей клена полусеяного (1) и вяза (2). По оси ординат - величина годовичного прироста, $см$; по оси абсцисс - возраст, годы.

В - ход роста по высоте lm_1 особей дуба (1) и ясеня (2). По оси ординат - высота, $см$; по оси абсцисс - возраст, годы.

Г - lm_1 особь клена остролиственного, выросшая при ограниченном потоке ФАР. На рис. заметно уменьшение годовичных приростов с возрастом. Крестиками отмечено отмирание отдельных побегов.

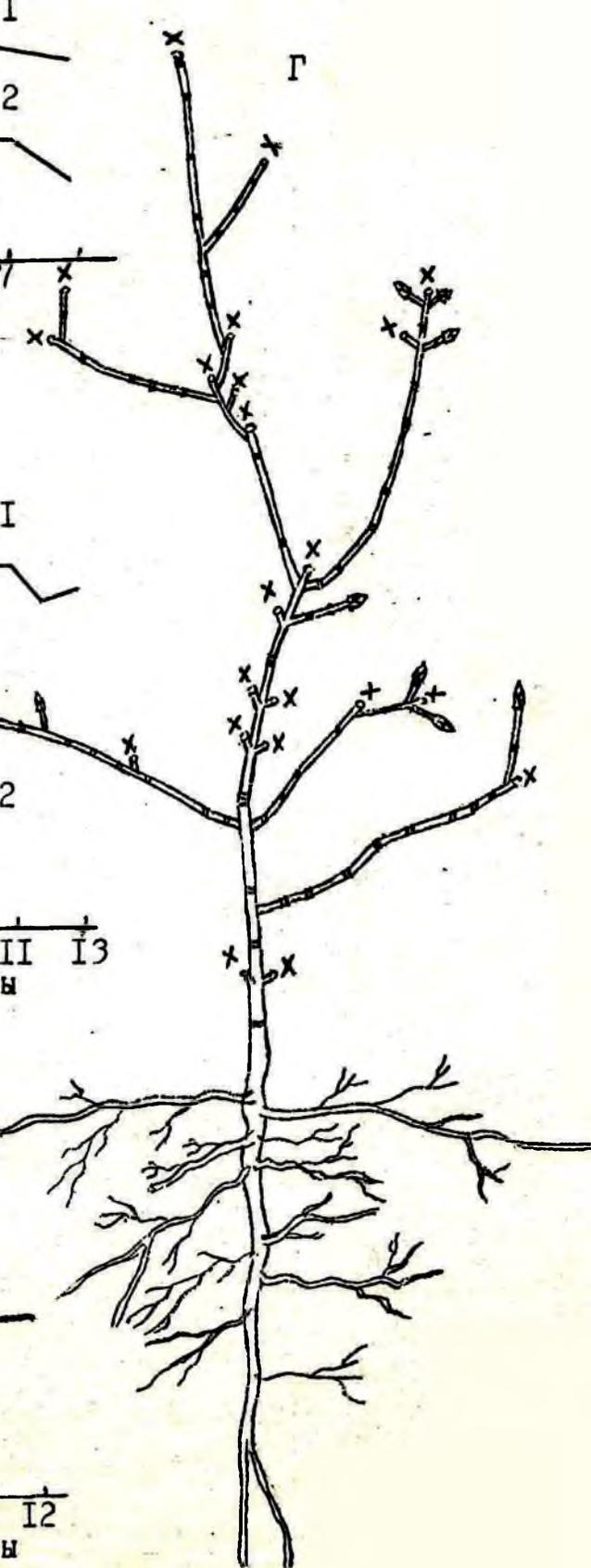
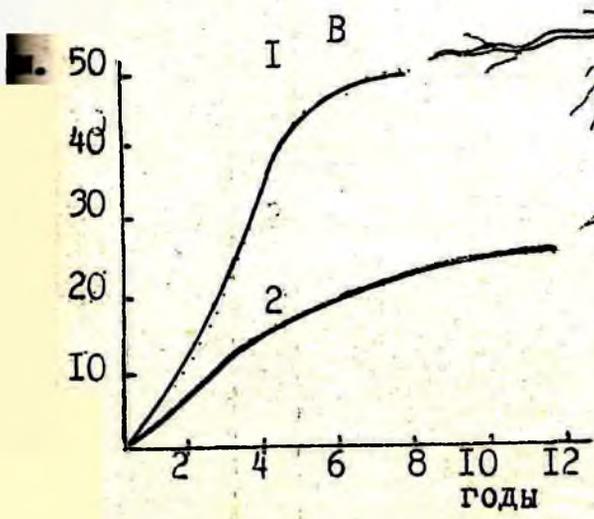
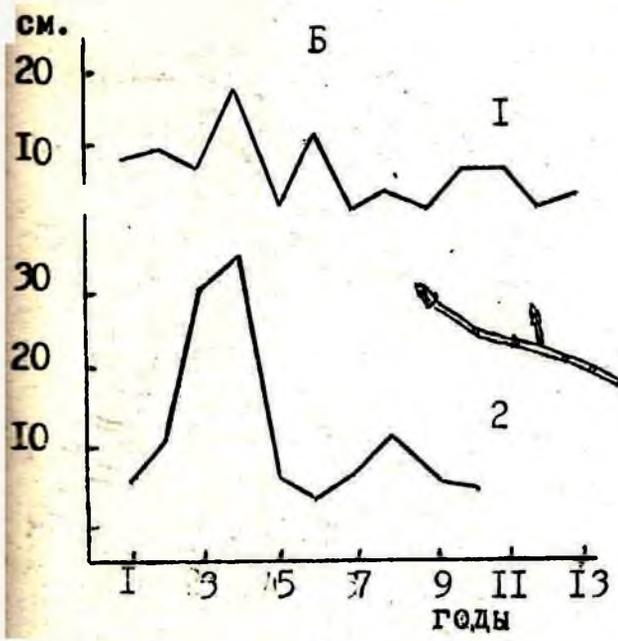
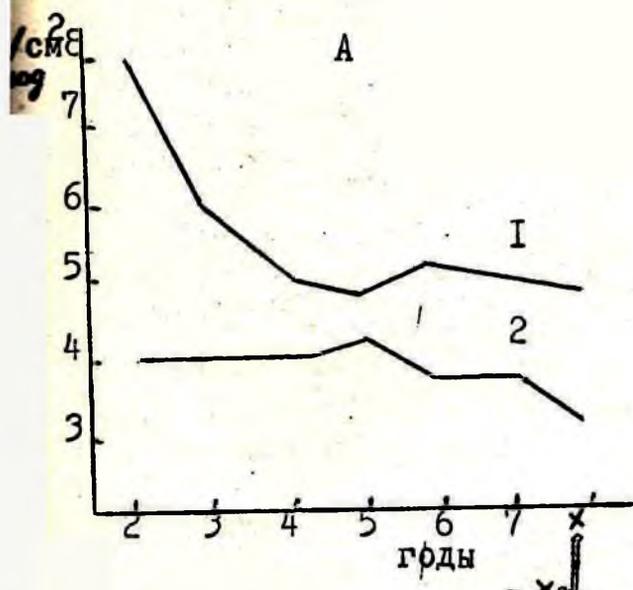


Рис. 11

Таблица 9

Изменение биоморфологических параметров с возрастом у взрослых особей
лины сердцевидной при ограниченном потоке ФАР

| Показатели | В о з р а с т, годы | | | | | | | | | | | | | |
|--|---------------------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|---------|-----------|--|--|--|--|--|
| | 1-3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | | | | | |
| Интенсивность нетто-ассимиляции, мг/мг.год | 1,68±0,07 | 1,73±0,07 | 1,57±0,03 | 1,54±0,05 | 1,52±0,02 | 1,44±0,02 | 1,38±0,02 | | | | | | | |
| Интенсивность нетто-ассимиляции, мг/см ² .год | 3,30±0,20 | 3,67±0,20 | 3,12±0,10 | 3,26±0,20 | 2,98±0,20 | 2,98±0,20 | 2,80±0,20 | | | | | | | |
| Масса листьев, мг | 717 ± 192 | | | | 652 ± 58 | | | | 593 ± 85 | | | | | |
| Среднегодовой прирост биомассы, мг | 1208 ± 159 | | | | 1073 ± 100 | | | | 971 ± 164 | | | | | |
| Среднегодовой прирост по высоте, см | 15,0±2,0 | 8,0±1,1 | 7,7±2,0 | 6,7±0,6 | 5,1±0,2 | 5,5±0,9 | 4,4±0,4 | 4,0±0,1 | | | | | | |

ствие недостатка света. Очевидно, снижение жизнеспособности и гибель подроста всех изученных видов при недостатке ФАР отражает общую закономерность развития молодого поколения древесных видов в сомкнутых широколиственных лесах (рис. 9).

Более углубленное изучение двенадцати видов лиственных деревьев дало возможность вскрыть видоспецифичность теневыносливости и характера онтогенеза под пологом леса. Видоспецифичность онтогенеза и теневыносливости подроста характеризуется следующими показателями: продуктивностью (или среднегодовым приростом биомассы) особей, световым минимумом подроста, особенностями роста надземной оси, длительностью пребывания растения в каждом из возрастных состояний, удельной плотностью листьев (V_{III}), интенсивностью фотосинтеза, величиной нетто-ассимиляции. В данной работе эти показатели подроста рассматриваются на пяти уровнях освещенности, при которой соответственно достигаются $j, \text{шт}_1, \text{шт}_2, \text{шт}_1$ и шт_2 -возрастные состояния.

Методы теневыносливости

П р о д у к т и в н о с т ь (среднегодовой прирост биомассы). О теневыносливости древесных видов можно судить лишь в сравнительном плане, т.к. она свойственна всем видам, но выражена в разной степени. Для характеристики этого свойства у растений нужен интегральный количественный показатель. Во второй главе было показано, что минимальная продуктивность, определенная у сублетальных особей в условиях светового голода, может быть использована как характеристика относительной теневыносливости древесных видов и взята в основу при разработке шкалы теневыносливости.

На начальных этапах онтогенеза лиственные деревья по среднегодовому приросту биомассы под пологом леса в условиях светового

голода образуют континуум (табл. 10, приложение 6-1, 6-2), в котором между соседними видами отсутствуют существенные различия по продуктивности (приложение 5-2). Близость соседних видов в континууме по продуктивности обусловлена сходством их площади и массы листьев (приложение 5-3, 5-4).

Во всех возрастных состояниях в континууме по продуктивности выделяются две группы видов. На одном полюсе древесной синузиды располагаются осина, ива, береза и дуб. Им свойственна относительно высокая продуктивность (табл. 10). Работы физиологов и экологов растений показывают, что эти виды обладают также высоким темповым дыханием (Grime, 1965; Малкина и др., 1970; Цельникер, 1978; Яковина, 1978; Aston, Robinson, 1986). При таком уровне "потребления" существование этих видов под пологом леса возможно только при высокой продуктивности. Высокая же продуктивность березы, осины, ивы и дуба может поддерживаться только в наиболее светлых участках ценозов. Таким образом, относительно высокая продуктивность этих видов связана с потерей (ослаблением) их теневыносливости.

На другом полюсе древесной синузиды стоит группа теневыносливых видов (клены остролистные, полевой, татарский, липа, вяз, граб, ясень). В отличие от предыдущей группы, они характеризуются меньшими значениями продуктивности в условиях светового голода (табл. 10; приложение 5-2, 6-1, 6-2). Физиологи отмечают, что эти виды отличаются относительно низкой скоростью дыхания при ограниченном потоке CO_2 (Grime, 1965; Малкина, 1977; Цельникер, 1978; Яковина, 1978, 1979; Aston, Robinson, 1986; Wallace 1988). Низкий уровень "потребления" определяет то, что они могут существовать в наиболее темных участках ценозов, довольствуясь относительно небольшой продуктивностью.

Таблица 10

Продуктивность сублетальных особей лиственных деревьев под пологом грабового леса Каневского заповедника при ограниченной освещенности, г/год

| В и д и | В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | |
|-------------|---------------------------------------|-----------|-----------|----------|--------|
| | j | im_1 | im_2 | v_1 | v_2 |
| Дуб | 0,87±0,13 | 2,61±0,33 | 47,3±6,05 | 96,3±1,9 | 301±5 |
| Береза | 0,79±0,19 | 4,20±0,18 | 38,2±5,76 | 115±18,1 | 897±57 |
| Осина | 0,82±0,11 | 3,90±0,13 | 40,2±5,46 | 110±12,7 | 522±11 |
| Ива | 1,05±0,31 | 3,50±0,19 | 35,3±4,21 | 107±6,0 | 432±50 |
| Граб | 0,05±0,00 | 1,89±0,24 | 12,0±0,90 | 45,1±6,3 | 185±37 |
| Вяз | 0,05±0,01 | 1,71±0,32 | 11,4±0,70 | 59,2±9,8 | 285±51 |
| Ясень | 0,05±0,00 | 0,96±0,09 | 9,4±0,76 | 34,3±3,5 | 162±36 |
| Клен тат. | 0,11±0,01 | 2,03±0,17 | 10,3±1,90 | 70,6±7,7 | - |
| Клен полев. | 0,07±0,01 | 1,61±0,15 | 6,7±0,70 | 33,7±3,6 | 85±7 |
| Клен остр. | 0,06±0,00 | 1,26±0,12 | 7,1±0,50 | 20,2±1,6 | 78±10 |
| Липа | 0,15±0,01 | 1,63±0,15 | 8,5±0,60 | 21,3±3,2 | 62±13 |

Таким образом, среднегодовой прирост биомассы позволяет выделить группы видов, имеющих близкую теневыносливость и сходный механизм ее выработки. Отличия между этими группами столь значительны, что обнаруживаются статистически достоверные различия средних показателей их продуктивности в j , im_1 , im_2 и v_1 -возрастных состояниях (приложение 5-2). Для более тонкой дифференциации видов по степени теневыносливости в пределах каждой группы использовался световой минимум подроста. Между световым минимумом подроста и продуктивностью существует тесная достоверная положительная зависимость: у разных видов этот коэффициент корреляции (r) колеблется от 0,90 до 0,97.

Световой минимум подроста по своим значениям близок к освещенности в точке компенсации на световой кривой продуктивности организма (Алексеев, 1975). Измерения ос-

вещности над конкретными особями дало возможность установить тот минимальный уровень ФАР, при котором растения еще живы, но находятся на сублетальном уровне изменности. Для примера на рис. 5, Б в гл. I, II, 12, 13 изображены сублетальные особи некоторых видов, над которыми определялся световой минимум подраста.

На основании статистически достоверных значений освещенности в местобитании сублетальных особей были получены ряды видов по уменьшению теневыносливости (табл. II). Значения освещенности показывают, что для каждого вида существует свой предел толерантности к низкой освещенности. Этот предел не остается постоянным в течение жизни. Он изменяется с переходом из одного возрастного состояния в другое. Так, если в j -возрастном состоянии ряд по уменьшению толерантности к низкой освещенности выглядит следующим образом: клен остролиственный, ясень, клен полевой, вяз, клен татарский, липа, граб, дуб, ива, осина, береза, то в j_2 -возрастном состоянии уже по-другому: клен остролиственный, клен полевой, липа, вяз, граб, клен татарский, ясень, дуб, ива, осина, береза (табл. II).

Сопоставление этих рядов позволило выделить несколько групп видов. К первой принадлежат ива, береза, осина. Во всех возрастных состояниях они предъявляют самую высокую требовательность к свету. В грабовом лесу заповедника, освещенность, соответствующая пределам толерантности ивы, березы, осины, возникает только на групповых вывалах старых деревьев с площадью "окна" 0,04 га и более. Под пологом леса их сеянцы полностью отсутствуют. Представления о малой теневыносливости березы, осины, ивы восходят к экспериментальным работам классиков лесоведения прошлого века (Сурак, 1891; Медведев, 1883; Турский, 1912). Возможно,

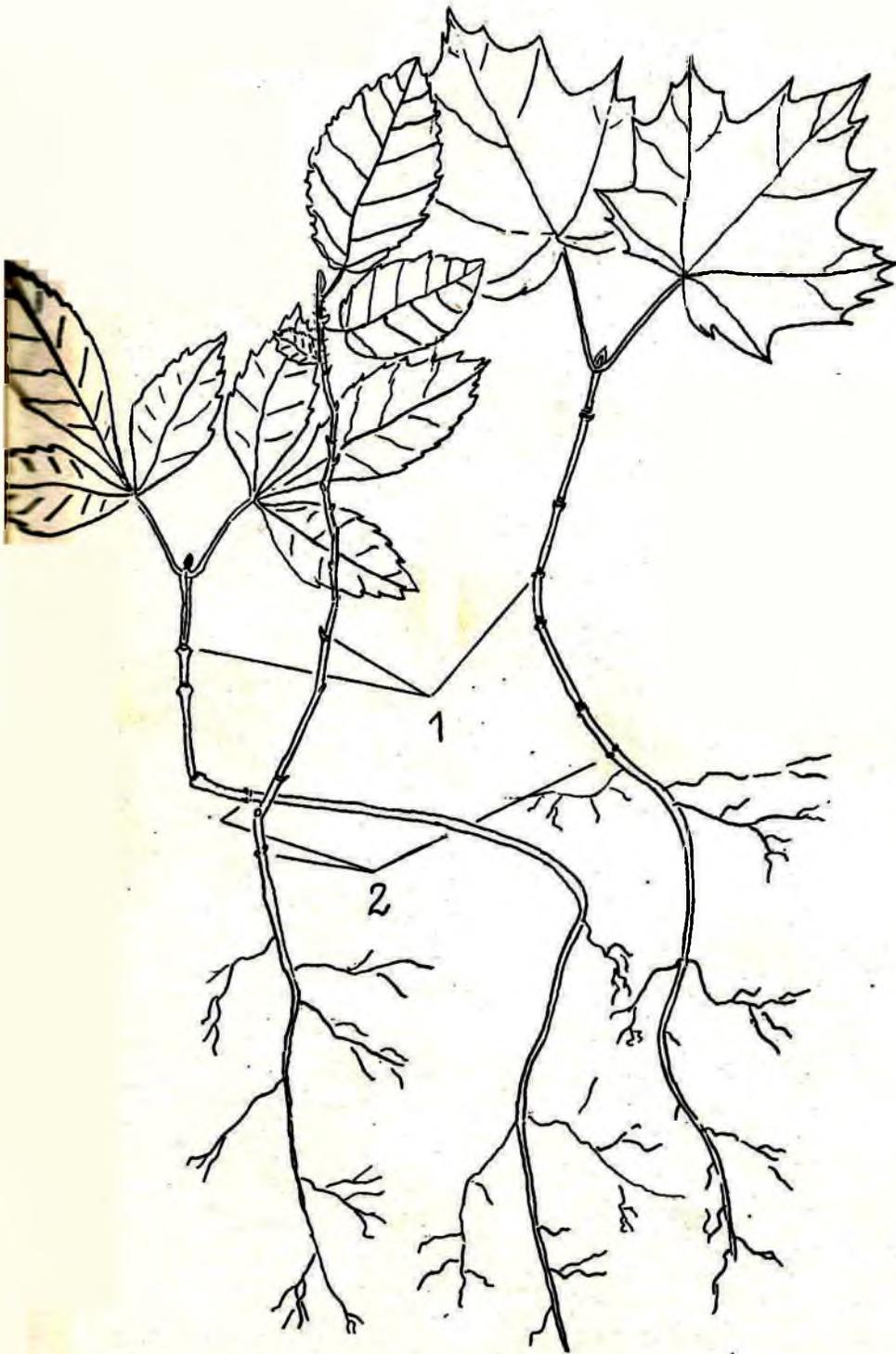


Рис. 12 . Ювенильные особи четырехлетнего ясеня, шестилетнего граба и шестилетнего клена остролистного, выросших под пологом леса при ограниченной освещенности. 1-почечные кольца; 2-бывшие места прикрепления семядольных листьев. Масштаб 1:1.

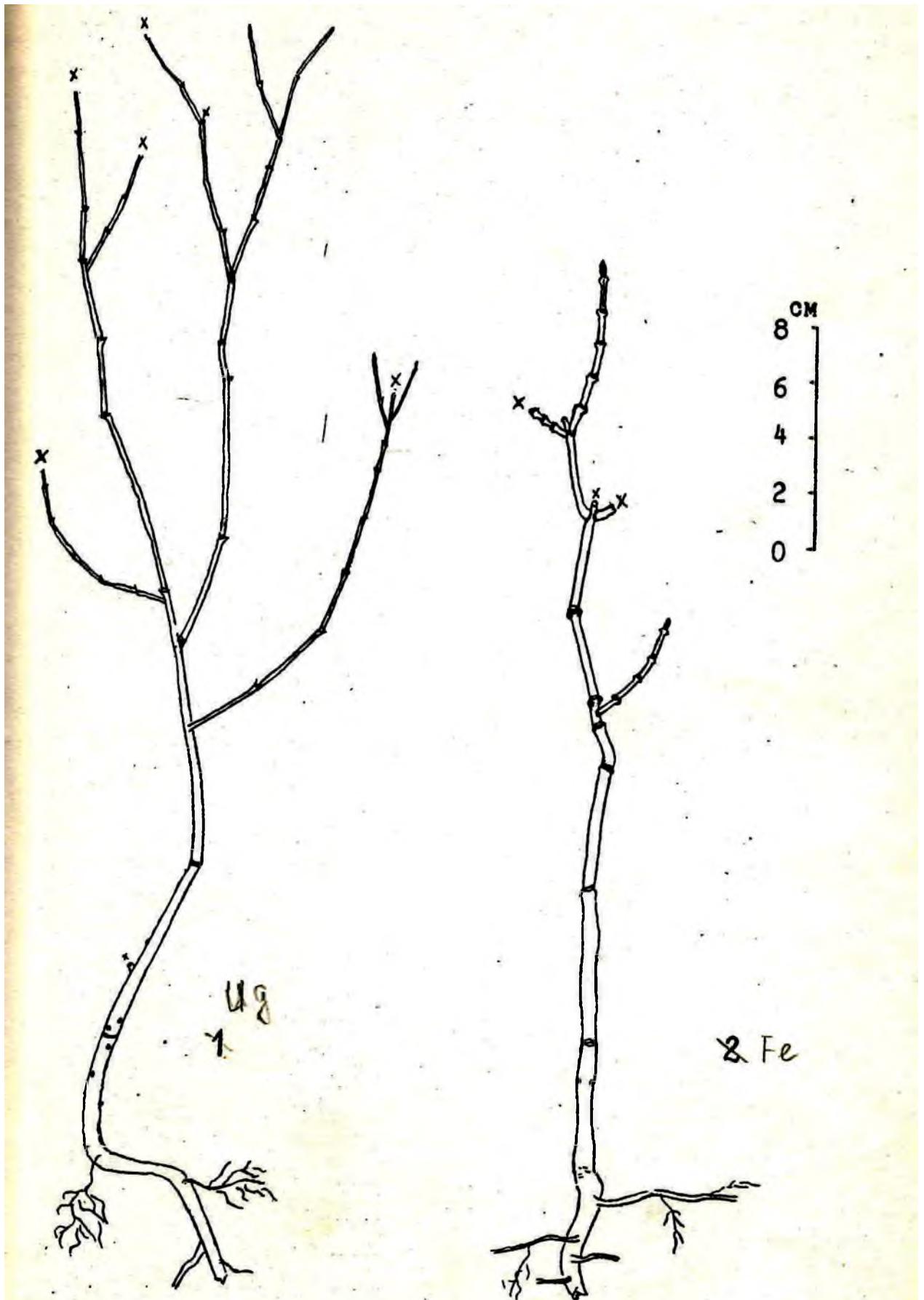


Рис. 13 . Имматурные особи первой подгруппы одиннадцатилетнего вяза шершавого (1) и тринадцатилетнего ясеня обыкновенного (2), выросшие в лесу при ограниченной освещенности. Крестиками отмечено отмирание частей побеговой системы.

Таблица II

Шкалы по уменьшению теневыносливости листопадных деревьев, разработанные на основе светового минимума (% от полной освещенности). Статистическая обработка дана в приложении 5-1

| j | В о в р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | | | | | |
|----------------------|---------------------------------------|----------------------|-------|----------------------|--------|----------------------|----|----------------------|--------|
| | ! | U_{11} | ! | U_{12} | ! | U_2 | ! | U_2 | |
| Клен остролиственный | 0,27% | Клен остролиственный | 0,36% | Клен остролиственный | 0,45% | Клен остролиственный | 1) | Клен остролиственный | 0,83% |
| Ясень обыкновенный | 0,38% | Клен полевой | 0,49% | Клен полевой | 0,58% | Клен полевой | | Клен полевой | 1,12% |
| Клен полевой | 0,45% | Ясень обыкновенный | 0,54% | Вяз шершавый | 0,69% | Вяз шершавый | | Липа сердцевидная | 1,29% |
| Вяз шершавый | 0,50% | Вяз шершавый | 0,58% | Липа сердцевидная | 0,83% | Липа сердцевидная | | Вяз шершавый | 1,58% |
| Клен татарский | 0,55% | Липа сердцевидная | 0,73% | Ясень обыкновенный | 0,88% | Клен татарский | | Граб обыкновенный | 1,98% |
| Липа сердцевидная | 0,61% | Клен татарский | 0,86% | Клен татарский | 1,46% | Ясень обыкновенный | | Клен татарский | 3,18% |
| Граб обыкновенный | 0,72% | Граб обыкновенный | 1,45% | Граб обыкновенный | 1,49% | Граб обыкновенный | | Ясень обыкновенный | 3,82% |
| Дуб черешчатый | 1,22% | Дуб черешчатый | 2,56% | Дуб черешчатый | 4,97% | Дуб черешчатый | | Дуб черешчатый | 15,12% |
| Ива козья | 1,54% | Ива козья | 2,83% | Ива козья | 6,74% | Ива козья | | Ива козья | 23,0% |
| Осина обыкновенная | 2,74% | Осина обыкновенная | 4,26% | Осина обыкновенная | 9,94% | Осина обыкновенная | | Осина обыкновенная | 27,70% |
| Береза бородавчатая | 3,07% | Береза бородавчатая | 4,51% | Береза бородавчатая | 10,74% | Береза бородавчатая | | Береза бородавчатая | 30,03% |

1) Ряд построен на основе сравнения двух соседних рядов.

отсутствие этих видов под пологом леса также связано с малой лабильностью фотосинтетического аппарата (Малкина и др., 1970; Малкина, 1977). Кроме того, точка компенсации березы достигается при более высоких интенсивностях света, чем у других видов (Цельникер, 1978; Яншина, 1979).

Особое положение занимает дуб черешчатый. Среди широколиственных видов он отличается наиболее слабой теневыносливостью. По требовательности к светообеспеченности он близок к мелколиственным реактивным видам. О небольшой теневыносливости дуба свидетельствуют многочисленные эмпирические и экспериментальные исследования (Neuer, 1852; Bauer, 1880, цит. по Морозову, 1970; Сураж, 1881; Турский, 1915; Кошый, 1987).

Во вторую группу внесены наиболее теневыносливые виды: клен остролистный, клен полевой, вяз. Высокая степень теневыносливости позволяет видам этой группы накапливаться под пологом современных высокопопелных лесов с выровненным рубками верхним ярусом (Смирнова и др., 1987; Коротков, 1987).

В третью группу включены граб и клен татарский. Они занимают промежуточное положение между видами первых двух групп. Внутри группы положение видов меняется в ходе онтогенеза: если в $j - U_1$ -возрастных состояниях наиболее теневынослив клен татарский, то в U_2 - граб. Подрост этих видов встречается в более светлых участках современных лесов: например, в грабовом лесу Каневского заповедника возобновление граба и клена татарского происходит только на светлых склонах южной экспозиции.

Отметим, что граб обыкновенный в большинстве случаев (Турский, 1912; Погребняк, 1968) определяется как один из самых теневыносливых видов. Однако по световому минимуму его подроста он близок к слабо теневыносливому дубу. Возникшее противоречие объяс-

няется просто. Эти авторы за ведущий критерий теневыносливости граба принимают характер его кроны, которая из-за своей густоты образует сумерки под пологом леса даже в самые яркие солнечные дни.

Обособленное положение в шкалах занимают ясень и липа. Для этих видов свойственны резкие изменения теневыносливости с возрастом. Так, в группе ивевидных особей теневыносливость ясени сходна с теневыносливостью клена остролистного. На последующих этапах онтогенеза его потребности в свете резко увеличиваются, и он приближается к дубу. Уникальность изменчивости теневыносливости ясени подтверждается многочисленными наблюдениями лесоводов (Турский, 1912; Чуманова, Васильев, 1984). Относительная теневыносливость липы меняется противоположным образом: в группе ивевидных особей по значениям светового минимума она располагается около граба и дуба. Однако в V_2 -возрастном состоянии ее потребности в свете сходны с кленами полевым и остролистным.

Из таблицы II видна закономерность, присущая всем изученным видам: минимальный уровень ФАР, необходимый для достижения последующего возрастного состояния, всегда выше уровня ФАР предыдущего возрастного состояния. Данное явление вполне согласуется с представлениями лесоводов об уменьшении степени теневыносливости с возрастом. Уменьшение теневыносливости они связывают с увеличением доли нефотосинтезирующих органов (Алексеев, 1975). Проведенный в работе анализ соотношения массы листьев и нефотосинтезирующих органов показал, что у всех изученных видов доля листьев в общей биомассе растения уменьшается с возрастом дерева (табл. 12). Эти данные являются количественным подтверждением природных наблюдений лесоводов.

Таблица 12
 Процентное соотношение массы листьев (численность) и
 нефотосинтезирующих органов (знаменатель) растений
 на разных этапах онтогенеза под пологом леса*

| В и д ы | В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | |
|---------------------|---------------------------------------|-------------|-------------|------------|------------|
| | j | III_1 | III_2 | V_1 | V_2 |
| Береза бородавчатая | <u>54,6</u> | <u>16,0</u> | <u>14,3</u> | <u>6,7</u> | <u>2,3</u> |
| | 45,4 | 84,0 | 85,7 | 93,3 | 97,7 |
| Дуб черешчатый | <u>24,6</u> | <u>14,1</u> | <u>11,3</u> | <u>4,1</u> | <u>2,7</u> |
| | 75,4 | 85,9 | 88,7 | 95,9 | 97,3 |
| Ясень обыкновенный | <u>23,9</u> | <u>9,4</u> | <u>5,1</u> | <u>5,4</u> | <u>3,6</u> |
| | 76,1 | 90,6 | 94,9 | 94,6 | 96,4 |
| Гр аб облыновенный | <u>24,9</u> | <u>12,5</u> | <u>13,7</u> | <u>8,6</u> | <u>2,4</u> |
| | 75,1 | 87,5 | 86,3 | 91,4 | 97,6 |
| Вяз шершавый | <u>22,3</u> | <u>15,7</u> | <u>10,2</u> | <u>8,1</u> | <u>2,1</u> |
| | 77,7 | 84,3 | 89,8 | 91,9 | 97,9 |
| Липа сердцевидная | <u>13,4</u> | <u>10,2</u> | <u>5,8</u> | <u>6,0</u> | <u>1,0</u> |
| | 86,6 | 89,8 | 94,2 | 94,0 | 99,0 |
| Клен остролистный | <u>19,4</u> | <u>15,3</u> | <u>7,1</u> | <u>6,5</u> | <u>3,6</u> |
| | 80,6 | 84,7 | 92,9 | 93,5 | 96,4 |
| Клен полевой | <u>26,5</u> | <u>17,0</u> | <u>8,2</u> | <u>7,5</u> | <u>1,9</u> |
| | 73,5 | 85,0 | 91,8 | 92,5 | 98,1 |
| Клен татарский | <u>27,3</u> | <u>17,4</u> | <u>15,0</u> | <u>7,3</u> | - |
| | 72,7 | 82,6 | 85,0 | 92,7 | - |

* За 100% принята общая масса растения.

Изучение видовой и возрастной изменчивости теневыносливости деревьев проясняет специфику функционирования лесных ценозов. По представлениям экологов климаксовый ценоз представляет собой сукцессивную мозаику разновозрастных "окон". Размеры "окон", при котором особи нормальной жизнеспособности успешно развиваются и проходят полный онтогенез, различны. Наименьшие площади "окон" свойственны для теневыносливых видов, самые большие — для слабо теневыносливых (Смирнова и др., 1988, 1989). Этим последовательным отмечается общая тенденция формирования молодого поколения: закономерное взросление подроста по мере увеличения размеров "окон". Процесс этот идет параллельно с увеличением световых потребностей особи в онтогенезе.

О степени различия видов по теневыносливости (световым минимумам) можно судить по статистической обработке материалов (приложение 5-1). Итоги этой обработки можно свести к следующим положениям. Статистически достоверные различия деревьев по световому минимуму отмечены на начальных этапах онтогенеза. Эти различия свидетельствуют, с одной стороны, о существенном различии по световому фактору возобновительных или лиственных деревьев, а с другой, об относительном постоянстве радиационных условий в приземных ярусах леса. Слабые и недостоверные различия свойственны близким по теневыносливости видам: например, клен татарский и вяз в I -возрастном состоянии и осина, ива, береза в III_2 и V -возрастных состояниях. В виргинильном возрастном состоянии достоверные различия обнаруживаются лишь между группами видов (приложение 5-1). Последнее, видимо, можно объяснить тем, что растения, выходящие в верхние ярусы леса, попадают в более широкий диапазон освещенности, где тонкие различия в степени теневыносливости видов, видимо, уже не играют существенного значения.

Отметим еще один момент: в работе рассматривалось всего одиннадцать древесных видов. Однако, если охватить исследованными все виды древесной сингузии широколиственных лесов, то существующие различия между соседними видами в рядах по световому минимуму станут слабыми. Это свидетельствует о том, что виды одной сингузии близки по экологии и образуют естественную группу экологически сходных видов.

Теневносливость представляет собой своеобразный экологический итог взаимодействия физиологических и морфологических особенностей растения (Chazdon, 1986). В связи с этим, теневносливость как и светолюбие, можно косвенно оценить, используя другие признаки. Как было показано в главе 2 наиболее значимыми из них являются: интенсивность фотосинтеза, величина нетто-ассимиляции, УИЛ, особенности роста надземной оси, характер кроны, темпы развития и длительность жизни подроста при ограниченном потоке ФАР. Рассмотрим эти свойства растений.

Морфо-физиологические особенности подроста лиственных деревьев под пологом леса

УИЛ, интенсивность фотосинтеза и нетто-ассимиляции. УИЛ и интенсивность физиологических процессов тесно связаны с вертикальным градиентом лесного ценоза, а также с горизонтальной неоднородностью его радиационного поля.

Следствием резко выраженного вертикального градиента освещенности лесного ценоза является онтогенетическое возрастание УИЛ, интенсивности фотосинтеза и нетто-ассимиляции. На начальных этапах онтогенеза для всех лиственных деревьев характерны тонкие листовые пластинки с небольшими значениями УИЛ, что обеспе-

чивает наиболее эффективное использование радиации подлеском. На следующих этапах онтогенеза древесные растения, попадаая в более освещенные слои леса, формируют листовые пластинки с высокой УШ и соответственно отличаются значительно большей интенсивностью фотосинтеза и нетто-ассимиляцией (табл. 13 и 23 в гл. 6).

Неоднородность горизонтальной структуры радиационного поля создает предпосылки для неравномерного распределения подроста древесных видов по площади биоценоза и вызывает различия в условиях фотосинтетической деятельности растений. Так, теневыносливые виды, занимающие темные участки ценоза, отличаются наименьшими значениями УШ и интенсивности фотосинтеза. Для видов с высокой требовательностью к светообеспеченности (дуб, осина, береза, ива) свойственна высокая фотосинтетическая деятельность, которая может поддерживаться только на больших прогалинах леса. Граб и клен татарский по интенсивности фотосинтеза и УШ занимают промежуточное положение (табл. 13, приложение 6-2).

Резкие изменения возрастной потребности ясеня в свете сопровождаются соответствующими изменениями в структуре листа и его функциях: в j -возрастном состоянии по значениям УШ и фотосинтеза ясень характеризуется слабой интенсивностью физиологических процессов. Это позволяет всходам ясеня выживать в наиболее темных участках ценоза. Однако, с переходом в виргиниальное возрастное состояние значения интенсивности фотосинтеза и УШ резко возрастают и по этим показателям ясень уступает только двум широколиственным видам - дубу и клену татарскому (табл. 13). Такие физиологические изменения определяют резкое уменьшение его теневыносливости с возрастом.

Таблица 13

Удельная плотность листьев¹⁾ и интенсивность фотосинтеза²⁾ подроста лиственных деревьев
под пологом грабового леса Канского заповедника

| В и д ы | Удельная плотность листьев, мг/дм ² | | | | Интенсивность фотосинтеза на плато, мгСО ₂ /дм ² ·час | | | |
|---------------------|--|--------|--------|--------|---|--------|--------|-------|
| | j | lm_1 | lm_2 | v | j | lm_1 | lm_2 | v |
| Дуб черешчатый | 323±10 | 378±15 | 423±13 | 530±13 | 6,07 | 7,82 | 9,25 | 12,65 |
| Ясень обыкновенный | 189±3 | 201±5 | 210±4 | 316±11 | 1,81 | 2,19 | 2,48 | 5,85 |
| Береза бородавчатая | 263±10 | 355±13 | 431±6 | 494±16 | 4,16 | 7,09 | 9,51 | 11,51 |
| Осина | 211±20 | 454±40 | 514±9 | 550±13 | 2,51 | 10,24 | 12,15 | 13,29 |
| Ива козья | 196±1 | 290±20 | 441±6 | 596±14 | 2,03 | 5,02 | 9,82 | 14,75 |
| Граб обыкновенный | 264±3 | 269±11 | 290±12 | 295±8 | 4,20 | 4,85 | 5,02 | 5,18 |
| Вяз шершавый | 209±5 | 204±2 | 229±7 | 293±4 | 2,45 | 2,29 | 3,08 | 5,11 |
| Клен татарский | 260±5 | 280±4 | 305±5 | 321±9 | 4,07 | 4,70 | 5,50 | 6,01 |
| Клен полевой | 239±8 | 225±8 | 266±5 | 282±8 | 3,40 | 2,96 | 4,26 | 4,77 |
| Клен остролистный | 219±4 | 203±3 | 217±8 | 231±6 | 2,76 | 2,26 | 2,70 | 3,15 |
| Липа сердцевидная | 165±2 | 171±2 | 175±2 | 217±6 | 1,05 | 1,24 | 1,37 | 2,70 |

1) Статистическая обработка дана в приложении

2) Интенсивность фотосинтеза рассчитана по формуле Ю.И.Цельникер (см. гл. 2).

До сих пор мы рассматривали признаки непосредственно связанные с продуктивностью растительного организма. Однако опосредованные морфологические особенности всей особи играют не меньшую, а даже может быть большую роль в поддержании продукционного баланса. Рассмотрим эти особенности.

Характер роста надземной оси. Все последованные виды обладают своеобразным изменением прироста надземной оси. Во всех случаях нарастание надземной оси носит явный "волновой" характер (рис. II,Б). Падение "волн" роста сопровождается перевершиниванием и резким сокращением величины годовых приростов (рис. II,Г). Перевершинивание надземной оси объясняется отрицательным балансом органического вещества, когда пластических веществ, образовавшихся в процессе фотосинтеза, становится недостаточно для движения побегов. Перевершинивание чрезвычайно важно для подроста, т.к. отторжение части делящихся органов способствует более длительному поддержанию положительного баланса и, следовательно, удлинению жизни подроста под пологом леса при ограниченном потоке ФАР. Волнообразный характер роста может быть связан и с другими причинами: 1) с ритичностью роста надземной оси в длину и толщину, 2) некоторым улучшением режима освещенности под пологом леса в результате образования небольшого "окна".

У лиственных деревьев неодинаково число "волн" роста. У теневыносливых видов их больше. Например, у растений lt_2 -подгруппы следующее количество "волн" роста: дуб, береза, ива, осина — до 3, граб и вяз — до 4, ясень, липа — до 5, клен полевой — до 7, клен остролистый — до 10.

Кроме того, виды отличаются и амплитудой "волн" роста. Например, у осины, ивы, березы, вяза и дуба амплитуды "волн" роста

в два раза превышают таковые у других древесных видов (рис. II, Б). Последнее, видимо, связано с видоспецифическим характером роста под пологом леса.

Особенность роста надземной оси может быть также охарактеризована средними приростами по высоте (табл. I4, приложение 6-2). Средний прирост может, с одной стороны, служить характеристикой скорости реакции видов на освещенность в местообитании, а с другой, отражает способность растений сокращать интенсивность ростовых процессов при неблагоприятном режиме ФАР. Во всех изученных возрастных состояниях наибольшими средними приростами в высоту отличаются дуб, осина, береза, ива, вяз, меньшими — граб, липа, ясень, клены остролиственный, полевой и татарский.

Ф о р м а к р о н и п о д р о с т а. Способность подроста выживать под пологом леса тесно связана с особенностями его кроны. Общей тенденцией является большая выраженность зонтиковидной кроны у более теневыносливых видов (табл. I5). При ограниченной обеспеченности ФАР и резком недостатке ассимилятов более выгоден плагиотропный рост побегов, при котором не происходит самозатенения фотосинтезирующих органов и нет необходимости тратить органическое вещество на образование ствола. По мнению некоторых авторов сильное затенение подроста вызывает также изменения в распределении ассимилятов — их меньший отток к осевым органам (стебли, корни) и большее использование на листообразование, что повышает общую продуктивность фотосинтеза (Whitehead Myerscough, 1962, цит. по Алексею, 1975). Преимущественный рост листьев при затенении они назвали "компенсирующим" механизмом.

Отметим некоторые детали собственных исследований. Нами не обнаружено формирование зонтиковидной кроны у березы, осины, ивы.

Таблица 14

Среднегодовые приросты по высоте подроста лиственных деревьев,
выросших в лесу (см). Кановский заповедник

| В и д ы | В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | | | | | |
|------------------|---------------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----|-------|-----|-------|
| | j | 1 | $1m_1$ | 1 | $1m_2$ | 1 | v_1 | 1 | v_2 |
| Береза | 23,9±4,40 | 14,2±1,61 | 20,4±1,98 | 21,1±2,67 | 33,3±1,44 | | | | |
| Ива | 15,8±3,59 | 11,3±2,00 | 20,3±1,77 | 22,4±2,75 | 38,1±3,02 | | | | |
| Осина | 17,2±2,70 | 15,4±1,59 | 27,3±2,01 | 28,1±3,04 | 41,5±4,00 | | | | |
| Дуб | 6,1±0,5 | 5,4±0,35 | 14,0±0,84 | 17,8±1,23 | 20,6±0,55 | | | | |
| Вяз | 1,8±0,20 | 5,9±0,50 | 14,8±0,73 | 18,5±1,39 | 29,6±5,46 | | | | |
| Граб | 0,9±0,10 | 3,6±0,15 | 9,1±0,46 | 14,2±0,75 | 19,0±1,57 | | | | |
| Клен татарский | 1,4±1,13 | 3,0±0,23 | 7,6±0,96 | 6,2±0,52 | - | | | | |
| Липа | 2,0±0,20 | 3,9±0,20 | 8,2±0,39 | 11,1±0,51 | 20,3±1,20 | | | | |
| Ясень | 0,9±0,10 | 2,8±0,16 | 8,4±0,50 | 11,3±0,51 | 17,0±2,37 | | | | |
| Клен остролистый | 0,8±0,10 | 4,1±0,34 | 7,0±0,49 | 7,9±0,37 | 16,2±1,80 | | | | |
| Клен полевой | 1,1±0,10 | 3,34±0,22 | 5,6±0,44 | 8,2±0,45 | 16,8±0,23 | | | | |

Статистическая обработка дана в приложениях 5-7.

Это, видимо, связано с тем, что их возобновительная ниша полностью приурочена "к окнам", где более эффективное усвоение солнечной энергии осуществляется многослойными кронами, вытянутыми в вертикальном направлении. Среди широколиственных видов отметим ясень, у которого прослеживается связь морфологии кроны с теневыносливостью: ослабление теневыносливости ясени в виргинильном возрастном состоянии объясняется также тем, что его особи не способны формировать мощную зонтикообразную крону, способствующую большому улавливанию рассеянной радиации и солнечных бликов под пологом леса (табл. 15).

Таблица 15

Диаметр кроны лиственных деревьев в виргинильном возрастном состоянии под пологом леса (подчеркнуты достоверные коэффициенты)

| В и д н | Средний диаметр кроны, м $\bar{M} \pm m$ | Число измерений | σ | Критерий достоверности различий Стьюдента |
|-----------------|---|-----------------|----------|---|
| Вяз | 2,32±0,09 | 15 | 0,33 | |
| Клен остролист. | 2,30±0,07 | 15 | 0,28 | 0,173 |
| Клен полевой | 1,97±0,10 | 10 | 0,30 | <u>2,653</u> |
| Липа | 1,89±0,09 | 12 | 0,30 | 0,594 |
| Граб | 1,66±0,05 | 11 | 0,17 | <u>2,184</u> |
| Клен татарский | 1,06±0,05 | 14 | 0,19 | <u>7,980</u> |
| Береза | 1,06±0,03 | 18 | 0,11 | 0 |
| Ясень | 0,96±0,05 | 15 | 0,19 | 1,750 |
| Дуб | 0,89±0,05 | 10 | 0,15 | 0,984 |

Очень важным фактором нормализации фотосинтетической деятельности взрослого подростка является постоянное улучшение условий ФАР при отмирании и отпаде взрослых деревьев, вследствие чего освобождаются экологические ниши в надземной и подземной сферах биоценоза. Это позволяет растению осуществить активный рост в высоту и создать крону обычной архитектоники, вытянутой в вертикальном направлении (рис. 5, А).

Длительность жизни подростка. Во всех возрастных состояниях наибольшая длительность жизни подростка в условиях низкой освещенности отмечена у кленов полевого, остролистного, татарского, липы, ясеня, у граба, меньшая - для ивы, березы, осины, дуба, вяза (табл. 16, приложение 5-8). Общая длительность жизни может быть существенно увеличена с переходом к квазисенильному состоянию (табл. 25, гл. 6). Квазисенильные растения в лесоводстве известны под названием "торчки". Это растения, у которых из-за низкой освещенности отмирает значительная часть надземных побегов, а из спящих почек базальной части развиваются новые побеги. Биологический смысл перехода в квазисенильное состояние - это отторжение части дышащих органов и более длительное поддержание положительного баланса под пологом леса при ограниченном потоке ФАР.

Переходить в квазисенильное состояние могут особи разных возрастных состояний: $1m_1, 1m_2, v_1, v_2$ (рис. 9). Раньше всех в состояние "торчка" переходит дуб (7 лет) и граб (9 лет), остальные виды способны переходить в более позднем возрасте: ясень в 12 лет, вяз в 13, клен полевой в 15, клен остролистный в 14, липа в 17 лет.

Таким образом, наибольшая длительность жизни подростка под пологом леса характерна для видов, которые отличаются небольшой интенсивностью ростовых процессов и могут существовать при относительно малом приросте биомассы (табл. 10, 14).

Т е м п ы р а з в и т и я. Подрост древесных видов различается темпами развития под пологом леса. Под темпами развития в данном случае понимается скорость прохождения начальных этапов онтогенеза.

У всех рассматриваемых видов темпы развития под пологом леса более медленные нежели на питомнике в условиях свободного роста. Так, если в питомнике все лиственные виды ко второму году перешли в III_1 -возрастное состояние, то под пологом леса при освещенности около 1% от полной все они задерживаются в I -состоянии на несколько лет (табл. 16). Кроме того, сравнительные длительности пребывания подроста в том или ином возрастном состоянии при разных режимах освещенности выявило, что при большем потоке ФАР растение быстрее проходит отдельные этапы онтогенеза (рис. 9, табл. 16). Например, ювенильное состояние клена полевого при 0,45% от полного света длится 16 лет, при 0,49% - 4 года, при 0,58% - 2 года, а при 100 - менее 1 года. У других видов реакция на улучшение светового режима аналогична (табл. 16).

Неоднозначная реакция широколиственных деревьев на различную степень затенения, проявляющаяся в разнообразии путей онтогенеза (рис. 9), позволяет им накапливаться под пологом леса в разных возрастных состояниях и ожидать улучшения световой обстановки. При вывалах деревьев верхнего полога подрост может перейти в следующее возрастное состояние и занять место в верхнем ярусе.

Приведенные здесь данные свидетельствуют о больших адаптационных возможностях видов в широком интервале плотностей ФАР, что позволяет поддерживать высокий уровень фотосинтеза всего ценоза. Так, благодаря видовой и возрастной изменчивости теневыносливости в ценозе может использоваться все разнообразие световой обстановки: от больших "окон", возникающих вследствие вывалов, до маленьких просветов в кронах взрослых деревьев.

Таблица 16

Возраст подроста лиственных деревьев при ограниченной освещенности

| В И Д Ы | В О З Р А С Т Ы И С С О С Т О Я Н И Я | | | | | | | | | |
|-------------------|--|---|---|---|---|---|--|---|---|---|
| | I | | | | | II | | | | |
| | МИНИ- МАЛЬНАЯ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | МАКСИМАЛЬ- НАЯ ДЛИ- ТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | СРЕДНЯЯ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | СРЕДНЯЯ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | МАКСИМАЛЬ- НАЯ ДЛИ- ТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | СРЕДНЯЯ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | СРЕД- НЯЯ ДЛИ- ТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | СРЕДНЯЯ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | МАКСИ- МАЛЬНАЯ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ | СРЕДНЯЯ ДЛИ- ТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ, ГОДЫ |
| Осина | I | 3 | 1,5±0,2 | I | 9 | 5,3±0,8 | I | 2 | 17 | 8,7±1,0 |
| Ива | I | 3 | 1,9±0,3 | I | 10 | 6,0±0,5 | I | 2 | 16 | 9,1±1,2 |
| Береза | I | 3 | 1,7±0,2 | I | 10 | 5,5±0,5 | I | 3 | 19 | 9,1±0,9 |
| Дуб | 2 | 6 | 3,9±0,3 | 3 | 11 | 6,8±0,5 | 2 | 5 | 15 | 11,8±0,5 |
| Граб | 2 | 8 | 5,5±0,2 | 3 | 26 | 15,2±0,7 | 2 | 6 | 22 | 15,8±0,5 |
| Вяз | 2 | 10 | 5,5±0,5 | 2 | 22 | 8,6±0,7 | 2 | 4 | 22 | 11,5±0,5 |
| Ясень | 2 | 12 | 6,2±0,1 | 6 | 22 | 13,5±0,7 | 3 | 6 | 29 | 19,1±0,6 |
| Клен татарский | 2 | 10 | 6,8±0,6 | 4 | 24 | 13,5±0,6 | 2 | 6 | 30 | 16,7±1,5 |
| Клен остролистный | 2 | 13 | 6,7±0,2 | 4 | 24 | 12,0±0,9 | 2 | 6 | 38 | 25,6±1,1 |
| Клен полевой | 2 | 16 | 9,0±0,7 | 4 | 24 | 13,5±0,6 | 2 | 6 | 32 | 20,6±1,0 |
| Липа | 2 | 15 | 8,0±0,5 | 5 | 26 | 14,2±0,6 | 2 | 6 | 25 | 18,3±0,6 |

Статистическая обработка дана в приложениях 5-8.

Анализ частных свойств проявления теневыносливости листовенных деревьев позволяет выделить комплексы взаимосвязанных признаков: 1) малая толерантность к низкой освещенности сочетается с относительно быстрыми темпами развития, высокой интенсивностью ростовых и физиологических процессов, большой продуктивностью, малым количеством "волн" роста и быстрой гибелью особей на ранних этапах онтогенеза при ограниченной освещенности. В наибольшей степени этот комплекс признаков выражен у осины, березы, ивы и дуба; 2) высокая толерантность к низкой освещенности сочетается с относительно медленными темпами развития, малыми среднегодовыми приростами по высоте, низкими значениями продуктивности и интенсивности физиологических процессов (фотосинтеза и дыхания), а также большим количеством "волн" роста и длительным существованием особей под пологом леса. Наиболее ярко этот комплекс признаков выражен у клена остролистного и клена полевого.

Основной материал, обсуждаемый в данной главе, получен в грабовых лесах Каневского заповедника. Дополнительные исследования, проведенные в других пунктах (приложение 6-1, 6-2), подтверждают материалы заповедника. Так, в лесах Креселецкого лесничества Черкасской области и в лесах Знаменского лесничества Кировоградской области были получены сходные ряды видов по убыванию минимальных значений среднегодовых приростов биомассы подроста. Последнее позволяет предложить шкалы теневыносливости, разработанные в Каневском заповеднике, для регионального использования.

Шкалы диапазонов продукционных возможностей лиственных
деревьев (ЛДВ)

Нижняя граница этого диапазона определяется минимальной величиной среднегодового прироста биомассы, при которой еще возможно выживание особей в условиях светового минимума (значения ФАР приближаются к точке компенсации). У разных видов растений, как было показано выше, этот порог не одинаков, что определяет разную выживаемость видов под пологом леса. Верхняя граница ЛДВ организма определяется максимальной продуктивностью, достигаемой растением в условиях свободного роста на полном свете при достаточной водообеспеченности. В 3 главе было показано, что лиственные деревья существенно различаются по потенциальным возможностям в использовании полного света.

На основании сравнения положения видов в шкалах теневыносливости и светолюбия составлены ряды видов по убыванию их диапазонов продукционных возможностей на разных этапах онтогенеза (табл. 17).

Изучение положения видов в шкалах светолюбия и теневыносливости показало, что у растений нет выраженной корреляции между этими свойствами. Например, на начальных этапах онтогенеза клен остролистной свойственны высокое светолюбие и значительная теневыносливость. Этот пример наглядно свидетельствует о том, что выигрыш в продуктивности на полном свете не всегда сопровождается потерей видом теневыносливости. У осины, ивы и березы в молодости все наоборот — слабая теневыносливость сочетается со слабым светолюбием. Клен полевой при малом светолюбии обладает значительной толерантностью к низкой освещенности. Из приведенных примеров вытекает, что одни виды имеют узкий диапазон продукци-

Таблица 17

Ряды по убыванию диапазонов продукционных возможностей (ППВ) лиственных деревьев

| В О З Р А С Т Н Ё С О С Т О Я Н И Я | | | | | |
|-------------------------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|--------------------------------------|----------------------|
| <i>i</i> | <i>l_{m1}</i> | <i>l_{m2}</i> | <i>v₁</i> | <i>v₂ - g₁</i> | <i>g₂</i> |
| К Л А С С Ы В О З Р А С Т А | | | | | |
| I-3 года | 4-6 лет | 7-10 лет | 11-20 лет | 20-80 лет | 81 и более лет |
| Клен остролистный | Клен остролистный | Вяз шершавый | Вяз шершавый | Вяз шершавый | |
| Ясень обыкновенный | Вяз шершавый | Клен остролистный | Клен остролистный | Клен остролистный | Клен остролистный |
| Вяз шершавый | Ясень обыкновенный | Ива козья | Осина | Липа сердцевидная | Липа сердцевидная |
| Липа сердцевидная | Липа сердцевидная | Ясень обыкновенный | Ива козья | Осина | - |
| Клен полевой | Клен полевой | Липа сердцевидная | Ясень обыкновенный | Клен полевой | Дуб черешчатый |
| Дуб черешчатый | Дуб черешчатый | Клен полевой | Клен полевой | Ясень обыкновенный | Ясень обыкновенный |
| Клен татарский | Ива козья | Дуб черешчатый | Липа сердцевидная | Ива козья | Вяз шершавый |
| Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Осина | Дуб черешчатый | Дуб черешчатый | Клен полевой |
| Ива козья | Береза бородавчатая | Береза бородавчатая | Береза бородавчатая | Береза бородавчатая | Граб обыкновенный |
| Береза бородавчатая | Клен татарский | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | |
| Осина | Осина | Клен татарский | Клен татарский | Клен татарский | |

онных возможностей, а другие — широкий. Между этими крайними группами в природе существует множество переходных видов с разным соотношением светолюбия и теневыносливости (табл. 17).

ДПВ не остается постоянным в течение жизни. Среди рассматриваемых видов на начальных этапах онтогенеза наименьший ДПВ имеют береза, осина, ива, что определяется их слабым теневыносливостью и светолюбием в этом возрасте. Именно поэтому в современных лесах с сомкнутым верхним ярусом возобновление березы, осины, ивы не происходит. Оно приурочено к большим вывалам в лесу и открытым пространствам, обычно залежам. В дальнейшем за счет увеличения светолюбия ДПВ собственно реактивных видов несколько увеличивается. Достаточно узкий диапазон продукционных возможностей имеет и дуб. Именно поэтому возобновление его практически полностью отсутствует в лесах с выровненным верхним ярусом (Смирнова, Чистякова, 1988). Относительно большие диапазоны клена остролистного, вяза и ясеня связаны с их относительно большим светолюбием и теневыносливостью. Широкий ДПВ позволяет этим видам использовать разнообразную световую обстановку в лесных ценозах. Клен полевой, липа и граб в начале жизни занимают промежуточное положение в шкалах ДПВ, затем у граба диапазон последовательно сужается, а у клена полевого и липы остается приблизительно одинаковым до конца жизни. Изначальные ДПВ на всех этапах онтогенеза присущи клену татарскому.

Выводы:

1. Теневыносливость отражает нижний предел продукционных и световых возможностей видов.

2. В качестве показателя теневыносливости можно использовать среднегодовой прирост биомассы особей, выросших в условиях све-

тового голода. Этот показатель применим для выделения групп видов, имеющих близкую теневыносливость и сходный механизм ее выработки. Для более тонкой дифференциации видов по теневыносливости в пределах каждой группы можно использовать конкретные значения освещенности в местообитании подроста, находящегося на сублетальном уровне жизнеспособности (световой минимум подроста).

3. Разная скорость изменения в онтогенезе значений признаков, характеризующих теневыносливость, определяет постоянное перемещение видов в рядах по уменьшению теневыносливости.

4. В разных пунктах исследований получены аналогичные ряды видов по убыванию минимальных значений среднегодовых приростов биомассы, что позволяет предложить шкалы теневыносливости для регионального использования.

Глава 5. ОТНОШЕНИЕ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ К ВОДОБЕСПЕЧЕННОСТИ

Учитывая особенности взаимодействия экологических факторов, анализ отношения лиственных деревьев к свету невозможно проводить без учета других экологических факторов.

Анализ литературы показывает, что любое изменение факторов среды меняет эффективность использования солнечной радиации — причем меняет ее по-разному у разных видов (Малкина и др., 1970; Лип и др., 1974; Малкина, 1977; Алексеев, 1975; Ларкер, 1978; Крамер, Козловский, 1983). Изменение иных экологических факторов серьезным образом отражается как на светолюбии, так и в большинстве случаев на теневыносливости. Особенно сильно изменчивость условий сказывается на однолетних сеянцах, являющихся наименее устойчивой возрастной группой в популяциях древесных видов. Колебания внешней среды приводят часто к их гибели. В связи с этим в данной главе делается попытка количественно охарактеризовать отношение сеянцев к другому лимитирующему фактору — водообеспеченности.

Сравнение работ физиологов и экологов растений (Иванов, 1961; Ларкер, 1978; Горышина, 1979; Михалевская, 1980; Заугольнова, Щербакова, 1985) позволило найти такой показатель отношения растений к водообеспеченности, который в меньшей степени зависит от колебаний условий среды и является видоспецифическим признаком. Это содержание воды в листьях в состоянии насыщения. Можно полагать, что существует обратная зависимость между содержанием воды в листьях и степенью ксероморфности растений (Ларкер, 1978; Царевская, 1976, 1978; Заугольнова, Щербакова, 1985).

В нашей работе содержание воды определялось в листьях, закончивших рост, которые находились на лидерном побеге дерева. Листья выдерживали в воде до насыщения и взвешивали на торсионных

весах. Затем пробы высушивали в термостате до постоянного веса и вновь взвешивали. Процентное содержание воды в листьях определяли по формуле:

$$\frac{W_{н.} - W_{a.c.}}{W_{н.}} \cdot 100\%$$

где $W_{н.}$ - вес листьев в состоянии насыщения, $W_{a.c.}$ - абсолютно сухой вес листьев.

Для более детального анализа отношения семян к водообеспеченности определяли также дефицит насыщения листьев водой - ДВН (Stocken, 1929), интенсивность транспирации (Сквирин и др., 1958), характер корневой системы, процент гибели семян после месячной засухи и реакцию на полив. Дефицит насыщения листьев водой определяли по формуле, предложенной О. Стоккером:

$$ДВН = \frac{A_{н.} - A_{факт.}}{A_{н.}} \cdot 100\%$$

где $A_{факт.}$ - содержание воды в листьях до насыщения, $A_{н.}$ - содержание воды в листьях в состоянии насыщения.

Интенсивность транспирации определяли весовым методом (Сквирин и др., 1958), но предварительно доводили листья до полного насыщения водой, чтобы нивелировать влияние внешних условий. Реакцию на полив характеризовали отношением биомассы семян, выращенных при ежедневном поливе, к массе семян, выращенных без полива.

Определение содержания воды в листьях в состоянии насыщения на разных этапах онтогенеза дерева - j, m, v и g (табл. 18) выявило тонкую дифференциацию видов к другому экологическому фактору - воде.

Рассмотрим более подробно потребности листовых деревьев к воде на первых этапах онтогенеза. Исследованные виды в пределах квенцельной возрастной группы образуют практически непрерывный ряд

Таблица 18

Содержание воды в листьях в состоянии насыщения на разных этапах онтогенеза
лиственных деревьев, выросших на питомнике (%). Каневский заповедник

| В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|----------------------------|-----------|
| <i>j</i> | <i>i</i> | <i>lm</i> | <i>i</i> | <i>v</i> | <i>l</i> | | |
| Клен татарский | 61,5±2,4 | Клен татарский | 54,7±0,9 | Клен остролист- ный | 57,7±1,0 | Граб обыкновен- ный | 53,8±0,4 |
| Дуб черешчатый | 61,5±2,2 | Клен остролист- ный | 59,0±0,8 | Клен полевой | 58,4±0,6 | Клен татарский | 55,4±0,24 |
| Граб обыкновен- ный | 61,5±1,2 | Клен полевой | 59,2±0,6 | Граб обыкновен- ный | 59,1±0,8 | Дуб черешчатый | 55,8±0,4 |
| Клен остролист- ный | 62,8±0,9 | Дуб черешчатый | 59,8±0,4 | Клен татарский | 59,5±0,9 | Клен остролист- ный | 56,6±0,4 |
| Клен полевой | 67,5±0,9 | Граб обыкновен- ный | 61,9±0,7 | Дуб черешчатый | 60,4±0,7 | Тополь дрожащий (осина) | 56,7±0,3 |
| Ясень обыкновен- ный | 68,2±1,5 | Вяз шершавый | 64,4±0,5 | Тополь дрожащий (осина) | 64,7±1,0 | Береза бородав- чатая | 56,7±0,5 |
| Вяз шершавый | 69,8±1,5 | Тополь дрожащий (осина) | 65,0±1,2 | Береза бородав- чатая | 66,0±1,3 | Вяз шершавый | 59,7±0,5 |
| Липа сердцевид- ная | 73,6±0,8 | Береза бородав- чатая | 66,0±1,3 | Вяз шершавый | 66,4±0,8 | Липа сердцевид- ная | 60,1±0,4 |
| Береза бородав- чатая | 75,6±1,4 | Ясень обыкновен- ный | 67,3±0,8 | Липа сердцевид- ная | 67,5±0,5 | Клен полевой | 62,2±0,3 |
| Ива козья | 77,0±0,9 | Липа сердцевид- ная | 71,2±0,7 | Ясень обыкновен- ный | 69,4±0,8 | Ясень обыкновен- ный | 63,6±0,2 |
| Тополь дрожащий (осина) | 82,5±0,5 | | | | | | |

Статистическая обработка дана в приложении 7.

по возрастанию содержания воды в листьях (табл. 18, приложение 27). Условно это можно разделить на несколько групп. К первой относятся виды с относительно малым содержанием воды в листьях: дуб, граб и клен. Их можно считать наиболее ксероморфными видами среди деревьев широколиственного леса. Далее располагаются виды с промежуточным содержанием воды: ясень, липа и вяз. К третьей группе принадлежат осина, ива, береза, для которых свойственно значительное содержание воды в листьях в молодом возрасте. В этом ряду групп возрастает требовательность видов к водообеспеченности. Сеянцы видов первой группы могут появляться в наиболее сухих местообитаниях грабового леса (например, лещинниковые и осокниковые ассоциации). Виды второй группы предпочитают сырые ассоциации с большой влажностью почвы. Однако и здесь очень небольшой процент всходов этих относительно теневыносливых видов вызван до конца лета. Так, в год обильного плодоношения они довольно многочисленны вокруг материнских растений и во время весеннего прорастания в этих участках леса трудно пройти, не наступая на их всходы. Три-четыре месяца спустя, в конце вегетационного сезона, нужны тщательные поиски, чтобы вообще найти какое-нибудь молодое растение. Сеянцы третьей группы способны нормально приживаться на трудных стволах и ветках деревьев, моховых полушках, где влажность субстрата не бывает ниже 20-40% в течение всего вегетационного сезона.

Соотношение видов по содержанию воды в общем сохраняется в разных условиях — на лугушке и под пологом грабового леса (табл. 18, приложение 28). Можно заметить, что под пологом леса содержание воды в листьях сеянцев всех видов увеличивается, что свидетельствует об усилении черт мезоморфности в структуре листьев и всего организма.

Анализируя дополнительные показатели отношений сеянцев к водообеспеченности, мы выявили следующие закономерности.

Дефицит насыщения листьев водой характеризует способность семянцев переносить временное ограничение в поступлении воды. На питомнике при 8% влажности почвы наибольший дефицит насыщения водой испытывают самые требовательные к водообеспеченности сеянцы — осина, береза, ива. Уровень смертности этих сеянцев после месячной засухи составляет около 50%. Небольшими значениями дефицита насыщения в этих условиях характеризуются наименее требовательные к воде виды — дуб и граб. Их смертность после месячной засухи составила 4% у дуба, 7% у граба. Остальные виды по дефициту насыщения листьев водой и уровню смертности сеянцев занимают промежуточное положение между видами этих двух групп (табл. 19).

Величина транспирации отражает степень экономности видов в использовании воды. Наиболее экономно используют влагу как виды с относительно высоким содержанием воды в листьях (береза), так и с малым (клены остролистый, татарский и дуб). Из сеянцев лиственных деревьев менее экономно используют влагу — ива, вяз, осина. Обращает на себя внимание высокий уровень транспирации осины, который на порядок выше, чем у других видов. Видимо, в этом свойстве осины отражены особенности тех микростообитаний, которые она осваивает в лесных ценозах: семенные экземпляры этого вида предпочитают приживаться не только на тухлых влажных колодах, но и на оголенных стенках западных вывалов, наполненных водой.

Таким образом, естественные места приживания молодого поколения осины в лесных сообществах достаточно обеспечены водным ресурсом для реализации высокой транспирационной активности ее сеянцев.

Отметим, что западины активно заселяются проростками березы и ивы. Однако береза, в отличие от осины и ивы, не терпит слабую дренированность субстрата и обычно в западинах полностью поги-

бают при избыточном увлажнении в сырой осенний период.

Среди семян лиственных деревьев большая реакция на полив отмечена у высокотребовательных к воде видов - осины, березы и ивы и менее требовательных - клена татарского

Таблица 19

Некоторые показатели отношения однолетних семян лиственных деревьев к воде

| В и д ы | Дефицит на- сыщения во- дой, % | Интенсивность транспирации, мг/дм ² . час | Реак- ция на полив | Отмирание после ме- сячной засухи, % |
|---------------------|--------------------------------------|--|--------------------------|---|
| Дуб черешчатый | 8,6±1,26 | 203±32,5 | 2,0 | 4,2 |
| Клен татарский | 8,7±0,55 | 142±31,1 | 8,1 | 13,0 |
| Грб обыкновенный | 4,3±1,22 | 223±14,0 | 4,1 | 7,3 |
| Клен остролистный | 10,2±1,13 | 199±42,2 | 2,5 | 15,4 |
| Клен полевой | 12,9±2,74 | 252±63,3 | 3,9 | 8,1 |
| Ясень обыкновенный | 16,1±1,52 | 219±54,4 | 2,4 | 8,6 |
| Вяз шершавый | 12,8±2,57 | 367±53,3 | 4,2 | 15,2 |
| Липа сердцевидная | 11,4±0,36 | 209±9,9 | 1,6 | 15,4 |
| Ива козья | 15,7±1,17 | 413±55,0 | 6,8 | 50,0 |
| Береза бородавчатая | 20,2±2,35 | 199±20,2 | 6,2 | 48,1 |
| Осина | 26,7±4,74 | 1980±420 | 7,0 | 50,0 |

н - Реакция на полив рассчитана по формуле:

$$\frac{\text{биомасса семян при полном поливе, г}}{\text{биомасса семян без полива, г}}$$

Характер использования воды растениями зависит от строения корневой системы. Сеянцы, способные формировать корневую систему глубокого типа (дуб, липа, граб, береза), в засушливый период могут использовать влагу нижних горизонтов почвы. Сеянцы видов с поверхностной корневой системой (вяз, клен, осина, ива) довольствуются

запасами воды верхних слоев почвы. Интересно отметить, что у дуба в первый год жизни в мощно развивающуюся корневую систему поступает около 63% пластических веществ, тогда как у других гораздо меньше: от 43% у ясеня, до 27% у граба (рис. 8, гл. 3).

Одно из приспособлений к существованию в условиях ограниченной водообеспеченности летом — использование сеянцами обильной весенней влаги. Из всех лиственных деревьев наиболее активно используют весеннюю влагу сеянцы клена остролистного, они появляются с первыми проталинами снега. Например, в 1988 г. их заметили 28 марта, сеянцы других видов — после 2 мая. Таким образом, клен остролистный к началу лета успевает сформировать достаточно мощную корневую систему, способную в сухой период улавливать влагу из большого объема почвы.

Определение содержания воды в листьях более взрослых деревьев показало, что содержание воды уменьшается с возрастом. Это свидетельствует об усилении черт ксероморфности в структуре листьев и всего организма. Изменяется и соотношение видов по требовательности к воде: если осина, ива и береза в первый год жизни необычайно требовательны к воде, то с переходом в генеративное состояние их требовательность в водообеспеченности уменьшается и приближается к таковой у видов группы дуба (табл. 18).

При ухудшении водоснабжения у сеянцев сокращается транспирирующая поверхность, что позволяет растению более экономно использовать влагу. Эти изменения приводят к уменьшению продуктивности растения (рис. 14). Однако с уменьшением поглощающей поверхности меняется функциональное состояние листа: возрастает УИЦ и интенсивность нетто-ассимиляции (рис. 14). Отмеченные изменения способствуют поддержанию гомеостаза в отношении водного и ассимиляционного режимов растения²⁶, что расширяет возможности сеянцев в

* — Сноска на следующей странице.

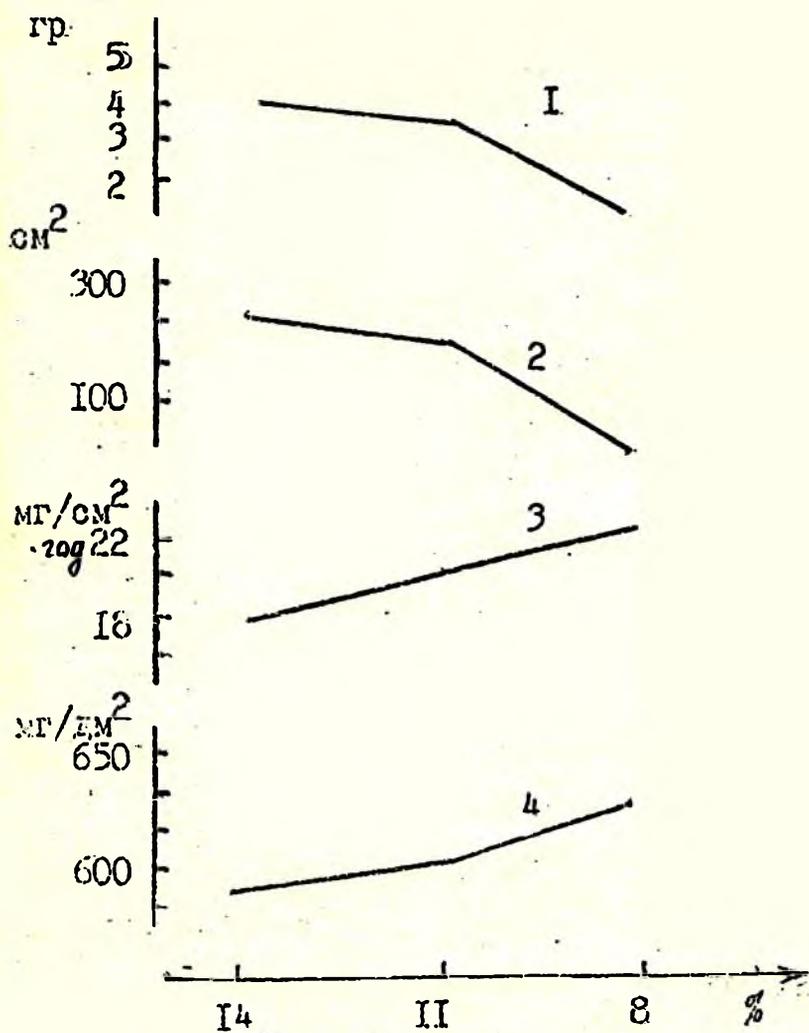


Рис. I4. Изменение продуктивности (I), площади ^лстьев (2), интенсивности нетто-ассимиляции (3) и удельной плотности листьев (4) у сеянцев лиственных деревьев первого года, выращенных на питомнике, при ухудшении водоснабжения. По вертикали - параметры; по горизонтали - влажность почвы.

заселении разных местообитаний. Этот пример подтверждает тот тезис, что с изменением экологических условий меняется световое растение.

Условия внешней среды сказываются и на теневыносливости. Определение светового минимума подроста над кустовыми особями подроста клена остролистного и ясени в сытевой и осоково-китливой ассоциациях выявило, что теневыносливость клена и ясени выше в более влажных условиях (табл. 20).

Таблица 20

Световой минимум клена остролистного и ясени в разных по влажности условиях, % от полной освещенности

| В и д | Сытевая ассоциация | Осоково-китливая ассоциация |
|--------------------|--------------------|-----------------------------|
| Клен остролистный | 0,27 ± 0,016 | 0,32 ± 0,017 |
| Ясень обыкновенный | 0,38 ± 0,008 | 0,45 ± 0,010 |

Краткое рассмотрение отношения лиственных деревьев к водообеспеченности выявило необходимость учета фактора влагообеспеченности при детальном исследовании связи лиственных деревьев с солнечной радиацией. Водопотребность сеянцев определяет своеобразие размещения видов в ценозе. Для березы, ивы и осины оптимальные условия создаются на развалах старых деревьев с их насыщенными влагой перегнивавшими стволами; для вяза, ясени, липы, кленов полевого и остролистного — в условиях меньшей влажности, на почве в сытевых и осоково-сытевых ассоциациях. Для дуба, граба и клена татарского даже напряженный водный режим китливой и осоковой ассоциаций не является лимитирующим фактором развития.

* — В основе способности растения регулировать свою продуктивность при изменяющихся условиях среды лежит отсутствие жесткой функциональной соподчиненности между разными уровнями структуры фотосинтетического аппарата. Об этом свидетельствуют расчеты парных коэффициентов корреляций: так, сильная корреляционная зависимость обнаружена между продуктивностью и признаками фотосинтетического аппарата органического уровня (площадь и масса листьев), слабая — между продуктивностью и суборганическими признаками (нетто-ассимиляция, УПЦ) — приложение 10.

Выводы:

1) Предварительный анализ отношения лиственных деревьев к влагообеспеченности позволил выделить группы видов со сходными потребностями. Так, в ювенильном возрастном состоянии наибольшую потребность в водообеспеченности проявляют осина, ива и береза, наименьшую - дуб, граб и виды кленов. Остальные виды по потребности в водообеспеченности занимают промежуточное положение между этими крайними группами.

2) С возрастом соотношение видов по содержанию воды в листьях меняется: в первые годы жизни максимальное содержание воды в листьях отмечено у осины, ивы, березы, в последующие - у липы, ясени и вяза.

3) Характер использования воды растением зависит как от морфологических особенностей особи, так и от ее сезонного ритма роста и развития.

4) Проведенные предварительные исследования показывают отсутствие четких корреляций между изученными характеристиками отношения лиственных деревьев к свету и водообеспеченности. Так, среди видов, предъявляющих относительно малую требовательность к водообеспеченности, есть относительно слабые (дуб) и сильные (клен остролистый) по теневыносливости виды. Специфичность реакции различных видов деревьев на разные экологические факторы позволяет сингулярно в целом использовать любые микроместообитания в сообществе, освобождающихся в результате естественных биогеоценотических процессов.

Глава 6. СРАВНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ

В настоящей главе рассмотрен собственный материал по экологии лиственных деревьев и проведено сопоставление ценологических признаков биологических свойств лиственных деревьев с некоторыми особенностями их экологии.

Описание биологических особенностей древесных видов широколиственных лесов по интегральным свойствам:

1. Реактивность видов характеризуется комплексом частных свойств поведения (Смирнова, 1980, 1987). В данной работе реактивность видов оценивалась по репродуктивной способности, скорости роста в высоту на начальных этапах онтогенеза, по темпам накопления биомассы, соотношению путей утилизации органического вещества, образованного при фотосинтезе, и темпам развития.

Репродуктивная способность. Важной характеристикой репродуктивной способности является семенная продуктивность. Она, наряду с вегетативной подвижностью, играет существенную роль в самоподдержании популяции в ценозе (Ценопопуляции растений, 1988). Динамическое сочетание этих способов размножения определяет устойчивость видов: если семенным способом размножения в популяцию вносятся генетическое разнообразие, необходимое в изменяющихся условиях среды, то вегетативное размножение обеспечивает гомозиготность, выгодную в стабильных ситуациях (Heslop-Harrison, 1964; цит. по Первухиной, 1970; Левина, 1971).

Поскольку плодоношение деревьев зависит от ценологической и экологической ситуации, то для получения сравнимых данных, репродуктивная способность оценивалась у особей, выросших в условиях свободного роста при зарастании залежей. В этих местобитаниях реальная семенная продуктивность близка к потенциальной.

По семенной продуктивности все изученные виды можно разделить на три группы. К первой относятся собственно реактивные (пионерные) виды: ива, осина, береза. У этих видов реальная семенная продуктивность значительно выше, чем у широколиственных видов (табл. 21).

Большая семенная продуктивность собственно реактивных видов сохраняется до конца жизни: так, на одном старом генеративном дереве березы мы насчитали до 9 млн. семян, осины - 3 млн. Кроме того, для ивы козьей, осины и березы свойственно раннее начало плодоношения при сравнительно небольшой массе дерева (табл. 21). Одновременно собственно реактивные виды обладают легкими семенами с эффективными средствами их разноса на далекие расстояния для поиска подходящих условий для прорастания (Левина, 1987).

Ко второй группе принадлежат дуб, ясень, клен, липа, у которых семенная продуктивность на несколько порядков меньше, чем у собственно реактивных видов. Биомасса и возраст первого плодоношения у этих видов значительно выше, чем у березы, осины и ивы. Относительно большой возраст вступления в пору плодоношения, видимо, коррелирует с их способностью переносить длительный период угнетения под пологом леса. Различия в семенной продуктивности между мелколистными собственно реактивными видами и широколиственными видами подтверждаются исследованиями других авторов (Морозов, 1970; Молчанов, 1967). Так, согласно литературе, урожай семян осины составляет 0,5 млрд. семян на га (Слига, 1986), у березы - до 0,3 млрд., тогда как у широколиственных деревьев он значительно меньше - от 0,004 до 0,0006 млрд. на га (Молчанов, 1967). Этими авторами также показано, что у широколиственных видов годовые интервалы между пиками плодоношения гораздо больше, чем у мелколистных видов.

Таблица 21

Некоторые характеристики плодоношения лиственных деревьев в условиях свободного роста

| В и д ы | Минимальный возраст нача- ла плодоноше- ния, годы | Сухая биомасса деревя в I-й год плодоноше- ния, кг | Семенная продуктивность, число семян на I дерево | | средневозраст- ное генератив- ное состояние (40-50 лет) |
|-------------------|--|---|---|-------------------------|--|
| | | | молодое генеративное сос- тояние | в 20 лет | |
| | | | в первый год плодоношения | в 20 лет | |
| Береза | 6 | 6,8 | 16610 | 11352000 ⁺) | 90000000 |
| Ива козья | 4 | 0,2 | 5000 | 15579806 | 38700000 |
| Осина | 8 | 12,0 | 12000 | - | 23500000 |
| Груша | 7 | 9,3 | 40 | - | 524000 |
| Граб | 11 | 26,9 | 12320 | 31040 | 500000 |
| Вяз | 16 | 22,8 | 4760 | 165200 | 4965000 |
| Ясень | 12 | 29,2 | 390 | - | 170000 |
| Дуб | 13 | 13,6 | 135 | - | 112000 |
| Клен остролистный | 11 | 25,3 | 408 | - | 466000 |
| Клен полевой | 12 | 15,4 | 58 | 24730 | 832000 |
| Клен татарский | 10 | 1,5 | 616 | - | 4566000 |
| Липа | 16 | 22,4 | - | 18108 | 583000 |
| Ель | 13 | | | | 372000 1536612 |

+) Семенная продуктивность дана для 11-летней особи.

Третья группа, в которую включены вяз и граб, по рассматриваемым количественным показателям репродуктивной способности, занимает промежуточное положение между двумя первыми группами. По возрасту и биомассе начала плодоношения они сходны с видами второй группы. По продукции семян они ближе к собственно реактивным видам (табл. 21). Однако в зрелом генеративном состоянии они образуют на один-два порядка семян меньше, чем осина, береза, ива. Так, на одном средневозрастном дереве березы нами было насчитано около 90 млн. семян, тогда как у вяза - 5 млн., а у граба - 0,5 млн. семян.

Разбор частных признаков репродуктивной способности растений показал, что можно выделить взаимосвязанные признаки: 1) позднее начало плодоношения при большой массе дерева и относительно малая семенная продуктивность, 2) раннее начало плодоношения при небольшой массе дерева и высокая семенная продуктивность.

Скорость роста в высоту на начальных этапах онтогенеза. Биологический смысл роста в высоту - вынести вершину кроны для беспрепятственного пользования светом. Скорость роста дерева на всех стадиях его развития определяется двумя группами факторов - факторами среды и факторами наследственности. Видоспецифичность скорости роста, видимо, тесным образом связана с экологическими условиями конкретных местообитаний климаксового леса, ресурсы которого осваивал вид. Попробуем с этой точки зрения рассмотреть особенности роста в высоту конкретных видов.

Для получения сравнимых данных и уменьшения искажений, связанных с влиянием неблагоприятных факторов внешней среды, материал по скорости роста собирался в оптимальных условиях развития: сеянцы первых годов жизни - на питомнике с регулярным поливом (см.

гл. I), остальные особи с достаточно развитой корневой системой и соответственно более устойчивы к колебаниям внешних условий — на залежах. В этих местообитаниях скорость роста деревьев близка к потенциальной.

На основании сравнения текущего прироста по высоте можно выделить три группы видов (табл. 22, рис. 15).

К первой группе относятся виды с относительно постоянными и малыми значениями текущего прироста: клен татарский, клен полевой, липа, граб и дуб (рис. 15). Вполне вероятно, что такой текущий прирост свидетельствует об относительном постоянстве световых условий их местообитаний в лесных ценозах. Для одних видов (дуб, граб, клен татарский) эти условия смещены в более светлые местообитания, для других — в более темные (табл. 10). Среди этой группы минимальные приросты характерны для кленов полевого и татарского.

Во вторую группу объединены клен остролистный, вяз и ясень. В сравнении с видами первой группы их скорости роста в высоту являются весьма непостоянными и быстро меняющимися с возрастом: в первые годы их текущий прирост по высоте значительно выше остальных видов. Однако после бурного роста наступает спад и значения текущего прироста становятся близкими к первой группе (рис. 15). Различия между видами этой группы касаются времени спада: ясень — после 4 лет, клен остролистный — после 6, вяз — после 15 лет. Ценогический смысл максимального роста в высоту на начальных этапах онтогенеза в том, что возобновление этих видов появляется в наиболее темных местообитаниях ценоза, поэтому единственная возможность выйти в верхний ярус — это максимально использовать прорывы в верхнем пологе, появляющиеся время от времени.

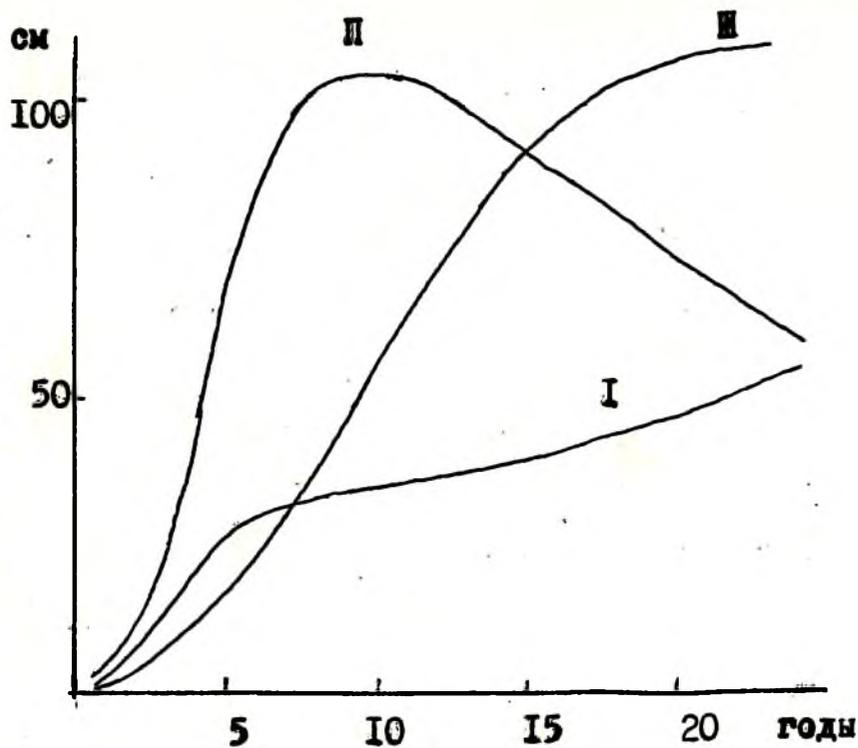


Рис. 15. Обобщенный текущий прирост по высоте лиственных деревьев в условиях свободного роста. Группы видов: I - дуб черешчатый, граб, липа, клен полевой, клен татарский, II - клен остролиственный, вяз шершавый, ясень. III - береза, осина, ива. По оси абсцисс - классы возраста, по оси ординат - текущий прирост. Кривые составлены на основе табл. 22.

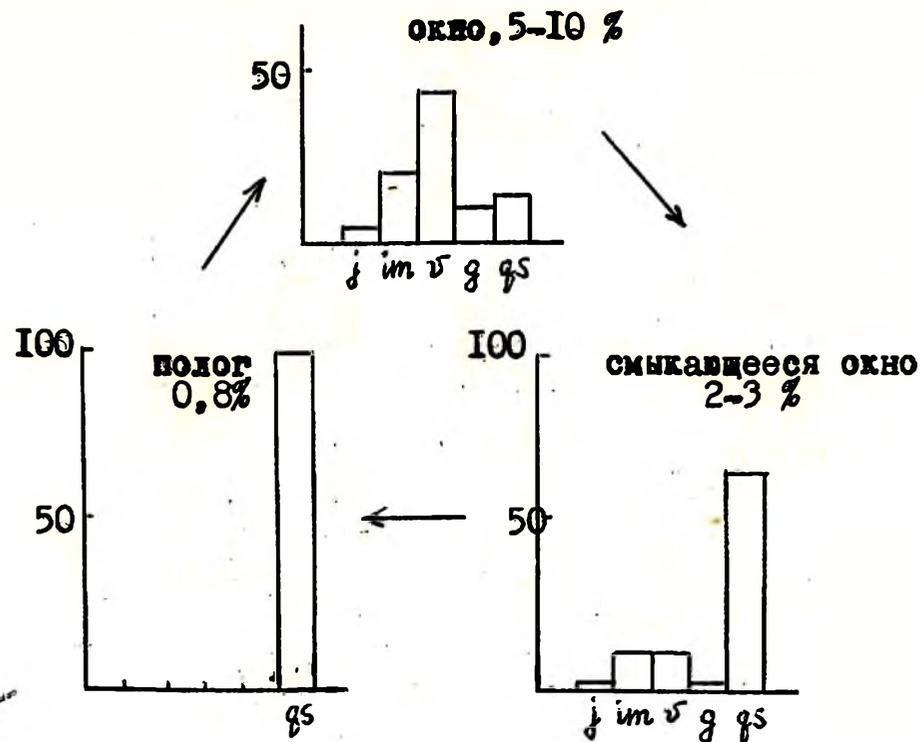


Рис. 16. Циклическое развитие популяционных докусов лещины обыкновенной в грабовом лесу Канского заповедника. По оси ординат - проценты, по оси абсцисс - возрастные состояния. Цифры над спектрами - освещенность, qs - квазисенильные особи ("торчки")

Таблица 22

Текущий прирост по высоте (см) лиственных деревьев в условиях свободного роста.
Каневский государственный заповедник

| В и д ы | В о з р а с т, л е т | | | | | | | | | |
|--------------------------------|----------------------|------|--------|--------|--------|--------|-------|-------|-------|--|
| | I | 2 | 3 | 4 | 5-6 | 7-8 | 9-10 | 11-15 | 16-25 | |
| Р е а к т и в н ы е | | | | | | | | | | |
| Ива козья | 11±2 | 31±3 | 43±4 | 67±6 | 85±9 | 72±11 | 94±6 | 70±9 | - | |
| Осина | 11±1 | 43±6 | 50±6 | 63±14 | 84±13 | 116±21 | - | - | - | |
| Береза | 10±2 | 44±4 | 49±4 | 64±5 | 84±5 | 93±8 | 109±7 | 101±4 | 108±9 | |
| Вяз | 40±3 | 92±7 | 120±10 | 104±11 | 102±15 | 109±22 | 79±12 | 74±9 | 44±5 | |
| Граб | 13±1 | 30±5 | 56±6 | 44±5 | 51±6 | 82±16 | 53±7 | 49±12 | - | |
| К о н к у р е н т н ы е | | | | | | | | | | |
| Дуб | 24±2 | 33±2 | 48±5 | 36±4 | 39±4 | 49±4 | 51±5 | 54±4 | 44±5 | |
| Ясень | 21±1 | 85±7 | 80±4 | 66±6 | 54±7 | 54±7 | 53±4 | 57±4 | - | |
| Т о л е р а н т н ы е | | | | | | | | | | |
| Клен остролистный | 54±3 | 95±3 | 71±6 | 82±13 | 74±10 | 72±8 | 79±13 | 57±6 | 30±4 | |
| Липа | 41±3 | 47±4 | 44±4 | 42±3 | 44±3 | 47±4 | 44±6 | 53±9 | 40±7 | |
| Клен полевой | 21±1 | 28±4 | 28±2 | 30±3 | 38±4 | 45±4 | 60±6 | 63±7 | 67±11 | |
| Клен татарский | 26±3 | 23±2 | 18±3 | 25±5 | 26±3 | 35±6 | 29±4 | 47±14 | - | |

- 104 -

В третью группу включены береза, осина, ива. Общим свойством этих видов является относительно быстрая и равномерная скорость роста в высоту. Обладая малым запасом пластических веществ в семени, осина, береза и ива на первых порах уступают по высоте широколиственным видам. Однако на втором году жизни по значениям текущего прироста они обгоняют виды первой группы, на 6-й год - виды второй группы (рис. 15, табл. 22). Равномерность увеличения текущего прироста и слабая теневыносливость этих видов свидетельствуют об их особой регенерационной нише (Влиев, 1977) или нише возобновления - в "окнах" больших размеров, где высокая освещенность характеризуется стабильными значениями и где достаточно места для их беспрепятственного развития.

Итогом видоспецифической скорости роста является дифференциация деревьев по высоте. Так, к 15 годам в условиях оптимального роста практически все деревья становятся достаточно большими, достигая высоты: вяз, осина - 13 м, береза - 12 м, ива, клен остролистый - 10 м, ясень - 9 м, граб - 8 м, дуб, клен полевой, липа - 7 м, клен татарский - 5 м. Приведенные цифры отражают максимально возможные высоты пятнадцатилетних деревьев в условиях свободного роста для Среднего Приднепровья (Каневский заповедник).

Темпы накопления биомассы. Этот признак также можно использовать для характеристики степени реактивности видов. Так у осины масса годичных сеянцев превосходит массу семян в 5333 раза, у ивы 10000, березы - 5000, у вяза - 1708, тогда как у липы - 271, клена татарского - 203, ясеня - 197, клена остролистного - 144, клена полевого - 88, граба - 77, дуба - 47 раз. Приведенные цифры свидетельствуют, что темпы накопления биомассы собственно реактивными видами и вязом на 1-2 порядка выше, чем у других видов. Примерно такие же различия отмечены, если сравнивать биомассу сеянцев пер-

вого года и биомассу 3-5-летних сеянцев: ива - 148, осина - 136, береза - 140, вяз - 100, граб - 48, клен остролистный - 19, ясень - 17, дуб - 9, липа и клен полевой - 8, клен татарский - 2.

Исключительно быстрый рост некоторых древесных видов связан с их физиологическими особенностями. Напомним, что такие быстро-растущие виды как береза, осина, ива и вяз, на первых этапах онтогенеза сравнительно большую часть ассимилятов направляют на формирование листьев (что приводит к более быстрому увеличению размеров растения). На последующих этапах относительно быстрый рост обеспечивается большой площадью листьев и высокими значениями фотосинтеза. Другими словами, для этих видов свойственно одновременное сочетание экстенсивного и интенсивного способов использования света (см. гл. 3).

Темпы развития. Темп развития - другой частный признак реактивности. В качестве показателей темпов развития в работе использовались длительность прегенеративного периода и темпы прохождения начальных этапов онтогенеза под пологом леса (см. табл. 21, 16). Ранее было отмечено, что наиболее короткий прегенеративный период в условиях свободного роста при зарастании залежей свойственен иве, осине и березе. Остальные виды вступают в пору плодоношения в более позднем возрасте (табл. 21). Более глубокую дифференциацию видов по темпам развития дает изучение особенностей начальных этапов онтогенеза деревьев в лесном сообществе. Рассматривая данные таблицы 16, можно отметить, что быстрые темпы прохождения начальных этапов онтогенеза - j, m_1, m_2 - в условиях грабового леса, наряду с березой и ивой, свойственны осине, дубу, грабу и вязу.

Подводя итоги анализа выраженности реактивных признаков у исследованных древесных видов, можно сказать, что по этим призна-

как они образуют континуум. Максимальная степень выраженности реактивности обнаружена у березы, осины, ивы. За ними следуют вяз и граб, а затем все остальные виды. Максимальная выраженность частных признаков реактивности у осины, березы, ивы, граба и вяза свидетельствует о их высокой способности к захвату периодически освобождающихся хорошо освещенных микроместобитаний в сообществе. Реактивность вяза усиливается относительно высокой вегетативной подвижностью, а граба - способностью образовывать многочисленную травянистую поросль после рубок (Кутылина, 1987).

П. Конкурентоспособность (или интенсивность использования среды, энергия жизнедеятельности) зависит от таких конкретных показателей, как интенсивность фотосинтеза, транспирации, поглощательной деятельности корней, степени насыщения надземной и подземной среды активно работающими частями растения и т.д. (Смирнова, Чистякова, 1980). Собственный полевой материал позволяет описать конкурентоспособность растений, используя среднегодовой прирост биомассы и биомассу особи, приходящуюся на единицу площади проекции кроны.

Биомасса особи, приходящаяся на единицу площади проекции кроны характеризует интенсивность использования среды и в связи с этим является одним из существенных конкретных проявлений конкурентоспособности. Максимальные значения этого признака во всех возрастных состояниях свойственны дубу и ясню, минимальные - толерантным видам (табл. 23).

Анализ литературных данных и их переосмысление позволили оценить интенсивность использования среды растениями также по среднегодовому приросту биомассы, который является интегральной характеристикой ряда физиолого-биохимических особенностей растения. Вполне естественно, что при объяснении его выраженности у растений,

Таблица 23

Показатели интенсивности использования среды листовыми деревьями разных возрастных состояний, выросших под пологом грабового леса Каневского заповедника

| В и д ы | Величина нетто-ассимиляции, мг/см ² .год | | | | | Биомасса особи, приходящаяся на единицу площади проекции кроны, кг/м ² | | | | |
|--------------------------------|--|-----------|-----------|------------|-------|---|--------|-------|----------------------|--|
| | j | im_1 | im_2 | v_1 | v_2 | im_1 | im_2 | v_1 | v_2 | |
| К о н к у р е н т н ы е | | | | | | | | | | |
| Дуб | 12,38±0,97 | 6,87±0,37 | 7,82±0,26 | 11,61±0,90 | 13,11 | 0,23 | 0,40 | 1,20 | 2,20 | |
| Ясень | 3,33±0,11 | 4,50±0,22 | 6,25±0,26 | 8,26±0,37 | 9,67 | 0,27 | 0,66 | 0,80 | 2,10 | |
| Р е а к т и в н ы е | | | | | | | | | | |
| Береза | 4,60±0,30 | 6,64±0,26 | 6,62±0,14 | 8,14±0,77 | 11,91 | 0,21 | 0,28 | 0,60 | 1,80 ^{1,80} | |
| Осина | 5,01±0,30 | 6,99±0,50 | 6,78±0,11 | 8,77±0,71 | 12,34 | 0,18 | 0,19 | 0,40 | 1,10 ^{1,10} | |
| Ива | 4,11±0,45 | 6,01±0,23 | 6,73±0,09 | 8,83±0,65 | 11,55 | 0,22 | 0,26 | 0,50 | 1,10 | |
| Вяз | 4,08±0,26 | 3,45±0,13 | 3,89±0,12 | 4,66±0,17 | 7,83 | 0,14 | 0,22 | 0,30 | 1,20 | |
| Граб | 5,37±0,50 | 4,45±0,15 | 4,38±0,08 | 5,30±0,15 | 5,94 | 0,24 | 0,22 | 0,40 | 0,90 | |
| Т о л е р а н т н ы е | | | | | | | | | | |
| Клен остролистн. | 4,10±0,11 | 3,61±0,08 | 3,63±0,09 | 3,40±0,12 | 3,31 | 0,15 | 0,34 | 0,30 | 0,40 | |
| Клен полевой | 3,28±0,13 | 3,45±0,06 | 3,62±0,11 | 3,93±0,08 | 5,60 | 0,16 | 0,29 | 0,40 | 1,00 | |
| Клен татарский | 3,60±0,08 | 4,38±0,12 | 5,73±0,27 | 6,32±0,08 | - | 0,18 | 0,29 | 0,60 | - | |
| Липа | 2,71±0,09 | 3,01±0,08 | 3,35±0,09 | 3,87±0,23 | 4,83 | 0,17 | 0,30 | 0,30 | 0,40 | |

пришлось еще раз прибегнуть к части уже обсуждавшихся признаков, которые его определяют (УПН, интенсивность фотосинтеза и нетто-ассимиляции, площадь листьев и др.).

В сходных возрастных состояниях и в одних и тех же экологических условиях листовые деревья имеют разную биомассу (табл. 4-8). Данные по среднегодовым приростам биомассы, приводимые разными авторами несколько различаются, но всегда отмечается, что прирост биомассы дуба и ясеня в зрелом генеративном состоянии значительно больше, чем у других видов (Моисеенко, 1955а, б; Карпов, 1956; Логунов, Моисеенко, 1959; Козловский, Павлов, 1967; Дзедовой, 1978; Смирнова, Чистякова, 1982). Однако, среднегодовой прирост биомассы по-разному меняется у разных видов в ходе онтогенеза. Если сравнить начальные этапы онтогенеза, то дуб и ясень уступают лидерство по конкурентоспособности попеременно разным видам: в первые три года клену остролистному, а затем вязу, березе, иве и осине. Чем можно объяснить некоторое преимущество этих видов в молодости? У клена — ранним весенним прорастанием семян, позволяющим к началу активного вегетационного периода сформировать достаточно мощную корневую систему, а в летний период основное усилие направить на развитие светособирающей системы (табл. 4). У пионерных видов и вяза — сочетанием экстенсивного и интенсивного способов использования света. Однако собственно реактивные виды и вяз в ценозах живут недолго: ива до 40-50 лет, береза, осина — до 80, а вяз — до 120 лет. Быстрое старение собственно реактивных видов связано со слабой лабильностью фотосинтетического аппарата, который не способен приспосабливаться к затеняющему влиянию по-днесущесомыных видов.

Сравнение дуба и ясеня с другими широколиственными видами (липой, грабом, кленом остролистным) показывает их сходство по

площади листьев. Однако стабильно высокая интенсивность фотосинтеза и нетто-ассимиляции (табл. 4-8, гл. 3; табл. 13, гл. 4; табл. 23) приводят к тому, что они занимают ведущее положение по продуктивности. Это свойство, а также наибольшая длительность жизни дуба и ясеня, выводит их на ведущие позиции в ценозе.

Ведущая роль дуба и ясеня проявляется в создании наиболее крупного типа мозаики лесных ценозов: "окна", необходимые для нормального оборота поколений дуба, обеспечивают возобновление всех сопутствующих видов, а также, в наибольшей длительности оборота поколений: за время развития одной парцеллы дуба и ясеня (от заселения подростом до гибели старых деревьев) происходит неоднократная смена парцелл сопутствующих видов (Смирнова и др., 1986).

Ш. Т о л е р а н т н о с т ь (или пациентность). Под толерантностью обычно понимают экологические пределы существования видов животных и растений (Одум, 1975; Ппанка, 1981). Эти экологические пределы могут быть обусловлены абиотическими и биотическими факторами. Одним из вариантов толерантности считается фитоценотическая толерантность (пациентность). Ранее были показаны основные проявления, характеризующие этот вариант толерантности у растений (Смирнова, Чистякова, 1980; Смирнова и др., 1984). Много в работе анализируется интенсивность физиологических и ростовых процессов при ограниченной освещенности под пологом леса, а также способность древесных растений переходить в квазисенильное состояние.

Интенсивность физиологических и ростовых процессов. Большинство древесных видов способны длительно существовать при световом дефиците под пологом леса. Понимание выносливости этих видов лежит в их физиологии. Рассмотрим конкретный пример — изменчивость УШ и продуктивности у ивнильных растений, выросших в двух контрастных условиях: I) в условиях питомника при 100% освещенности и регулярном уходе. Для большинства видов здесь отмечены оптималь-

ные условия развития; 2) в лесу при хроническом дефиците света (стрессовые условия).

Влияние экологического стресса на продуктивность и УШЛ отражены в таблице 24.

Приведенный в табл. 24 ряд цифр позволяет сделать два заключения: I) Влияние светового дефицита сильнее сказывается на продуктивности организма, нежели на УШЛ. Этот результат подтверждает вывод, полученный ранее А.Г. Мокроносовым (1981): структуры низших уровней фотосинтетического аппарата отличаются более высокой стабильностью, чем структуры более высоких уровней; II) Среди древесных растений широколиственные виды способны в значительно большей мере, чем мелколиственные, сокращать удельную плотность листьев и продуктивность (табл. 24). Так, у широколиственных деревьев происходит многократное уменьшение продуктивности: от 16 раз у дуба до 303 раз у клена остролистного. Это свойство у широколиственных деревьев базируется на относительно слабой интенсивности дыхания в условиях затенения (Цельншкер, 1978). Способность снижать энергетические затраты в неблагоприятных условиях среды сводит к минимуму опасность гибели от светового голода. Все это позволяет подросту длительно существовать на предельном низком уровне жизни с минимальными тратами органического вещества. Однако, широколиственные виды при всей их близости не однородны в этом отношении (табл. 24).

Степень выносливости древесных видов может быть выявлена также, если сравнивать длительность жизни подроста, выросшего под пологом леса (гл. 4, табл. 16, приложение 5-8). Наименьшей длительностью жизни отличаются мелколиственные деревья (осина, ива, береза). Слабая выносливость этих видов связана с тем, что их семенные экземпляры обладают более высокой интенсивностью дыхания

в условиях затенения (Цельникер, 1978). Преимущества эти виды получают только при колонизации крупных "окоп". В этой группе несколько больше фитоценотической пластичностью отличается осина. Тонкие корни осины, поврежденные роющими животными, дают многочисленные придаточные почки, из которых развиваются корневые отпрыски. Затененные отпрыски быстро засыхают, а на их смену из придаточных почек или из спящих почек в основании надземных побегов развиваются новые надземные побеги. Этот процесс повторяется из года в год. Многократно ветвящиеся отпрыски крайне низкой жизнеспособности часто встречаются в сомкнутых ценозах (Турский, 1954; Лашинский, 1989).

Таблица 24

Соотношение продуктивности и УПД в оптимальных и стрессовых условиях у кивеньных особей лиственных деревьев

| В и д ы | Показатели | |
|----------------------|---|------------------|
| | Продуктивность, г/год У П Д, мг/дм ² | |
| | ОПТИМУМ : СТРЕСС | ОПТИМУМ : СТРЕСС |
| Береза | 1,10 : 0,79 = 1,39 | 569 : 263 = 2,16 |
| Осина | 0,40 : 0,82 = 0,49 | 492 : 211 = 2,33 |
| Ива | 0,80 : 1,05 = 0,76 | 440 : 196 = 2,24 |
| Дуб | 14,20 : 0,87 = 16,3 | 750 : 323 = 2,32 |
| Граб | 1,30 : 0,05 = 26,0 | 650 : 264 = 2,46 |
| Вяз | 11,10 : 0,05 = 222 | 707 : 209 = 3,38 |
| Клен татарский | 8,10 : 0,11 = 73,6 | 712 : 260 = 2,74 |
| Клен полевой | 4,70 : 0,07 = 67,1 | 666 : 239 = 2,79 |
| Клен остролиственный | 18,20 : 0,06 = 303 | 654 : 219 = 2,99 |
| Липа | 8,40 : 0,15 = 56 | 507 : 165 = 3,07 |
| Ясень | 14,20 : 0,05 = 284 | 975 : 186 = 5,16 |

Фитоценотическая толерантность растений определяется также способностью переходить в квазисенильное состояние (образование "торчков"). Определение абсолютного возраста "торчков" на срезах через среднюю часть ксиллоподия показало, что продолжительность

жизни отдельных особей может достигать 50 и более лет (табл. 25). По этим данным длительность жизни "торчков" дуба несколько меньше, чем у остальных широколиственных видов - 29 лет. У березы, осины, ивы в грабовом лесу не было обнаружено "торчков". Однако отдельные находки "торчков" этих видов в других лесных ценозах позволяют предположить, что в климаксовых ценозах с разнообразной световой обстановкой роль квазисенильных особей в популяциях пионерных видов была существенной.

Роль квазисенильных особей в ценопопуляциях всех видов широколиственных деревьев была исследована в дубово-грабовых и буковых лесах СССР (Смирнова и др., 1984, 1989б). В этих работах показано, что квазисенильные экземпляры представляют собой своеобразный популяционный резерв, т.к. составляют существенную часть в стабильной, хорошо прижившейся части потомства.

Таблица 25

Характеристика "торчков" широколиственных деревьев

| В и д н | В о з р а с т , л е т | | | | |
|---------|-----------------------|-------------------|----------------|----------|-----|
| | минималь- ный | максималь- ный | средний | | |
| | | | $M \pm m$ | σ | N |
| Дуб | 7 | 29 | $14,7 \pm 1,0$ | 5,2 | 27 |
| Граб | 9 | 49 | $18,9 \pm 2,2$ | 9,7 | 20 |
| Вяз | 13 | 48 | $29,9 \pm 2,3$ | 9,6 | 18 |
| Липа | 17 | 50 | $24,3 \pm 3,2$ | 12,8 | 16 |
| Клен о. | 14 | 44 | $29,0 \pm 1,3$ | 7,5 | 34 |
| Клен п. | 15 | 52 | $28,7 \pm 2,0$ | 9,4 | 23 |
| Ясень | 12 | 50 | $26,6 \pm 1,6$ | 9,1 | 33 |

Роль квазисенильных особей прослежена нами в циклическом развитии популяционных докусов лещины обыкновенной в грабовых лесах Каневского заповедника (приложение 9, рис. 16). Описание

изменений возрастного состава и численности дожусов лещины проведено в следующем ряду: лес с сомкнутым пологом — освещенность 0,8%; "окно" в пологе леса — освещенность 5-10%; смыкающееся "окно" в лесу — освещенность 2-3% от полной. Исследования показали, что под пологом леса все особи лещины находятся в квазисенильном состоянии, а численность их по расчетам на опытных площадках составляет 271 экз. на га. С образованием "окон" большая часть квазисенильных особей переходит в генеративное состояние и существенно исполняет популяцию семенными и вегетативными особями. На опытных площадках общая численность лещины при этом возросла до 679 экз. на га. При смыкании полога из нового поколения леса освещенность на уровне травяного покрова вновь снижается, а генеративные особи и новое поколение лещины постепенно превращаются в "торчки". В этом состоянии они вновь способны длительно ожидать образования нового "окна". Очевидно, что квазисенильное состояние не является случайным, а зачастую представляет единственный способ сохранения потомства древесных видов в условиях недостаточной освещенности. Как только световая обстановка в сообществе меняется в лучшую сторону (вывал, рубка), квазисенильные растения переходят к плодоношению.

Анализ количественных проявлений фитоценотической толерантности растений показывает, что виды по этому интегральному свойству также образуют континуальный ряд от слабо толерантных видов (ива, береза, осина) до видов с яркой выраженностью этого свойства (клен полевой, клен остролистый, липа).

Надо отметить, что по мере расширения набора биологических признаков, определяющих фитоценотически значимое поведение видов, возрастает число вариантов, объединяющих все более малочисленные группы видов. В конечном итоге мы можем прийти к пониманию цено-тической уникальности каждого вида. Это неизбежное явление позна-

ния. Оно необходимо для учета всевозможных приспособлений растительных организмов для совместного существования. Но параллельно дифференциации, естественно, необходимо искать пути интеграции наших знаний о частных признаках поведения (стратегий) растений. Если древесную синузину составляют примерно 25 видов, с которыми трудно отдельно оперировать в исследовании функциональной структуры ценоза, то много сложнее работать с 2 сотнями лесных видов. Логическим завершением этой интеграции на сегодняшний день является представление о фитоценотипах (типах стратегии) (см. приведенную в гл. I классификацию).

Выделение подтипов в этой классификации вызвано отсутствием тождественного распределения видов по частным признакам поведения. Так, например, среди конкурентных видов у ясеня, больше чем у дуба, выражены некоторые черты фитоценотической толерантности, а среди реактивных видов свойства толерантности присущи в большей мере вязу и грабу, чем березе, иве и осине.

СВЯЗЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ С ЭЛЕМЕНТАМИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА

1. Р е а к т и в н ы е. По экологии наиболее близкими среди реактивных видов оказались береза, осина и ива. Им свойственны низкая теневыносливость, высокая требовательность в первые годы жизни к водообеспеченности, а также изменчивый характер светолюбия — минимальное светолюбие в молодости и максимальное в зрелом возрасте. Для приживания их семян необходимы особо благоприятные условия — высокая освещенность и влажность субстрата, возникающие обычно в "окнах" на крупных групповых вывалах старых деревьев (рис. 17, фото 1,2). Площадь таких "окон", обычно больше 300–500 м². Особенности экологии этих видов связаны с их биологическими чер-

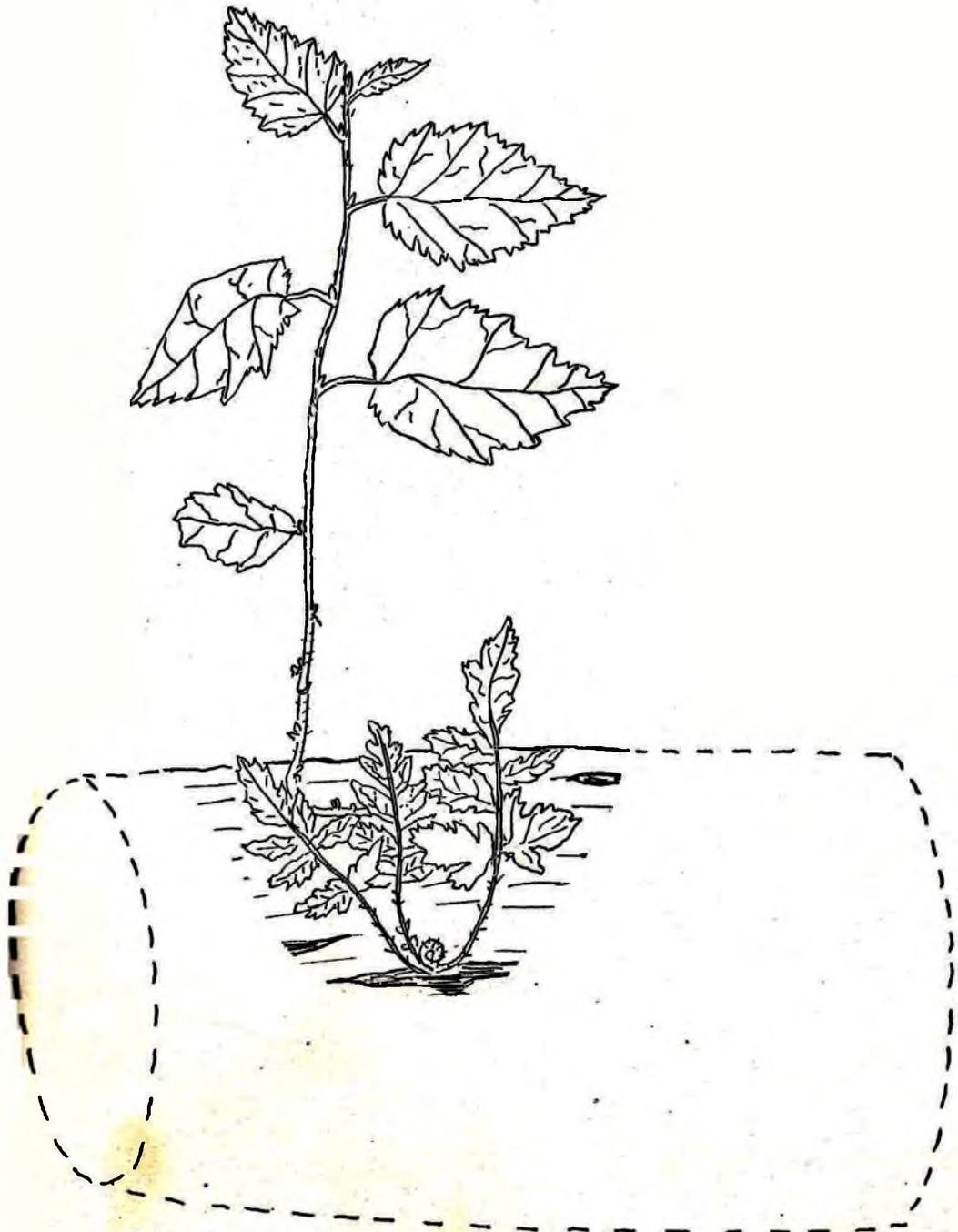


Рис. 17. Двухлетний сеянец березы бородавчатой, прижившийся на перегнивающей колоде. Масштаб 1:1.



А



Б

Фото. I. Сеянцы осины (А), ивы козьей (Б), прижившиеся в "окнах" на комлях вывалов среди моховых подушек. Грабовый лес Каневского заповедника.



А



Б

Фото. 2. А. Молодой подрост березы бородавчатой, ивы козьей в 5-летнем "окне" (площадь) на ветровально-почвенном комплексе. Грабовый лес Каневского заповедника. Б. Б. Средне-возрастные генеративные деревья березы бородавчатой, утягивающиеся на перегнивающем пне дуба черешчатого. Ульяновское лесничество Калужской о бласти.

тами. Собственно реактивные виды в поисках подходящих условий для приживания их семян ведут "кочевой" образ жизни. Недаром в литературе такие виды названы "номадами" (Воронов, 1980; Halle et al., 1978; Denslow, 1987). Они не способны жить и накапливаться под пологом леса. Высокая смертность семенных зачатков этих видов компенсируется необычайно высокой семенной продуктивностью генеративных деревьев. Одновременно "номадам" (береза, осина, ива) свойственны более раннее начало плодоношения при небольшой массе дерева. Такой короткий цикл воспроизведения позволяет этим видам дать потомство в "окнах" меньших размеров. Таким образом, биологический смысл высокой семенной продуктивности в обеспечении высокой вероятности попадания семян на подходящий субстрат. У осины высокая семенная продуктивность сочетается с малой длительностью созревания семян и кратковременной способностью к прорастанию, что уменьшает возможности семенных инвазий. Однако, этот вид может постоянно образовывать вегетативное корнеотпрысковое потомство. У березы высокая семенная продуктивность сочетается с растянутым периодом плодоношения и наличием почвенного запаса семян (Петров, 1989). Это усиливает возможности ее семенных инвазий. В условиях Каневского заповедника плодоношение березы начинается в августе, а завершается к февралю-марту. Постоянное присутствие жизнеспособных семян обеспечивает появление на вывалах озимых проростков березы бородавчатой в дождливый осенний период.

После успешного приживания на вывалах у "номад" начинается бурный рост, который определяется физиологическими свойствами этих видов. Бурному росту собственно реактивных видов в молодости способствует их поселение на перегнивающих стволах деревьев. Создаваемый стволами органический субстрат обладает плохой тепло-

проводностью и защищает корневую систему "номад" от низких температур. Этот субстрат характеризуется постоянством содержания влаги, хорошей аэрацией и богатством питательных веществ. Имеются данные, показывающие большую роль аминокислот в питании самосева на пнях и колодах, пока корни не могут использовать минеральную часть почвы (Мелехов, 1980). Все это обуславливает и высокие темпы развития "номад".

Таким образом, основными структурными элементами ценоза, к которым приурочено возобновление собственно реактивных видов, являются "окна" крупных размеров с хорошо развитым ветровальным комплексом. Из-за их отсутствия роль осины, ивы и березы в подросте современных лесов ничтожна. Значительное участие они принимают лишь на вырубках и при зарастании пашен.

Другие биологические черты присущи реактивно-толерантным видам - вязу и грабу. Это лесные виды, связанные с окнами меньших размеров. Сравнение некоторых особенностей экологии этих видов дает возможность заключить, что проростки граба предпочитают сухие, но более светлые местообитания, а проростки вяза темные, но более влажные. Высокая требовательность вяза к водообеспеченности, проявляющаяся в высоком содержании воды в листьях и в значительной транспирации (табл. 18, 19, гл. 5), позволяет предположить, что активное приживание его семян должно происходить на гнилых стволах деревьев под пологом леса. Дальнейшее развитие этих видов связано с другими элементами ценоза - "окнами". Минимальные размеры "окон", в которых начинается развитие этих видов, составляет 30-50 м² (табл. 26). Высокая семенная продуктивность вяза и граба дает возможность первому виду освоить наиболее подходящий по влажности субстрат (в виде гнилых колод), а второму - наиболее подходящие ситуации по световому режиму ("окна" средних

размеров). В результате вяс и граб можно охарактеризовать как "дриады" (Воронов, 1980), способные приживаться под пологом леса. К "дриадам" относятся и другие широколиственные виды. Рассмотрим их.

П. К о н к у р е н т н ы е виды. Дуб и ясень отличаются высокими значениями продуктивности, интенсивности фотосинтеза, нетто-ассимиляции, УПД и более экономным использованием ассимилятов: на первых этапах онтогенеза основной поток пластических веществ направлен не в листья, а в корневую систему и стебель (рис. 8). Эти биологические свойства, наряду с большой длительностью жизни, позволяют им занимать ведущее положение в ценозах. Экологические различия сеянцев этих видов определяют преимущественное приживание дуба в более сухих и светлых, а ясеня - в более влажных и темных местообитаниях. Таким образом, успешное развитие дуба и ясеня в начале жизни происходит в различных микроситуациях в сообществе. У ясеня, отличающегося большей теневыносливостью и фитоценотической толерантностью, активный рост начинается при меньших размерах "окон", чем у дуба (табл. 26). Так, судя по данным этой таблицы, все возрастные группы дуба, начиная с шпатурного возрастного состояния, приурочены к "окнам" больших размеров: от 300 до 2500 м². Такие размеры прогалей в современных лесах полностью отсутствуют, а в климаксовых лесах вероятность их образования, видимо, была гораздо меньше, чем более мелких. Выше было показано, что поиск таких крупных вывалов у собственно реактивных видов осуществляется мелкими анемохорными семенами. У дуба черешчатого приспособления к освоению этих местообитаний лежат в иной плоскости. Н.Г.Холодный (1949) считает, что главным и даже единственным распространителем дуба в природе является сойка (*Scaphinus glandarius* L.), которая осенью и зимой питается исключительно желудями.

Таблица 26

Минимальный размер "окон", необходимый для нормального развития широколиственных деревьев, относящихся к разным возрастным группам, в м² (по Смирновой и др., 1988б)

| Возрастные группы | В И Д Ы | | | | | | |
|-------------------|------------|----------------|--------------------|-------------------|-------------------|--------------|---------------------------------|
| | Бук лесной | Дуб черешчатый | Ясень обыкновенный | Липа сердцевидная | Клен остролистный | Клен полевой | Вяз шершавый, граб обыкновенный |
| имматурные | 20-50 | 300-500 | 50-100 | 200 | 20 | 10 | 30-50 |
| виргинильные | 100-150 | 1000 | 250-300 | 300 | 70-100 | 20 | 100-250 |
| генеративные | 150-200 | 1500-2500 | 1000-1500 | 400-500 | 400-500 | 100-200 | 400-500 |

Сойка разносит желуди по большей части леса. Естественно, что огромное большинство его всходов появляются в густых зарослях в условиях относительно слабого освещения. Несмотря на то, что дуб является слаботеневыносливым видом, его семена способны несколько лет переносить затенение в 1,2-1,5% от полного света (табл. 10). За это время в лесном массиве может возникнуть подходящее "окно" для беспрепятственного выхода дуба в верхний ярус.

III. Т о л е р а н т н ы е виды. Клены и липа отличаются способностью длительно существовать в крайне неблагоприятных фитоценологических условиях за счет максимального снижения энергии жизнедеятельности. Клен остролистный, имея большую теневыносливость и относительно меньшую требовательность к водообеспеченности, может накапливаться под пологом леса в самых разных экологических ситуациях. У него высока реакция на освещение, что позволяет клену остролистному быстро занимать освободившееся место при разреживании лесного полога. К клену остролистному близок клен полевой, но у него слабая реакция на освещение. Клен татарский и липа имеют меньшую теневыносливость, чем клены полевой и остролистный, поэтому занимают более светлые местообитания. Липа предпочитает еще и более влажные участки, так как ее семена по требовательности к водообеспеченности превосходят семена кленов. Нормальное развитие у толерантных видов происходит в "окнах" относительно маленьких размеров (табл. 26).

Подведем некоторые итоги сравнения биологических и экологических свойств древесных видов широколиственного леса.

I. Рассмотрение соотношения биологических и экологических свойств вида показало, что анализ экологических свойств выявляет требования вида к ресурсам среды, а анализ биологических свойств показывает способы и интенсивность использования видом этих ресурсов.

2. Проведенное сравнение позволяет ответить на вопрос: существует ли связь между группами видов по биологическим и экологическим свойствам.

На основании имеющихся данных можно заключить, что четко выдержанной зависимости не существует. Так, в группе конкурентных видов, дуб и ясень резко различны по требовательности к водообеспеченности и свету. В группе толерантных видов есть растения, требующие для себя относительно большого количества света (клен татарский) и влаги (липа), а также относительно индифферентные к этим факторам виды - клены остролистный и полевой. Среди реактивных видов есть экологически толерантные (вяз, граб) и нетолерантные (осина, береза, ива) к низкой освещенности виды. Дифференциация реактивных видов, видимо, усилится, если расширить систематический спектр за счет мало изученных видов: например, рябины, черемухи, груши, яблони. Результаты проведенных исследований (см. гл. 4-5) показывают, что экологическая ^{Толерантность} патентность свойственна видам всех типов стратегий и внутри каждого типа выраженность ее ^{Несомненно, в большей степени в отношении биологических свойств} сильно меняется.

3. Полученные материалы подтверждают проведенную ранее классификацию лиственных деревьев по фитоценотипам. Одновременно они показывают, что по мере увеличения числа исследованных видов, более четко выступает непрерывность изменений тех или иных частных свойств: в каждом возрастном состоянии виды по конкретным биологическим свойствам образуют континуум. Существенными оказываются различия лишь между крайними членами рядов по тем или иным признакам. Континуальность свойств приводит к тому, что границы между видами с разными фитоценоотическими потенциями становятся более расплывчатыми. Это разнообразие способов жизни видов в пределах сингулярности обеспечивает устойчивость ее в целом при изменении состава и численности входящих в нее видов.

Глава 7. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗРАБОТАННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ
И ИНДИКАТОРОВ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СОСТОЯНИЯ И СОСТАВЛЕНИЯ
ПРОГНОЗА РАЗВИТИЯ МОДЕЛЬНОГО ЛЕСНОГО ЦЕНОЗА

Оценка сосуществования популяций лиственных деревьев

Индикаторным признаком устойчивого состояния гилмансовски сообществ является полнота популяций составляющих их видов (Уиттекер, 1980; Миркин, 1985), т.е. соответствие конкретным возрастным спектрам базовому (Сырниова и др., 1987).

Базовый спектр можно рассматривать как обобщенную характеристику динамически равновесного состояния популяции, к которой она возвращается после отклонений, вызванных влиянием внешних воздействий. Характер базового спектра определяется биологическими свойствами видов: общей продолжительностью онтогенеза и отдельными возрастными состояниями, темпами развития особей, способам самоподдержания и т.д. (Заугольнова, 1976; Заугольнова, Сырниова, 1978; Ценопопуляции растений, 1988). У всех широколиственных деревьев базовый спектр левосторонний - рис. 18 (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1978).

В современных лесах популяции многих древесных видов неполны (рис. 18, I-II), что вызвано сильными рубками или другими антропогенными воздействиями: выпас, рекреация. В лесах, возникших после сплошья (и даже выборочных рубок) создается стрессовый для возобновления деревьев световой режим. Используя представления о базовом спектре, рассмотрим характер возрастных спектров лиственных деревьев в грабовых лесах Каневского заповедника, учитывая их видоспецифическое отношение к свету. Эта связь помогает раскрыть ценологическое значение предложенных шкал.

Б е р е з а, и в а, о с и н а. Спосособразно экологиче осины, ивы и березы отразилось на особенностях их возобновления. Анализ

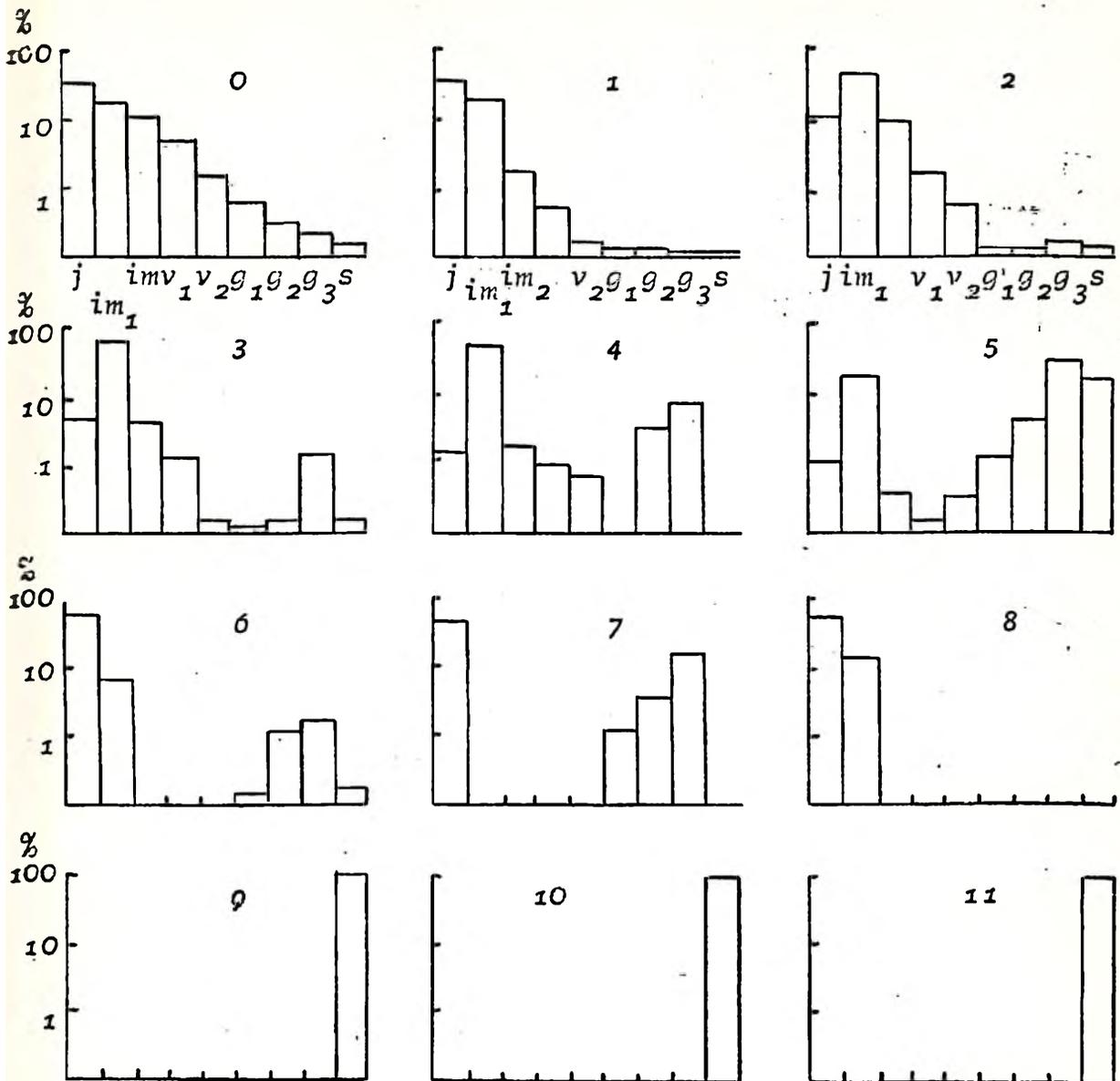


Рис. 18. Возрастные спектры популяций лиственных деревьев в грабовом лесу Каневского заповедника. 0 - базовый спектр. Конкретные спектры: I - клен остролистный, 2 - клен полевой, 3 - вяз шершавый, 4 - липа сердцевидная, 5 - граб обыкновенный, 6 - ясень обыкновенный, 7 - дуб черешчатый, 8 - клен татарский, 9 - береза бородавчатая, 10 - осина, 11 - ива козья. По оси абсцисс - возрастные состояния; по оси ординат - численность в процентах по логарифмической шкале. Возрастные состояния: j - ювенильное, im_1 , im_2 - имматурное первой и второй подгруппы, v_1 , v_2 - виргинильное первой и второй подгруппы, g_1 - молодое, g_2 - средневозрастное, g_3 - старое генеретивное, s - сенильное.

возрастной структуры в разных местообитаниях позволяют выделить несколько вариантов возрастных спектров этих видов.

Сначала рассмотрим возрастные спектры осины, ивы и березы на вывалах (прогалинах, окнах) в грабовых лесах, поскольку их регенерационная ниша в климаксовых лесах полностью приурочена к ветровально-почвенному комплексу (ВПК) (Коротков, 1990). Тесная связь возобновления этих видов с ВПК определяется необычайно высокой требовательностью их к свету и водообеспеченности (гл. 4,5). При развалах старых деревьев освобождается дополнительное ресурс-пространство, свет, минеральные и органические вещества, а также создается благоприятный субстрат в виде перегнивающих стволов для прорастания молодого поколения ивы, березы и осины.

В грабовых лесах заповедника, освещенность соответствующая пределам толерантности этих видов, возникает на грунновых вывалах с площадью 0,04 га и более. Сразу в первый год после образования вывалов, на моховых подушках комлей деревьев, сохраняющих более длительное время влагу, появились проростки ивы козьей, березы бородавчатой и осины. В последующие годы этими видами заселяются трухлявые колоды перегнивающих деревьев. Динамика возрастных спектров осины, ивы, березы приведена на рис. 19. Поскольку эти спектры построены на основе анализа динамики численности в пределах одного "окна", то различия в возрастных спектрах определяются нюансами отношения к свету, воде и видоспецифичными темпами развития.

Ива козья, которой на первых этапах онтогенеза свойственны несколько большее светолюбие и высокие темпы развития, начала плодоносить на 5 год после образования "окна". У березы и осины, отличающихся меньшим светолюбием, численность семян резко сокращается на 4-5 год. Это связано, с одной стороны, с быстрым рос-

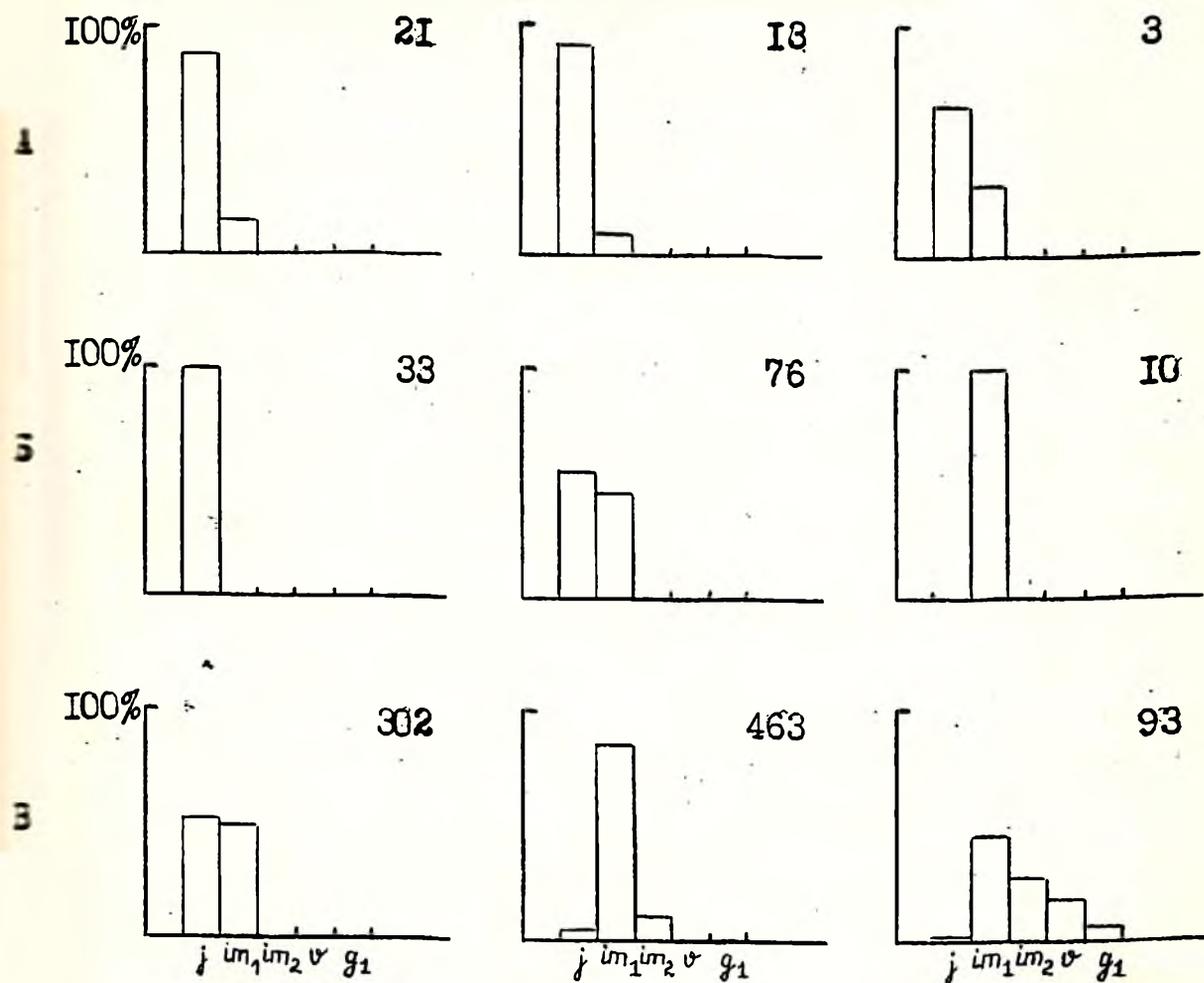


Рис.19. Возрастные спектры осины (А), березы (Б), ивы (В) на второй, третий, пятый год после образования вывала. Площадь "окна" - 0.04 га. По горизонтали возрастные состояния; по вертикали - численность в %. Цифры над спектрами - абсолютная численность на 0.04 га.

том в высоту кленового подроста, а с другой - недостаточно большими размерами "окон" в верхнем ярусе. Положение сеянцев осины на этих вывалах усугубляется также высокой требовательностью их к водообеспеченности (гл. 5).

Биологическое своеобразие "новца" (гл. 6) способствует формированию ярусной структуры ценоза, обеспечивающей наиболее полную утилизацию света. Светолюбивые и быстрорастущие виды (осина, береза) потенциально в "окнах" должны занимать верхний ярус, а виды с меньшим светолюбием и темпами роста - нижние яруса. Исследования фитоэкологов показали, что береза и осина эффективнее фотосинтезируют при 18-90% ФАР от полного света, а у теневыносливых эффективнее фотосинтез происходит при 4-8% (Цельникер, 1978), т.е. под кронами пионерных видов.

Вывалы представляют собой локальную сукцессию, при зарастании которой последовательно сменяется набор видов. Смена видов способствует максимальной продуктивности ценоза. Так, пионерные виды быстро достигают старое генеративное состояние, в котором основная масса пластических веществ тратится на поддерживающее дыхание, раньше других видов выпадают из "окна" и освобождают дополнительную порцию ресурсов для видов более поздних стадий сукцессии. Вследствие этого, теневыносливые виды получают дополнительную порцию света, необходимую для их развития, поскольку с возрастом у них уменьшается теневыносливость и увеличивается потребность в ФАР (Алексеев, 1975; Евстигнеев, 1988). Естественное "окно" является, таким образом, местом, на котором в очень маленьком масштабе происходит развитие вторичной сукцессии. Неслучайно, крупные исследователи лесных сообществ считают, что виды вторичного леса в небольших количествах изначально существовали в первичном лесу; вырубка, расклина создают лишь благоприятные

условия для их распространения (Ричардс, 1961; Вальтер, 1982).

В современных одновозрастных широколиственных лесах из-за почти полного исчезновения ВНК возобновление "номад" почти невозможно. Однако комплекс их биологических черт, сформировавшийся в девственных лесах, оказался полезным в современную эпоху при освоении открытых территорий (залесей, нашен).

По характеру возрастных спектров лиственных деревьев в насаждениях грабового леса с участием пионерных видов можно выстроить в следующий ряд (рис. 20). Он начинается возрастными спектрами, свойственными начальным этапам зарастания заброшенных полей, огородов, садов и вырубок. В этих спектрах преобладают ювенильные, иммаатурные и виргинильные особи всех деревьев. Огромная семенная продуктивность и дальность разноса семян позволяет "номадам" интенсивно осваивать удаленные от стены леса участки. При этом проявляется экологическая специфика "номад": в пределах задернежного дуга их семена заселяют лишь моховые подушки и влажные норки животных — кротов, мышей и др.

Спустя некоторое время наступает четкая дифференциация возрастных спектров лиственных деревьев; так, на 10 год после освоения нагни береза, осина, ива достигают молодого генеративного состояния, а другие — только иммаатурного. Детальный биологический анализ популяционных локусов на шестилетней залежи, представленный в табл. 27, выявил следующее: 1) все виды деревьев заселили заброшенную нагни примерно в одно время; 2) большинство особей ивы, березы и осины достигли к шести годам m_2 -возрастного состояния, а широколиственные только — j и m_1 ; 3) различия между видами объясняются отличиями в использовании полного света. Осина, береза, ива формируют большую поглощающую поверхность, что определяет их высокую продуктивность и темпы развития. Широко-

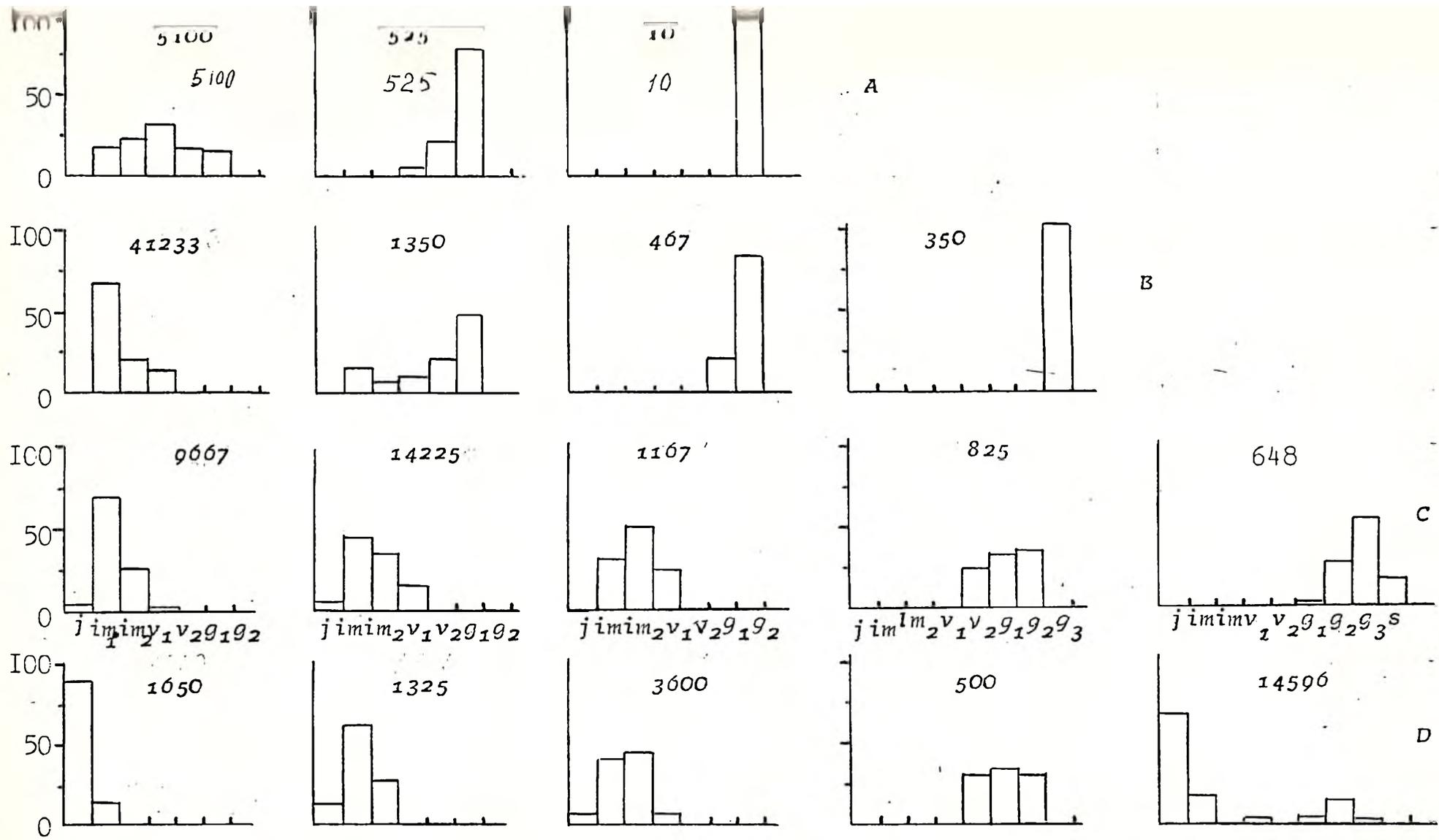


Рис. 20. Возрастные спектры лиственных деревьев на разных этапах зарастания залежей: А - ива, В - береза, С - граб, D - клен остролистный. По оси абсцисс - возрастные состояния; по оси ординат - численность в %. Цифры над спектрами абсолютная численность на га.

Таблица 27

Биоморфологические показатели подроста лиственных деревьев на пестышной сажени.
Каневский заказник, 1989 год

| В и д и | Диапазон возрас- тов, годы | Высота, см $\bar{x} \pm m$ | Среднего- | Среднего- | Площадь листьев, дм^2 $\bar{x} \pm m$ | Масса листь- ев, г $\bar{x} \pm m$ | Удельная плотность листьев (УЛН) г/дм^2 | Четко-ассими- лиции, $\text{г/см}^2 \cdot \text{год}$ $\bar{x} \pm m$ |
|--------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|---|--|---|---|---|--|
| | | | довой широты по высоте см $\bar{x} \pm m$ | довой широты по площади, г $\bar{x} \pm m$ | | | | |
| Ива козы | 4-5 | 156 \pm 11 | 34 \pm 3 | 44 \pm 7 | 0,39 \pm 0,06 | 36,3 \pm 3,8 | 639 \pm 12 | 11,52 \pm 0,30 |
| Береза бородав- чатая | 4-6 | 130 \pm 10 | 23 \pm 3 | 31 \pm 6 | 0,35 \pm 0,06 | 20,9 \pm 3,4 | 593 \pm 24 | 8,74 \pm 0,37 |
| Осина | 4-6 | 134 \pm 12 | 28 \pm 3 | 35 \pm 4 | 0,30 \pm 0,04 | 13,5 \pm 2,7 | 665 \pm 31 | 11,06 \pm 0,35 |
| Дуб черешчатый | 5-6 | 74 \pm 4 | 13 \pm 1 | 20 \pm 4 | 0,17 \pm 0,03 | 11,4 \pm 2,2 | 675 \pm 39 | 11,64 \pm 0,44 |
| Лесня облиновен- ный | 5-6 | 59 \pm 4 | 10 \pm 2 | 11 \pm 3 | 0,11 \pm 0,03 | 8,0 \pm 2,0 | 753 \pm 12 | 11,23 \pm 0,43 |
| Граб облиновенный | 4-5 | 66 \pm 6 | 16 \pm 1 | 11 \pm 2 | 0,10 \pm 0,02 | 6,3 \pm 1,1 | 604 \pm 39 | 10,24 \pm 0,44 |
| Вяз шершавый | 4-6 | 71 \pm 4 | 14 \pm 2 | 7 \pm 1 | 0,07 \pm 0,01 | 4,0 \pm 0,6 | 599 \pm 30 | 10,91 \pm 0,73 |
| Клен остролист- ный | 4-6 | 37 \pm 7 | 6 \pm 1 | 6 \pm 1 | 0,10 \pm 0,03 | 3,6 \pm 1,1 | 379 \pm 16 | 6,45 \pm 0,53 |
| Клен полевой | 5-6 | 33 \pm 5 | 5 \pm 1 | 3 \pm 1 | 0,03 \pm 0,01 | 1,0 \pm 0,3 | 354 \pm 12 | 8,37 \pm 0,71 |

лиственные виды, отличаясь низкими значениями площади и массы листьев, отстают в развитии и играют подчиненную роль на первых этапах зарастания открытых территорий. Интересно отметить, что среди собственно-реактивных видов при зарастании пашен ива козья занимает лидирующее положение по мощности развития.

Молодой вторичный лес, образовавшийся на залежах, обычно одновозрастный. В первом ярусе доминируют пионерные виды (береза, ива, осина), которые со временем заменяются другими более теневыносливыми видами — кленом остролистным и грабом (рис. 30).

Таким образом, вторичные сукцессии частично воспроизводят в большом масштабе те процессы, которые совершаются при нормальной регенерации первичного леса, где прогалны, образованные гибелью крупных старик деревьев, временно заселяются теми же быстрорастущими, легко размножающимися видами, какие преобладают во вторичном лесу. В обеденных лесах, подвергавшихся выборочным рубкам, создаются такие условия, что сукцессионные ряды в "окнах" формируются без участия пионерных видов. Однако и здесь дальнейшее развитие сообщества направлено на создание условий, необходимых для нормального оборота поколений всех ценообразователей. Только в этом случае лесное сообщество может находиться в динамическом равновесии со средой. В лесных сообществах создание таких условий осуществляется за счет развития сети демулационных процессов.

К л е н о с т р о л и с т н ы й. Его возрастной спектр, построенный на основе определения численности особей на 40 пробных площадках грабового леса, соответствует базовому спектру (рис. 18, I). Это является свидетельством устойчивого положения вида в грабовых лесах заповедника. Последнее определяется высокой теневыносливостью клена остролистного, достаточным заносом семян и хорошей приживаемостью его саженцев, а также относительно высоким

светолюбием, что позволяет быстро реагировать на улучшение световой обстановки.

Маршрутные исследования и картирование подроста (рис. 22) показали, что особи разных возрастных групп размещены неравномерно, они образуют скопления (популяционные локусы), различающиеся по преобладающим возрастным состояниям (рис. 21, А). Характер размещения определяется режимом освещенности и сомкнутости грабового полога. Возрастные скопления клена остролистного характеризуют разные этапы в смене граба кленом остролистным. Рассмотрим их. Первый этап представлен j и частично int_1 подростом, который из-за низкой освещенности не может вырасти выше травяного покрова (рис. 21, А, I). На этих участках освещенность колеблется от 0,2 до 0,8% от полной, что обусловлено большой плотностью грабового полога, которая может достигать до 2 тыс. генеративных особей на га. Однако, численность клена остролистного на этих участках также может быть огромной — 162 тыс. экз/га. Такая численность клена остролистного обусловлена его высокой теневыносливостью и малой требовательностью к водообеспеченности, а также большой реальной семенной продуктивностью и ежегодным плодоношением генеративных деревьев (Мушинская, 1977). Благодаря плодоношению взрослых особей осуществляется пополнение погибшей бранши семянцев. Таким образом создается буферная часть популяции, которая реализуется при некотором улучшении светового режима.

На втором этапе смены граба кленом остролистным за счет разреживания грабового полога на листовую поверхность кленового подроста падает больше света. На этих участках плотность генеративного граба составляет 960–1350 особей на га, а освещенность над подростом клена 0,8–1,0%. При этом световом режиме в спектрах клена остролистного преобладают шаматурные особи (рис. 21, А, II).

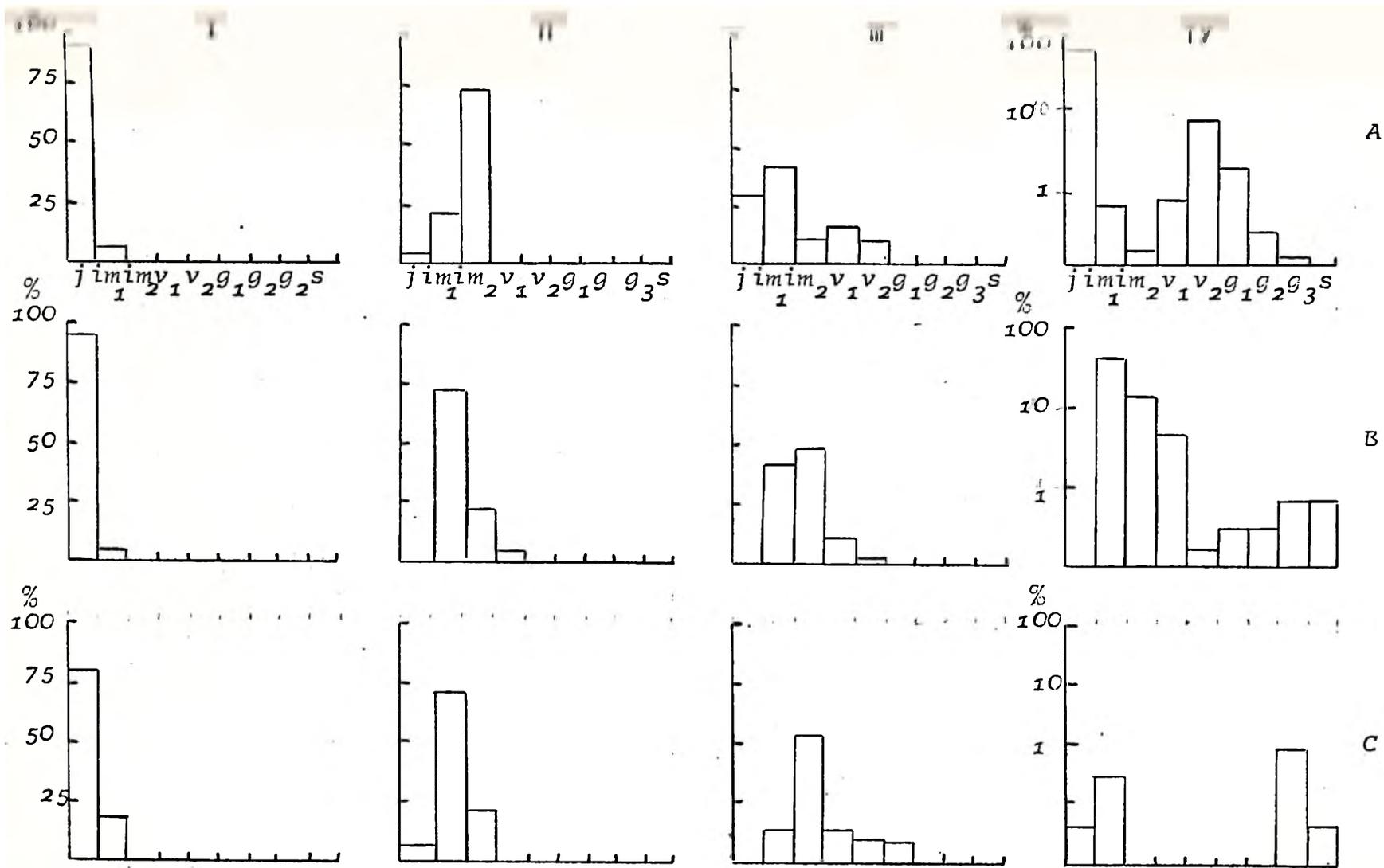


Рис. 21. Возрастные спектры широколиственных деревьев на разных этапах демутации. Виды: А - клен остролиственный, В - клен полевой, С - вяз шершавый. I, II, III, IV - этапы демутации. По горизонтали - возрастные состояния; по вертикали - численность в %.

В этих условиях смена может задержаться на неограниченное время, что обеспечивается: 1) большой длительностью жизни отдельных особей клена остролистного. Средний возраст особей в парцелле — 26 лет, максимальный — 38; 2) переходом части особей в квазисенильное состояние, при этом у них уменьшается требовательность к светообеспеченности, т.е. в общем балансе организма становится меньше дышащих органов; 3) пополнением погибшей части подроста клена остролистного из ювенильных особей, которые всегда имеются в этих локусах. Ювенильные особи, имея меньшие размеры, более теневыносливы нежели штамтурные.

Таким образом, штамтурная группировка кленового подроста имеет тенденцию к неограниченно долгому существованию в ожидании улучшения световой обстановки. Видно, подобные механизмы стабилизации возрастных локусов характерны и для других видов при соответствующем световом режиме. Этот пример наглядно иллюстрирует тот тезис, что выживание подростка под пологом леса определяется не только его экологическими особенностями, но и биологическими свойствами вида.

На третьем этапе плотность старых генеративных и сенильных особей граба снижается до 900–500 экз. на га. Освещенность на уровне подроста кленов становится выше — 1,2% от полной. В этих возрастных локусах господствуют уже ювенильные особи (рис. 21, А, В). Средний возраст жизни подростка — 32 года, максимальная — 40. В этих условиях у них формируется зонтиковидная крона, улавливающая поток солнечного света с большей поверхности. Общая плотность $j, \text{шт}$ особей под их кронами резко уменьшается. Соответственно роль более молодой фазы в поддержании структуры популяции в этих локусах снижается.

На четвертом этапе начинается интенсивная гибель старых генеративных и сенильных деревьев граба. Появляются массовые выва-

лы. Плотность деревьев граба значительно уменьшается, она составляет 316-135 экз/га. С появлением массовых вывалов происходит заметное осветление участка (освещенность свыше 2,5%), что приводит к усиленному росту и развитию кленового подроста; часть особей переходит в молодое генеративное состояние, достигая второго и верхнего яруса (рис. 21, А, IV). С переходом в g_1 и g_2 состояние, количество подроста резко сокращается, т.к. световая обстановка резко ухудшается под их мощными кронами.

Описанная последовательность развития популяционных локусов отражает их закономерную смену при деградации, которые начались с введением заповедного режима в 1931 году. Нормальная смена локусов обязательно связана с отмиранием старых деревьев верхнего яруса. Последнее необходимо для удовлетворения растущей потребности подроста в свете.

Наличие всех возрастных локусов в популяциях клена остролистного и господство молодых локусов этого вида в грабовых лесах заповедника является предпосылкой превращения монодоминантных грабовых лесов в олигодоминантные с преобладанием клена остролистного. Подтверждением этой возможности является также наличие в популяциях клена локусов, состоящих из особей разных поколений — например, генеративник и иматурник одновременно (рис. 21, А, IV).

К л е н п о л о в о й. Возрастная структура его популяции в грабовом лесу близка к базовому спектру (рис. 18, 2), что обеспечивается относительно высокой теневыносливостью его особей на всех этапах онтогенеза, а также высокой вегетативной продуктивностью, большой вегетативной подвижностью (Полтинкина, 1985), дающей возможность занять более светлые участки леса. Однако общая численность популяции клена пологового ниже, чем клена остро-

Таблица 28

Возрастной состав лиственных деревьев грабового леса на 40 гектарах.

Каневский заповедник Черкасской области

| В и д ы | В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | | | | | | | | | | | | | | | Всего шт. | | | | | | | | | |
|--------------------------|---------------------------------------|------|------------------|-----|------------------|------|----------------|----|----------------|----|----------------|-----|----------------|-----|----------------|-----|-----|-----|--------------|-----|-----|-----|------|-----|-----|------|-----|----|
| | j | | I m ₁ | | I m ₂ | | V ₁ | | V ₂ | | g ₁ | | g ₂ | | g ₃ | | S | | | | | | | | | | | |
| | шт. | % | шт. | % | шт. | % | шт. | % | шт. | % | шт. | % | шт. | % | шт. | % | шт. | % | | | | | | | | | | |
| Клен остро- листный | 384 | 118 | 61,9 | 206 | 715 | 33,3 | 220 | 92 | 3,5 | 46 | 22 | 0,8 | 14 | 43 | 0,2 | 577 | 0,1 | 563 | 0,1 | 368 | 0,1 | 18 | 0,0 | 620 | 551 | | | |
| Клен полевой | 52 | 10 | 10,8 | 35 | 764 | 74,2 | 51 | 54 | 10,7 | 14 | 21 | 3,0 | 40 | 8 | 0,8 | 69 | 0,1 | 38 | 0,1 | 86 | 0,2 | 41 | 0,1 | 48 | 101 | | | |
| Вяз шершавый | 10 | 87 | 7,6 | 11 | 570 | 80,9 | 10 | 10 | 7,1 | 25 | 6 | 1,8 | 31 | 0,2 | 21 | 0,1 | 29 | 0,2 | 268 | 1,9 | 27 | 0,2 | 14 | 299 | | | | |
| Липа сердце- видная | 50 | 2,4 | 16 | 34 | 77,9 | 75 | 3,6 | 25 | 1,2 | 17 | 0,8 | - | - | 107 | 5,1 | 188 | 9,0 | - | - | - | - | - | - | 20 | 97 | | | |
| Исень обик- новенный | 12 | 763 | 85,4 | 1 | 386 | 9,3 | - | - | - | - | - | - | - | 36 | 0,2 | 252 | 1,7 | 460 | 3,1 | 45 | 0,3 | - | - | 14 | 942 | | | |
| Клен татар- ский | 325 | - | - | 1 | 325 | - | 650 | - | 1 | 25 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 24 | 25 | | |
| Граб обикно- венный | 48 | 97 | 10,5 | 10 | 129 | 21,7 | 51 | 5 | 1,1 | 12 | 2 | 0,3 | 24 | 9 | 0,5 | 61 | 3 | 31 | 87 | 6,8 | 18 | 33 | 39,2 | 87 | 704 | 18,6 | 467 | 48 |
| Береза боро- давчатая | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 220 | 100 | - | - | - | - | - | - | 220 | | |
| Дуб череш- чатый | 350 | 77,9 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 7 | 1,6 | 22 | 4,9 | 70 | 15,6 | - | - | - | - | - | - | 449 | | |
| Осина | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 | 100 | - | - | - | - | - | - | 4 | | |

лиственного (табл. 28). Меньшее участие клена полевого в подросте по сравнению с кленом остролиственным определяется следующими причинами: 1) меньшей теневыносливостью, 2) относительно слабым светолюбием, что не позволяет ему быстро реагировать на прорвы в верхнем ярусе. В "окнах" его обгоняет более светолюбивый вид - клен остролистый, присутствующий во всех группировках подроста, 3) малым количеством плодоносящих деревьев. Так, на 40 обследованных гектарах грабового леса количество генеративных деревьев было - 193, тогда как клена остролистного - 1508 (табл. 28).

Благодаря теневыносливости клена полевого и малой требовательности его сеянцев к водообеспеченности в грабовом лесу получили широкое распространение второй вариант дефукационного ряда - смена граба кленом полевым и остролистым одновременно. Этот вариант принципиально не отличается от первого - смена граба кленом остролистым. Парцеллы с внедряющимися кленами проходят те же этапы, что и описанные выше (рис. 23, Б). Нормальная смена этих парцелл во времени также обязательно связана с отмиранием деревьев граба в верхнем ярусе и улучшением светового режима.

Некоторые различия, касающиеся способа длительного удержания территории кленом полевым, определяются своеобразием его биологического обеспечения. Слабый приток семян клена полевого в парцеллы приводит к тому, что с начальными этапами дефукации существенную роль в парцеллах играют особи вегетативного происхождения. Это подтверждают исследования И.В. Полтигиной (1982, 1985), показавшей, что клен полевой в фитоценологических неблагоприятных условиях может не только переходить в независимое состояние, но и вегетативно расселяться за счет полетания и укоренения побегов. Кроме того, незначительный среднегодовой прирост биомассы и соответственно низкая интенсивность дыхания определяют большую длительность

существовании особей клена полевого при низком световом довольстве (табл. 13, 16).

Вяз шершавый, ильм. Анализ спектров показывает, что в его популяциях присутствуют все возрастные состояния (рис. 18, 3). Подрост ильма, обладая меньшей теневыносливостью, чем кленовый, предпочитает возобновляться в местах, где начался интенсивный развал грабового полога. На этих участках выражен третий вариант демутационного ряда — смена граба вязом шершавым с участием кленов (рис. 21, С). Потенциально ильм способен также длительно существовать в местах с ограниченным режимом ФАР и быстро занимать прорывы в верхнем пологе. Так, для него свойственны высокая вегетативная подвижность, а отдельные квазисеменные особи могут существовать под пологом леса до 50 лет. Высокое светолюбие вяза способствует интенсивному росту в образующихся прогалинах.

Однако, парцеллы с участием этого вида в грабовых лесах встречаются довольно редко, что можно объяснить следующими причинами: 1) высокими темпами развития, определяющими быструю смену особей в микрогруппировках подроста, сдерживаемых низкой освещенностью. Так, средний возраст особей в имматурной группировке составляет у вяза 11 лет, клена остролистного — 26, клена полевого — 21; 2) плохой приживаемостью молодого поколения вяза в современных лесах. В гл. 5 отмечалось, что семена вяза предъявляют высокие требования к водообеспеченности. Определение абсолютного возраста подростка ильма в парцелле, где он был в j и im_1 возрастных состояниях, выявило, что все особи вяза возникли одновременно в один год. Им было по 7 лет. Этот пример, видимо, показывает, что для приживания семян вяза в грабовом лесу заповедника



Фото 3. Вяз шершавый на перегнивающей колоде дуба черешчатого. Ульяновское лесничество Калужской области.

необходимо, по крайней мере, стечение двух обстоятельств — обильного плодоношения взрослых деревьев и благоприятного года по метеоусловиям. Однако для популяции биологически не выгодно отдавать судьбу возобновления на волю случая. Так, маршрутные наблюдения за возобновлением вяза в климаксовых лесах^{*}, где он достаточно обилен, выявили, что семена вяза предпочитают прорасти на перегнивающих стволах отмерших деревьев (фото 3). Колоды характеризуются постоянством водного режима. Однако изучение регенерационной ниши вяза и других деревьев — задача отдельной самостоятельной работы.

Л и н а с е р д ц е в и д н а я. Изучение возрастной структуры популяции липы в грабовом лесу показало, что этот вид имеет один разрыв — в возрастном спектре полностью отсутствуют молодые генеративные особи (рис. 21, 4). Численность молодой фракции (j, im, v) липы на I-3 порядка ниже, чем у теневыносливых видов — кленов и вяза. Критическое положение липы обусловлено несколькими причинами: 1) во многих частях массива освещенность ниже пределов толерантности липы. Прижившийся подрост в большинстве случаев, из-за низкой освещенности, погибает через несколько лет; 2) потенциальные возможности липы по вегетативному разрастанию не реализуются в грабовых лесах. Видимо, слабую роль вегетативного потомства в поддержании популяции можно объяснить сухостью условий, а также слабостью семенных особей, которые не способны обеспечить достаточным количеством пластических веществ спящие почки, определяющие вегетативную подвижность вида; 3) высокой требовательностью сеянцев липы к водообеспеченности (гл. 5). Не случайно, что на 40 гектарах леса было обнаружено всего 50 живых особей (табл. 28).

^{*} — Поллидоминантный широколиственный лес Ульяновского лесничества Калужской области (описание см. в приложении).

Дуб черешчатый, ясень обыкновенный
Популяции дуба и ясеня в грабовом лесу заповедника находятся в критическом состоянии. По характеру происхождения онтогенеза все они прерывисто неполноценные (рис. 13, 6, 7). Среди взрослых особей господствуют старые и средневозрастные генеративные деревья, среди молодых — p , j и im_1 особи. Неблагоприятная световая обстановка под пологом грабового леса не дает возможность молодому поколению пройти полный онтогенез. Из-за малой теневыносливости, подавляющая часть особей погибает в первые годы, а сохранившиеся в более светлых участках ценоза — превращаются в "торчки". Судьба "торчков" может быть различной: при образовании "окоп" они могут перейти в молодое генеративное состояние или же при достижении предельного возраста погибают. В современных лесах ветролом и ветровалы одного или нескольких генеративных деревьев не создают подпоющего светового режима, поэтому гибель квазисенильных особей дуба и ясеня наиболее вероятна.

Проведенный анализ свидетельствует, что в грабовых лесах заповедника популяции дуба и ясеня по мере отмирания старых особей необратимо регрессируют.

На примере дуба и ясеня можно проследить взаимосвязь между структурой популяции и теневыносливостью вида. Ясень в p , j и im_1 -возрастных состояниях характеризуется высокой выносливостью к низкой освещенности и способен образовать резерв возобновления. У дуба под пологом граба, из-за слабой теневыносливости, встречаются всего лишь единичные экземпляры j особей. Однако ясень резко повышает требовательность к светообеспеченности в im_2 и v возрастных состояниях. Поэтому в этом возрасте он полностью отсутствует в темных ценозах (рис. 13, 6; табл. 28).

Г р а б о б и к н о в е н и и. Современное состояние лесов заповедника характеризуется абсолютным господством граба в верхнем ярусе. Так, на зарегистрированной площади заповедного леса (605,6 га) граб господствует на 582,5 гектарах. Мощный грабовый полог создает обстановку светового дефицита для большинства видов лиственных деревьев, в том числе и для своего самосева. В его возрастном спектре на большей части территории представлены только старовозрастные генеративные и субсенильные растения (рис. 18; 20). Лишь изредка в наиболее светлых участках ценоза (милликовая ассоциация на склонах южной экспозиции) появляются проростки, j и m_1 особи. Однако, низкий световой режим не позволяет им пройти нормально весь онтогенез. Виргинильные и шпатурные растения второй подгруппы появляются лишь на грушевых развалах старых деревьев. Здесь численность грабового подроста достигает больших значений. Так, на грушевом вывале площади 0,04 га плотность его составляет 250 тыс. особей на га. Интенсивному освоению "окон" способствует мощный семенной поток, создаваемый материнским пологом. Отдельные генеративные деревья обладают громадной семенной продуктивностью (гл. 6). Однако на этих участках грабовый подрост постепенно вытесняется кленом остролистным, т.е. последний обладает большим светолюбием и эфемернее улавливает полный свет. Кроме того, клен остролистный к моменту образования "окна" имеет хорошо сформированную корневую и побеговую системы.

Большая плотность популяции граба и высокая семенная продуктивность его особей, видимо, предопределят возникновение через несколько десятилетий на большей части массива кленово-грабового субклимакса.

Оценка состояния лесного массива

Основой для оценки состояния лесного массива и составлении прогнозов его развития является также геоботаническое картирование и выделение возрастных парцели. При разработке методики (см. гл. I) мы исходили из представлений о климаксовом широколиственном ценозе как сукцессивной мозаике разновозрастных и разновидовых парцели, сменяющих друг друга во времени и пространстве. Каждая парцелла этой мозаики претерпевает однонаправленное развитие: от пятна растительности, возникшего на месте вывалов и ветроломов одного или нескольких деревьев, до отмирания старых деревьев, выросших в этом пятне. Исследованиями популяционными биологов показывается, что размеры парцели в климаксовых лесах умеренной зоны составляют от 10 до 2500 м² (Смирнова и др., 1988а, б, 1989). Площадь парцеллы зависит от количества выпадающих деревьев и их видоспецифических размеров. В климаксовых ценозах благодаря присутствию парцели разного возраста и разной площади осуществляется нормальный оборот поколений всех потенциальных ценозообразователей.

Используя эти представления о пространственной структуре климаксового ценоза, можно оценить степень и направление антропогенной депрессии грабовых лесов Каневского заповедника.

Картирование грабовых лесов Каневского заповедника на площади 658,1 га выявило 335 вариантов парцели. Наиболее разнообразными в них оказались I, II или верхний ярус. В этих ярусах выделены 68 сочетаний широколиственных и мелколиственных видов. Такое разнообразие обусловлено лесохозяйственной деятельностью до начала заповедания (первое заповедание в этом массиве было в 1931 г.). В III ярусе выделено 26, а в IV - 20 вариантов сочетаний древесных видов. Упрощение состава подроста связано, с одной стороны, с вы-

равниванием верхнего яруса рубками, приводящими к существенному уменьшению светового потока под пологом (приложение 5), а с другой — с малой численностью большинства видов деревьев.

Несмотря на большое число сочетаний видов в древостое, общий характер лесного массива определяется абсолютным преобладанием граба обыкновенного (табл. 29). Так, 64,9% закартированной площади занимают наделы, где в верхнем ярусе доминирует граб, на 31,2% площади граб содоминирует с другими видами. Господство граба является следствием многократных сплошных рубок, способствующих его возобновлению вегетативным (пневая поросль) и семенным способом (Наконечный, 1969; Любченко, Самойленко, 1981). Парцеллы с участием дуба черешчатого, липы сердцевидной, ясеня обыкновенного, кленов остролистного и полевого, шльмовых представляют собой либо старовозрастные культуры, либо насаждения, сформированные рубками ухода на естественно заросших лесосеках и бывших пашнях. На заросших пашнях, а также на эродированных склонах, в древостое значительно увеличивается участие березы и осины.

По особенностям ярусной организации все наделы можно объединить в два крупных типа: 1) без подроста (отсутствуют особи высотой более 50 см), 2) с подростом. В грабовых лесах подрост отсутствует на 49,7% площади. Парцеллы без подроста относятся к монодоминантным (граб) и полудоминантным вариантам надела по древесному ярусу. Однако абсолютное господство граба в верхнем (в монодоминантных наделах) или во втором (в полудоминантных наделах) ярусах создает наиболее неблагоприятную световую обстановку для развития подроста (33,3% площади). На остальной площади массива шпатурный подрост занимает 31,4%, а виргинильный — 18,9%.

Таблица 29

Современное состояние древостоя в грабовых лесах

| Обобщенный состав первого и второго или верхнего ярусов | Площадь | |
|--|---------|-------|
| | га | % |
| 1. Граб | 392,99 | 64,9 |
| 2. Граб с участием широколиственных видов (в разных пропорциях) | 70,29 | 11,6 |
| 3. Широколиственные виды без граба | 15,44 | 2,6 |
| 4. Мелколиственные виды без граба | 4,11 | 0,7 |
| 5. Мелколиственные и широколиственные виды без граба | 4,02 | 0,6 |
| 6. Мелколиственные виды с грабом | 24,21 | 4,0 |
| 7. Мелколиственные и широколиственные виды с грабом | 94,55 | 15,6 |
| Общая площадь закартированного массива, имеющего верхний ярус | 605,61 | 100,0 |

Распределение подроста по видам и возрастным состояниям (табл. 30, рис. 22,Г) показывает, что наиболее успешно под пологом теневых лесов с господством граба возобновляются теневыносливые виды: клены остролистный и полевой. Менее теневыносливые виды: граб, ясень, ильм, если и присутствуют в подросте, то обычно отстают в росте и отмирают под пологом кленов (Евстигнеев, 1938). Необходимо отметить слабое возобновление эдификаторов широколиственных лесов: дуба, ясеня, липы. Такая ситуация в будущем может привести к полному исчезновению этих видов из большинства сообществ, несмотря на заповедный режим. Небольшие площади с виргинильным подростом большинства широколиственных деревьев представляют сообщества на месте бывших сенокосов, огородов, садов.

Анализ карты подроста показал (рис. 22,Г; табл. 30), что большая его часть имеет иматурное - 72%, меньшая - 28% виргинильное возрастное состояние. Господствующее положение в парцеллах с нормально развитым подростом занимают клены остролистный и полевой

Рис. 22. Фрагмент карты грабовых лесов Каневского заповедника (из. 3). М 1:10000.

А - таксационная основа. Цифры - номера таксационных выделов.
Б - карта демутационных парцели. Цифрами обозначены номера парцели. В - карта древостоя (I и II ярусы).

1 - граб обыкновенный, 2 - осина, 3 - береза бородавчатая, 4 - все широколиственные виды, 5 - липа сердцевидная, 6 - дуб черешчатый, 7 - обыкновенный ясень, 8 - ильм шершавый, 9 - клен: остролистный и полевой, 10 - I и II ярусы отсутствуют.

Г - карта размещения подроста (III и IV ярусы).

11 - клен (IV ярус), 12 - клен (III ярус), 13 - граб обыкновенный (IV ярус), 14 - граб обыкновенный (III ярус), 15 - дуб черешчатый, 16 - липа сердцевидная, 17 - осина, 18 - ильм шершавый, 19 - ясень обыкновенный, 20 - лещина, 21 - III и IV ярусы отсутствуют.

Д - карта травяного покрова (V ярус). Ассоциации: 22 - мертвопокровная, 23 - мятликово-дубравная или звездчатко-мятликово-дубравная, 24 - волосистоосоковая или волосистоосоково-ландышевая, 25 - волосистоосоково-зеленчуково-снытевая, 26 - снытево-пролесниково-черемшная, 27 - снытевая или пролесниково-снытевая, 28 - волосистоосоково-черемшная, 29 - лугово-разнотравно-злаковая.

Рис.22.

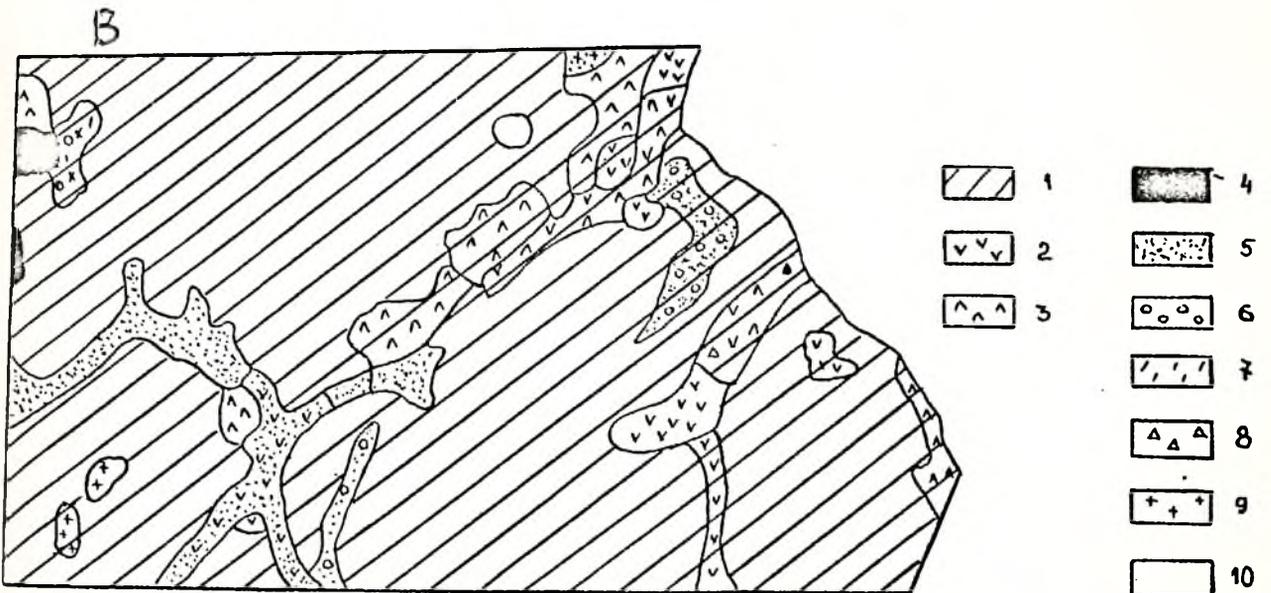
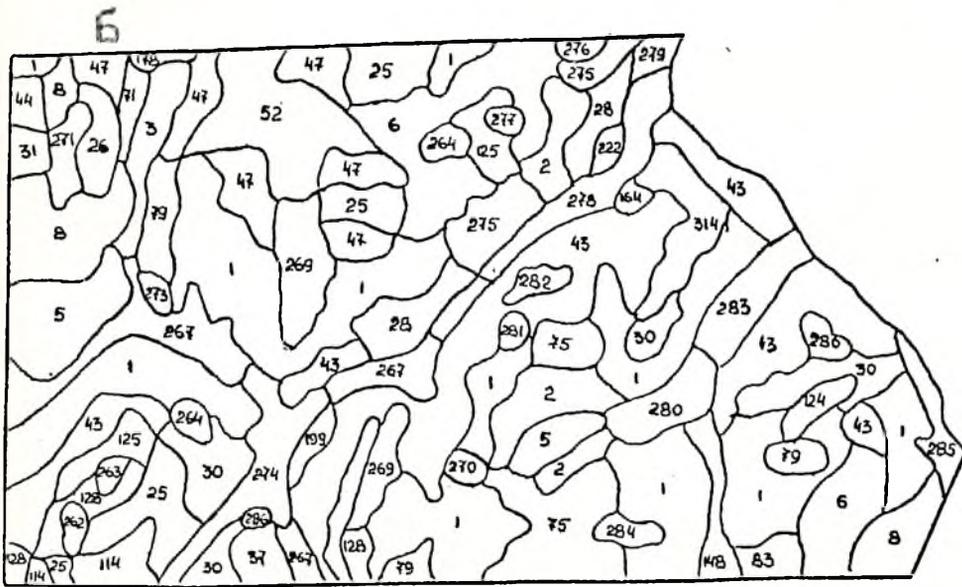
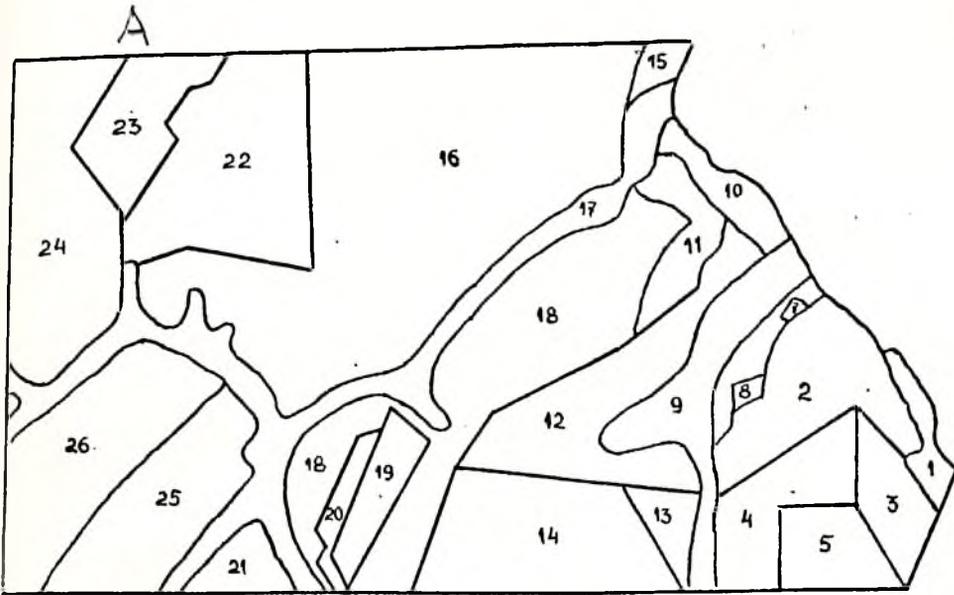
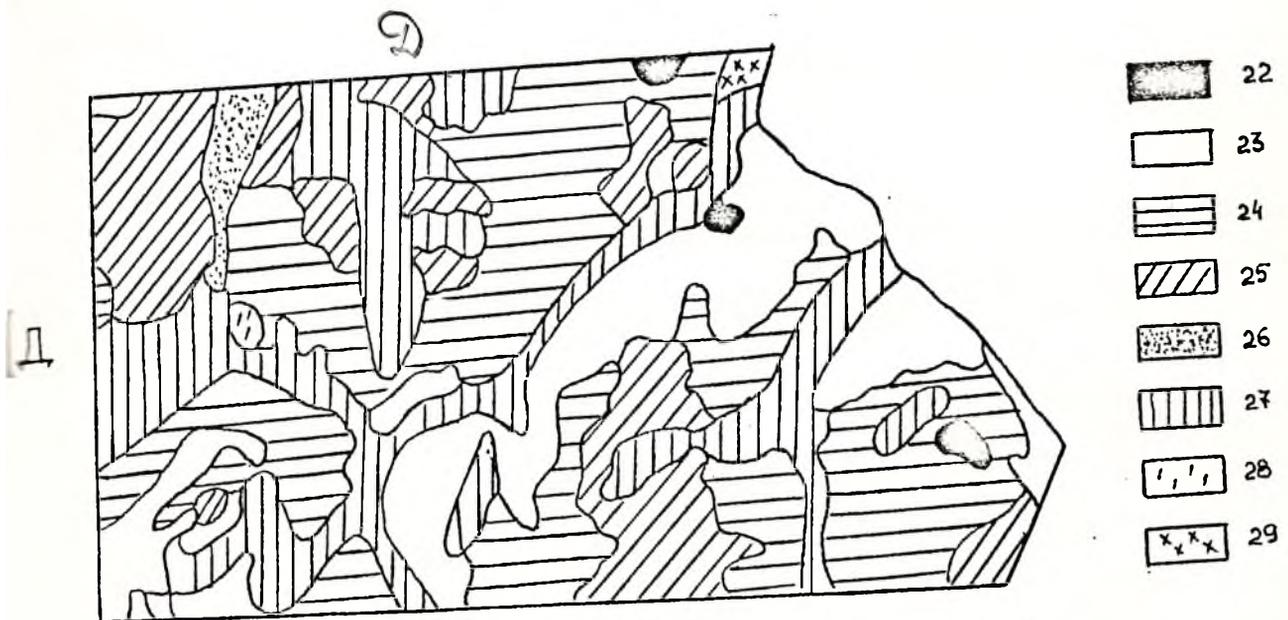
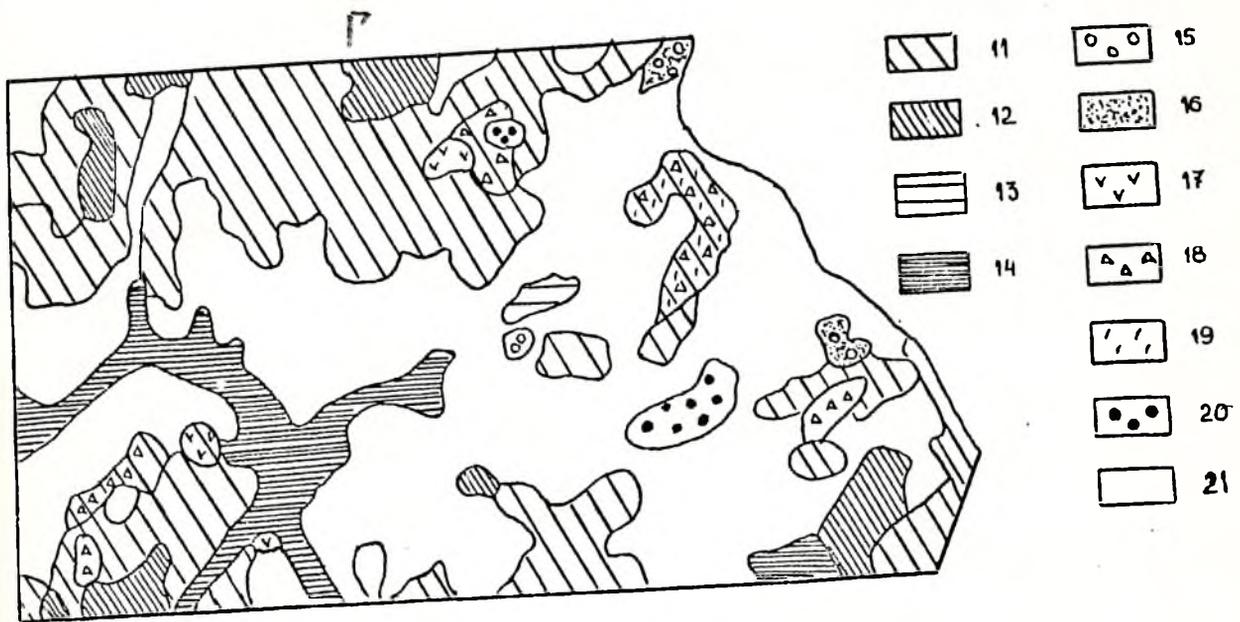


Рис. 22. Продолжение.



Площадь распространения разных видов в разных возрастных состояниях в лесах Каневского заповедника¹⁾

| В и д ы | В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | | | | |
|--------------|---------------------------------------|-------|---------------------------|------|---------------------------------------|------|---|-------|
| | ш л и т у р н о е 2-ой подгруппы | | в и р г и н и я н с к о е | | м о л о д о е г е н е р а т и в н о е | | с р е д н е в о з р а с т н о е и с т а р о е г е н е р а т и в н о е | |
| | га | % | га | % | га | % | га | % |
| Дуб | 3,2 | 0,49 | 1,0 | 0,15 | 39,2 | 5,99 | 100,3 | 15,24 |
| Ясень | 15,8 | 2,40 | 2,9 | 0,44 | 6,1 | 0,93 | 6,2 | 0,94 |
| Липа | 2,1 | 0,32 | 13,9 | 2,11 | 12,4 | 1,83 | 7,6 | 1,16 |
| Вяз | 42,2 | 6,41 | 11,8 | 1,79 | 1,0 | 0,15 | 1,2 | 0,18 |
| Береза | 3,2 | 0,49 | 2,2 | 0,33 | 1,4 | 0,21 | 36,9 | 5,61 |
| Осина | 7,1 | 1,08 | - | - | - | - | 21,9 | 3,33 |
| Граб | 10,9 | 1,66 | 36,6 | 5,66 | 19,3 | 2,93 | 596,3 | 90,61 |
| Клен остро. | 205,9 | 31,29 | 62,5 | 9,50 | 22,2 | 3,37 | 94,1 | 14,30 |
| Клен полевой | 137,7 | 20,92 | 31,3 | 4,76 | 3,7 | 0,56 | 2,0 | 0,30 |
| Лещина | - | - | - | - | - | - | 20,7 | 3,15 |

1) Площадь, занятая особыми каждым видом в каждом возрастном состоянии рассчитывалась вне зависимости от присутствия других видов.

- 73,7%. Значительно меньшая часть приходится на участки, где с кленами соседствуют другие широколиственные виды (3%), или подрост состоит только из граба (5%), из кленов с ясенем (2%) и из кленов с грабом (1,5%). Очевидно, что состояние массива в ближайшем будущем будет определяться виргинийским подростом. Среди виргинийского подроста абсолютное преобладание принадлежит видам кленов и, в первую очередь, клену остролистному. Незначительную долю среди виргинийского подроста составляют граб и липы (табл. 30).

Подведем некоторые итоги рассмотрения популяционной структуры и строения древесной сингузии.

Исследования, проведенные в грабовом лесу заповедника, однозначно свидетельствуют, что успешное развитие возобновления древесных видов происходит только в прорывах пологом леса, возникающих вследствие отмирания старых деревьев. Размеры таких прорывов в пологом (или "окном") определяют видовой состав возобновления, темпы роста и развития молодых деревьев. Так, "окна" небольших размеров используются только теневыносливыми видами, а крупные — успешно заселяются видами с разной степенью светолюбия и теневыносливости. Этот вывод находится в полном согласии с исследованиями, проведенными в тропических и умеренных лесах (Сиворцова и др., 1983; Hibbs, 1982; *The Ecology...*, 1985; Whitmore, 1978, 1989; Brokaw, 1985; Hubbel, Foster, 1986; Denslow, 1987; Смирнова и др., 1988, 1989; Brokaw, Scheiner, 1989; Kunkle 1989; Schatzel et al., 1989).

Кроме того, ветровально-почвенные комплексы создавая большее число микроместобитаний, усложняют структуру местобитаний (рис. 6). Пути использования неоднородной среды более многообразны, чем однородной (Низанка, 1981); в них обитает большее число видов. Детальные исследования, проведенные В.Н.Коротковым (1990) на групповых вывалах Каневского заповедника, показали, что в этих местобитаниях создаются условия благоприятные для возобновления всех ценообразователей широколиственного леса. Многообразие видов, различающихся по биологии и экологии, способствует повышению продуктивности ценоза за счет комлементарности и сукцессивной смены видов (Тоомлин, 1984). Однако санитарные рубки, проводящиеся в заповеднике, существенно сокращают возможность формирования вывалов и следовательно уменьшают видовое разнообразие сообщества. В ре-

в результате шведирующего влияния санитарных рубок видовой состав ценоза определяется в большей степени экотоном (например, склонами южной или северной экспозиции), а не ветровально-почвенным комплексом. Как показало картирование, в таких условиях широкое распространение получают экологически наиболее толерантные виды: из подроста деревьев — теневыносливые и относительно ксеролюбивые клены остролистый и полевой, из трав — теневыносливая сныть и ксеролюбивые осока волосистая и мятлики дубравный. Подлесок из кустарниковых видов практически полностью исчезает. Сохранились лишь отдельные эпиземлыры лещины и бузины черной крайне низкой жизнеспособности.

Таким образом, мозаичность растительности грабового леса в пределах отдельных экотопов создается ограниченным числом видов. Увеличение, в будущем, доли кленов, как крайне теневыносливых видов, в структуре всех ярусов заповедника приведет к созданию мелкой мозаики возрастных насаждений, в которой приживание подроста дуба, ясеня, липы, взрослые особи которых еще сохраняются в культурах, окажется невозможным. Это связано с тем, что "окна", образованные вывалами грабов и кленов отличаются небольшими размерами (100–200 м²). В образующихся "окнах" распада освещенность в приземных слоях составляет всего 2–4%, поскольку практически вся площадь попадает в зону бокового притенения материнским пологом. В этих "окнах" подрост дуба, ясеня и липы оказывается в неравном положении с подростом более теневыносливых видов.

Анализ возрастной и пространственной структуры популяций всех древесных видов показал их неравноценность. Большинство популяций имеют возрастные спектры существенно отличающиеся от устойчивого (базового) спектра. Реактивные светолюбивые виды (береза,

осина, ива) в составе популяции имеют только старые генеративные особи. Реактивные, относительно теневыносливые виды (вяз, граб) имеют популяции с минимумом на особях наиболее требовательных к свету (ν, g_1). Конкурентные виды (дуб, ясень) полностью лишены $i\pi_2, \nu_1$ и ν_2 особей. Среди толерантных видов устойчивые полночленные популяции имеют наиболее теневыносливые клены остролистый и полевой. Они же господствуют в подросте по численности. Анализ карты размещения подроста показал, что полный набор возрастных нарезки характерен только для подростка кленов остролистного и полевого (на его долю приходится 74% от закарпированной площади), на долю остальных видов приходится значительно меньше: вяза - 30, граба - 7%, ясеня и липы - 2%, дуба - 0,5%. Неустойчивая возрастная и пространственная структура популяции, а также несоответствие фитоценотических потенций позиций видов в грабовом массиве Каневского заповедника в ближайшее десятилетие приведут (при условии сохранения заповедности) к дальнейшему сокращению видового разнообразия и формированию олигодоминантных кленовых лесов, в которых не будет дуба, ясеня и липы.

Таким образом, грабовые леса Каневского заповедника, выбранные в качестве модельного массива, представляют собой крайний вариант антропогенной дигрессии полидоминантных дубово-грабовых лесов. Об этом свидетельствуют: 1) неполнота видового состава потенциальных ценозообразователей, 2) несоответствие популяционных потенций (типа фитоценотически значимого поведения) реальному состоянию популяций основных ценозообразователей, 3) неполночленность популяций потенциальных адификторов древесной синусы, 4) отсутствие полного набора возрастных нарезки и их оптимального сочетания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В результате проведенного исследования разработаны методические подходы анализа биологических и экологических свойств лиственных деревьев. Подход предусматривает: 1) последовательное осуществление системного анализа биологических систем от суборганизменного до ценотического уровней; 2) одновременное исследование всех видов в синузии, поскольку биологическое и экологическое своеобразие организмов наиболее четко проявляется при сравнении всех совместно существующих видов; 3) определение основных биологических и экологических свойств видов в условиях оптимума и пессимума с учетом возрастной изменчивости; 4) определение 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 светолюбия, теневыносливости и ДПВ.

4. Раздельное изучение биологических и экологических свойств показало, что между группами видов, выделенных на основании анализа ценотически значимых свойств (фитоценотипами) 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 прогнозы развития лесного массива и предложить рекомендации по лесоустройству

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 228с.
- Ананьева Л.М., Кашкарова В.П. Количественная характеристика светолюбия некоторых травянистых растений центральной лесостепи// Биогеофизические и математические исследования геосистем. М. 1978. С. 135-146.
- Ананьева Л.М. и др. Исследование светолюбия травянистых растений с помощью показателя УШ листьев// Биота основных геосистем центральной лесостепи. М. 1976. С. 83-90.
- Белостоков Г.П. Габитус кустовидного подроста древесных растений// Бот.журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 391-404.
- Бигон М., Харнер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. Пер. с англ. М.: Мир. 1989. Т. 2. 477с.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. Пер. с нем. М.: Мир. 1982. 261с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 1. Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс. 1968. 351с. Т. 2. Леса умеренной зоны. М.: Прогресс. 1974. 423с.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. М.: Наука. 1983. 248с.
- Варминг Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). Слб., Бромгауз-Ирон. 1902. 474с.
- Вернадский В.И. Биосфера. Л.: Научное хим.-техн. из-во. 1926. 147с.
- Воронов А.Г. Современные проблемы изучения тропических лесов// Итоги науки и техники. Сер. биогеография. М.: ВИНТИ. 1980. Т. 3. С. 57-112.
- Воронцова Л.И., Гатлук Л.Е., Бряжкова И.М. Жизненность особей в ценопопуляциях// Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 1976. С. 44-60.

- Ву Ван Ме. Критические освещенности под пологом леса и их влияние на жизнь подроста главных древесных пород в южной части таежной зоны (На прим. Охтин. учебно-опыт. лесхоза ЛТА)// Автореф. дис. на соиск. учет. степ. канд. с/х наук. Л. 1983. 17с.
- Горюшина Т.К. Ранне-весенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ. 1969.
- Горюшина Т.К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ. 1975. 126с.
- Горюшина Т.К. Экология растений. М.: Высш.школа. 1979. 368с.
- Джиффорд Р.М., Дженнингс Л.Д. Использование достижений науки о фотосинтезе в целях повышения продуктивности культурных растений// Фотосинтез. М.: Мир. 1987. Т. 2. С. 365-410.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Ч. I. М.: Изд-во МГУ. 1990. 106с.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. Комаровские чтения. XXI. Л.: Наука. 1969. 54с.
- Евстигнеев О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности// Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1730-1736.
- Евстигнеев О.И., Чумаченко С.И. Возрастная изменчивость теневыносливости лиственных деревьев// Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны. М.: МГУ. 1989. С. 62-67.
- Лукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Заключение// Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука. 1985. С. 187-196.
- Завадский К.М. Основные формы организации живого// Философские проблемы современной биологии. М.-Л. 1966. С. 29-47.

- Защитов Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424с.
- Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений// Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 81-91.
- Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обильноцветущего *Fraxinus excelsior* L. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 81-102.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика// Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 6. С. 849-858.
- Заугольнова Л.Б., Щербанова Е.Г. Характеристика некоторых экологических свойств степных, лугово-степных и луговых растений в пределах одного сообщества// Бюл. МОИП. 1985. Т. 90. в. 6. С. 111-121.
- Заугольнова Л.Б., Боголова В.И., Брижкова И.М., Лунова Л.А., Матвеев А.Р., Сутормина Н.С. Популяционные аспекты структуры и динамики луговых агроценозов// Биол. науки. 1989. № 11. С. 31-47.
- Иванов Л.А. Отношение к влаге древесных пород, применяемых при степном лесоразведении// Науч. вопросы полесазитного лесоразведения. 1951. в. 1. С. 109-124.
- Иванов Л.А., Коссович. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. I. Сосна// Журн. Русск. обстан. общ-ва. 1930. Т. 15. № 4. С. 195-240.
- Илатов В.С., Киримова Л.А. Функциональный подход к синусии// Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 470-477.
- Кальпе А., Сибер А., Тооминг Х. Связь фотосинтеза и проводимости CO_2 с удельной плотностью листьев и селекцией сортов с максимальной продуктивностью// Экология. 1974. № 2. С. 5-12.

- Карманова И.В. О конкурентном воздействии надземных и подземных частей деревьев на рост подроста// Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги, Л.: Наука, 1969а. С. 68-79.
- Карманова И.В. Об определении величины нетто-ассимиляции и типов роста ели и клена в различных условиях освещенности, водного режима и минерального питания// Общие теоретические проблемы биологической продуктивности, М.: Наука, 1969б. С. 138-142.
- Карманова И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений, М.: Наука, 1976. 222с.
- Карпов А.И. Сориментные таблицы для березы и осины, Л.: Мин-во сельского хозяйства РСФСР, 1956. 7с.
- Карпов В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги, Л.: Наука, 1969. 335с.
- Кашпарова В.П. Удельная поверхностная плотность (УПЛ) листьев и возможности ее использования для характеристики светолюбия растений// Биогеофиз. и мат. методы исслед. геосистем, М. 1978. С. 121-133.
- Князева И.Ф., Малкина И.С., Яншица А.М. Определение баланса органического вещества у саженцев клена остролистного в условиях разного затенения// Лесоведение, 1971. № 2. С. 15-22.
- Кожевникова Н.Д. Биология и экология Тли-Панской ели (ценопопуляционный анализ), Фрунзе: Илим, 1982. 240с.
- Козловский В.Б., Паплов В.М. Ход роста основных лесобразующих пород СССР (Справочник), М.: Лесная промышленность, 1967. 327с.
- Копил Л.И. Естественное возобновление дуба черешчатого в условиях Западной лесостепи и его использование для восстановления дубрав// Автореф. дисс... канд. с/х наук, Минск, 1987. 18с.

- Коротков В.Н. Демутационные процессы в грабовых лесах Каневского заповедника// Докл. МОИП. Использование и охрана ресурсов флоры и фауны СССР. М. 1987. С. 75-79.
- Коротков В.Н. Опыты по ускорению демутационных смен в грабовых лесах Каневского заповедника// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, в. 2, С. 131-141.
- Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность. 1983. 462с.
- Креманский В.И. Структурные уровни живой материи. М.: Наука. 1969. 295с.
- Куркин К.А. Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, в. 1. С. 29-41.
- Куркин К.А. Фитоценотическая конкуренция. Влияние конкуренции на эдификационное распределение видов// Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 614-626.
- Кутьина И.С. Биология и ценотическая роль граба и ильма в лесах УССР// Популяционная экология растений. М.: Наука. 1987. С. 131-135.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир. 1978. 382с.
- Лашинский Н.И. Структура и экология основных лесов Саламра// Автореф. дис... канд. биол. наук. Новосибирск. 1989. 14с.
- Левина Р.Е. Очерки по систематике растений. Ульяновск. 1971. 192с.
- Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука. 1987. 160с.
- Лир Х., Польстер Г., Фицлер Г.М. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность. 1974. 421с.
- Логунов Д.П., Моисеенко Ф.П. Сортиментные таблицы для таксации леса на корню. Киев: Госстройиздат УССР. 1959. 685с.
- Лозовой А.Д. Ход роста молодняков основных лесобразующих пород (Справочное пособие). Изд-во Воронежского ун-та. 1978. 84с.

- Мопатин В.Д. К вопросу о взаимосвязях между ценотипами растений - адификторов и их ареалами// Докл. АН СССР. 1963. Т. 148. № 4. С. 956-958.
- Дутков А.А., Полякова Е.В. Генетика признаков фотосинтеза у сахарной свеклы// Популя.-генет. аспекты продуктивности растений. Новосибирск. 1982. С. 136-161.
- Любименко В.Н. Новые исследования по ассимиляции светлюбивых и теневыносливых пород. Спб. 1908. 37с.
- Любименко В.Н. Биология растений. Анализ приспособительной деятельности растений. Л.: Гос.изд-во. 1924. Ч. I. 359с.
- Любченко В.М., Самофленко В.К. Граб обыкновенный в древостоях Каневского заповедника// Лесоведение. 1981. № 2. С. 35-41.
- Малкина И.С. Анализ единиц расчета интенсивности фотосинтеза при изучении продуктивности растений// Лесоведение. 1974. № 1. С. 61-67.
- Малкина И.С. Связь интенсивности фотосинтеза листьев дуба с их структурой и возрастом дерева// Лесоведение. 1983. № 4. С. 68-71.
- Малкина И.С. Влияние освещенности местообитания на световые кривые фотосинтеза клена и березы// Лесоведение. 1977. № 3. С. 21-25.
- Малкина И.С. Влияние освещенности и возраста дерева на ассимиляционную способность хвои сосны обыкновенной// Физиология растений. 1982. Т. 29. в. 3. С. 465-470.
- Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якишина А.М. Фотосинтез и дыхание подроста (Метод. подходы к изучению баланса органического вещества). М.: Наука. 1970. 184с.
- Медведев Я.С. Деревья и кустарники Кавказа. Описание дикорастущих и одичавших древеснистых растений Кавказа, с указанием

- их распространения, свойств и употребления. Сост. Я.С. Медведев. Тифлис: Изд-во Кавказского общ-ва сельского хоз-ва. 1883. 402с.
- Молехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная промышленность. 1980. 406с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 1989. 223с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 1985. 137с.
- Михалевская О.Б. Изменение водоудерживающей способности в онтогенезе листьев// Физиология растений. 1980. Т. 27. в. 4. С. 880-883.
- Милнев В.Г. Биологические основы воспроизводства буковых лесов Крыма// Автореф. дис. на соиск. учен. степ. д-ра с/х наук. Минск. 1973. 50с.
- Моисеенко Ф.П. Сортиментные таблицы для граба и бука Украинской ССР. М.: Изд-во Мин-ва сельского хозяйства СССР. 1955а. 78с.
- Моисеенко Ф.П. Сортиментные таблицы для липы европейской части СССР. М.: Изд-во Мин-ва сельского хозяйства СССР. 1955б. 143с.
- Мокроносков А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука. 1981. 196с.
- Молчанов А.А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М.: Наука. 1967. 103с.
- Морозов Г.Ф. Избранные труды. М.: Лесная промышленность. 1970. Т. I 559с.
- Мушинская Н.И. Экология семенного размножения клена остролистного и липы мелколистной в Башкирском Предуралье// Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск. 1977. 14с.

- Наконечный В.С. Роль запаса семян в подстилке в возобновлении
грабовых дубрав// Лесоведение. 1969, № 4, С. 77-80.
- Нестерович Н.Д., Маргайлик Г.И. Влияние света на древесные расте-
ния. Минск: Наука и техника. 1969. 175с.
- Никольский В. Влияние затенения на рост однолетней сосны и ели//
Известия Петровской земледельческой и лесной Академии. М.:
Типография М.Н.Лаврова и К°. 1881. в. 3. С. 1-7.
- Ничипорович А.А. Физиология фотосинтеза и продуктивность расте-
ний// Физиология растений. М.: Наука. 1982. С. 7-31.
- Нищенко А.А. О фитоценозах// Бот. журн. 1965. Т. 50. № 6. С. 797-
810.
- Норин Б.Н. О функциональной структуре растительных группировок ле-
сотундры// Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 170-183.
- Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской
лесотундры. Л.: Наука. 1979. 200с.
- Нымен А. Лесные нашей планеты. М.: Мир. 1989. 335с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир. 1975. 740с.
- Одум Ю. Экология. Т. 1. М.: Мир. 1986. 328с.
- Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука.
1970. 169с.
- Петров А.П. Сезонная динамика травяного покрова широколиственного
леса// Учен. зап. Казан. под. ин-та. 1974а, Т. 54. С. 68-80.
О количественных изменениях травяного покрова широколиствен-
ных лесов в течение нескольких лет// Учен. зап. Казан.
гос. вет. ин-та. 1974б, Т. 54. С. 63-80.
- Петров В.В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской
части СССР. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1989. 176с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. Пер. с англ. М.: Мир. 1981. 399с.

- Погребник П.С. Общее лесоводство. М.: Колос. 1968. 440с.
- Полтинкина И.В. Онтогенез *Asper campestre* L. // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.: Наука. 1982. С. 160-163.
- Полтинкина И.В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах Европейской части СССР// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. № 2. С. 79-88.
- Полькова Т.И., Евстигнев О.И. Особенности развития и судьба подроста в дубово-грабовых лесах УССР// Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.: Наука. 1982. С. 163-166.
- Понсет де Сандон Б.Б. Роль света в лесу и его значение в лесоводстве. Рига. 1914. 164с.
- Полкурлат А.П. Строение и развитие дерновин чая// Учен. зап. МТИИ им. В.И.Ленина. Каф. бот. 1941. Т. 30. в. 1. С. 101-151.
- Работнов Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа// Бот. журн. 1945. Т. 30. № 4. С. 167-177.
- Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах// Пробл. ботаники. 1962. Т. 6. С. 103-109.
- Работнов Т.А. Об эколого-биологическом и ценогическом своеобразии видов на примере луговых растений// Труды МОИП. 1966. Т. 27. С. 139-153.
- Работнов Т.А. Изучение ценогических популяций в целях выяснения "стратегии жизни" видов растений// Бюл. МОИП. 1975. Т. 80. в. 2. С. 5-17.
- Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии// Совт. ботаника. 1935. № 4. С. 25-41.

- Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избр. работы. Л.: Наука. 1971. 334с.
- Растительность Европейской части СССР. Ботанико-географический обзор. Л.: Наука. 1980. 429с.
- Расулов Б.Х., Асроров К.А. Зависимость интенсивности фотосинтеза различных видов хлорчатника от удельной поверхностной плотности листа// Физиология фотосинтеза. М.: Наука. 1982. С. 270-283.
- Ричардс П.У. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит-ры. 1961. 448с.
- Сказкин Ф.Д., Лавчиновская Е.И., Милляр М.С., Анисимов В.В. Практикум по физиологии растений. М.: Сов. наука. 1958. 339с.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность. 1983. 187с.
- Смылга Я.Я. Осина. Рига: Зинатне. 1986. 238с.
- Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука. 1971. 362с.
- Смирнова О.В. Поведение видов и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов Европейской части СССР// Вяз. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, в. 5. С. 53-67.
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука. 1987. 208с.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ фитоценологических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов Европейской части СССР// Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. В 3, С. 350-362.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ поведения некоторых древесных растений широколиственных лесов Европейской части СССР// Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.: Наука. 1982. С. 52-56.

- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенищность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений// Журн.общ.биол. 1984. Т. 45. № 2. С. 216-225.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Дробышева Т.И. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины// Журн.общ.биол. 1987. Т. 48. № 2. С. 200-212.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадик Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.И., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий Пушчино. 1990.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадик Р.В. Популяционные методы познания функциональной организации растительного покрова лесных территорий// Перспективы теории фитоценологии. Тарту. 1988а. С. 145-150.
- Смирнова О.В., Попадик Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза// Бот.журн. 1988б. Т. 73. № 10. С. 1423-1433.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадик Р.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов// Биол.науки. 1989а. С. 48-58.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Сохранить естественные дубравы// Природа. 1988. № 3. С. 40-45.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Рипа С.И., Лисых Н.И. Популяционная организация буковых горных лесов Закарпатья// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989б. Т. 94. в. 5. С. 78-92.
- Сураж У. Обь отношении древесных и кустарных пород к интенсивности освещен я// Лесной журнал. 1891. в. 2. С. 196-213.
- Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат. 1977. 200с.

- Тооминг Х.Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л.: Гидрометеоиздат, 1984. 264с.
- Турский М. Лесоводство. М. 1912. 379с.
- Турский М.К. Лесоводство. М. Гос. изд-во сельскохозяйственной литературы. 1954. 352с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов// Биол. науки. 1975. № 2. С. 7-34.
- Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. 327с.
- Холодный Н.Г. Среди природы и в лаборатории. М.: МОИП. 1949. 174с.
- Царевская Н.Г. Количественные последования влаголюбия травянистых растений с помощью показателя УИЛ листьев// Бюлетень основных геосистем центральной лесостепи. М. 1976. С. 91-95.
- Царевская Н.Г. Зависимость параметров водного режима листьев от влаголюбия растений// Биогеофиз. и мат. методы исслед. геосистем. М. 1978. С. 147-162.
- Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука. 1978. 212с.
- Цельникер Ю.Л., Малинина И.С. Влияние возраста дерева на структуру и функцию фотосинтетического аппарата дуба черешчатого // Физиология растений. 1983. Т. 20. С. 349-354.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука. 1976. 216с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии)// Л.Б.Заугольнова, Л.А.Лукова, А.С.Комаров, О.В.Смирнова. М.: Наука. 1988. 184с.
- Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill.
// Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. в. 1. С. 85-98.

- Чистякова А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. М.: Наука. 1987. С. 39-43.
- Чумакова А.В., Васильев Н.Г. Ясень. М.: Лесная промышленность. 1984. 101с.
- Якшина А.М. Об интенсивности дыхания корневой системы клена при разном затенении // Физиология растений. 1978. Т. 25. в. 1. С. 64-69.
- Якшина А.М. О дыхании корневых систем у различно затененных саженцев ясеня пушистого и березы повислой // Лесоведение. 1979. В 2. С. 56-61.
- Яхонтов И.А. Развитие соснового подроста под пологом старых насаждений // Труды по лесному опытному делу в России. 1908. в. 20. 107с.
- Aston T.J., Robinson G. Teaching light compensation point a new practical approach // Journal of Biological Education. 1986. V.20, N3. P. 189-194.
- Brokaw N.V.L. Gap-phase regeneration in tropical forest // Ecology. 1985. V.73. P. 682-687.
- Brokaw N.V.L. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest // J. Ecol. 1987. V.75. N1. P. 9-19.
- Brokaw N.V.L., Scheiner S.M. Species composition in gaps and structure of tropical forest // Ecology. 1989. V.70. N3. P. 538-541.
- Canham C.D. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: Response to canopy gaps // Ecology. 1988. V.69. N3. P. 786-795.
- Chazdon R.L. Physiological and morphological basis of shade tolerant in rain forest under-

- story palms // *Principes*. 1986. V.30. N3. p. 92-99.
- Denslow J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // *Ann. Rev. of Ecol. and Systems* 1987. V. 18. P. 431-451.
- The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* / ed. by Pickett S.T.A. & White P.S. - Orlando etc.: Acad. Press, 1985. 472 p.
- Harper J.L. *Population Biology of plants.* - N.J et al.: Acad. Press, 1977. 822 p.
- Heyer Gustaw. *Das Verhalten der Waldbäume gegen Licht und Schatten.* - Erlangen, 1852. 88 p.
- Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. *Tropical Trees and Forests: An architectural Analysis.* 1978. N.Y. 447 p.
- Hills D.E. Gap dynamics in a hemlock hardwood forest // *Canad. J. For. Res.* 1982. V.12. N3. P. 522-527.
- Horn H.S. *The adaptive geometry of trees.* - Princeton N.J.: Prin. Univ. Press, 1971. XI. 444 p.
- Hubbel S.P., Foster R.B. Canopy gaps and dynamics of neotropical forest // *Plant Ecology.* Oxford: Oxford Univ. Press, 1986. p. 77-96.
- Grime J.P. Shade tolerance in flowering plants // *Nature*. 1965. V.208. N5006. p. 161-163
- Grime J.P. Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plants species in space and time // *Struct. and func. of plant populations.* Amsterdam. 1978. P. 101-124.
- Grime J.P. *Plant strategies and vegetation processes.* N.J. etc.: Wiley, 1979. XI. 222 p.

- Québb P. Y. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of regeneration niche // *Ecol. Rev.* 1977. N1. P. 104-145.
- Runkle J. K. Synchrony of regeneration gaps and latitudinal differences in tree species diversity // *Ecology*, 1989. V. 70. N3. p. 546-548.
- Schaezel R. J., Curtis S. T., Johnson D. L., Small T. W. Tree uprooting: review of impact on forest ecology // *Vegetatio*, 1989. V. 79. N3. p. 165-176.
- Silvertown J. W. Introduction to plant population ecology. Linden etc.: Longman, 1984. 203 p.
- Stocker O. Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. *Platanus*, 1929. N7. S. 363-387.
- Tilman D. Resource competition and Community Structure. Princeton etc.: Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.
- Wallace L. L. Comparative phytology of successional forest trees // *Forest Habitat and Soil*. Columbia, N.Y. etc., 1985. p. 111-159.
- Whitmore T. C. Gaps in the forest canopy // *Tropical Trees as living systems*. Linden etc., 1978. p. 639-656.
- Whitmore T. C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees // *Ecology*, 1989. V. 70. N3. p. 526-538.
- Wiesner J. Der Lichtgenuss der Pflanzen: photometrische und physiologische untersuchungen mit besonderer rücksichtnahme auf lebensweise, physiologische anpassung und kultur der pflanzen. von Prof. J. Wiesner. Leipzig. W. Engelmann, 1907. 322 S.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Характеристика физико-географических условий и растительности районов работ

Каневский заповедник (Черкасская область) представляет природу Среднеднепровской лесостепи Украины, входит в состав Правобережного Центрального геоботанического округа дубовых, грабово-дубовых лесов и луговых степей. В этом округе в прошлом преобладали леса над степью. Заповедник находится в центре района Каневских дислокаций юго-восточной окраины Преднепровской возвышенности. Рельеф основной части заповедника сильно рассечен оврагами. Глубина оврагов достигает 50-70 м. Климат умеренно континентальный. По многолетним наблюдениям среднегодовая температура составляет $+8^{\circ}\text{C}$, температура января -5°C , июля $+20.4^{\circ}\text{C}$. За год выпадает в среднем 505 мм осадков (максимальное количество - 753 мм, минимальное - 285 мм), из которых 70% приходится на вегетационный период. Климатограммы Каневского заповедника представлены на рис. 23. Детальное описание растительности, где проводились исследования, представлены в приложении I.

Креселецкое лесничество (Черкасская область) расположено в юго-восточной части правобережной лесостепи. Массив лесничества представляет собой часть широколиственных лесов надднепровской возвышенности, которые простираются в бассейне рек Тясмин-Ингул и занимают наиболее возвышенные, изрезанные балками леса. Климатические условия этого района исследований сходны с Каневским заповедником. Описание растительности дано в приложении I.

Знаменское лесничество (Кировоградская область). В схеме лесорастительного районирования СССР (Растительность Европейской части СССР, 1980) массив Знаменского лесничества включен в округ Пред-

карпатья и Приднепровской лесостепи, в провинцию южной части Русской равнины степной области. Этот массив располагается на юго-восточных отрогах Приднепровской возвышенности. Климат в этом районе континентальный. По многолетним наблюдениям среднегодовая температура составляет $+7^{\circ}\text{C}$, температура января - -6.5°C , июля - $+20.2^{\circ}\text{C}$. За год выпадает в среднем 470 мм осадков (на теплый период приходится 320 мм, на холодный - 150 мм).

Теллермановское опытное лесничество (Воронежская область). Описываемый район находится в южной части лесостепной зоны. По многолетним наблюдениям средняя температура воздуха в июле составляет 20.1°C . За год выпадает в среднем 527 мм осадков (за период с температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ приходится 300 мм).

Ульяновское лесничество (Калужской области). По данным ближайшей метеостанции (г. Калуга) среднегодовая температура воздуха составляет $+3.8^{\circ}\text{C}$, температура января - -10°C , июля - $+18^{\circ}\text{C}$. За год выпадает 625 мм осадков. Климатограмма для этого района исследований приведена на рис. 24.

ГИЗЛ "Горки Ленинские" (Московская область). Среднегодовое количество осадков 565 мм. Максимум осадков летом, минимум - зимой. Среднегодовая температура воздуха $+3.3^{\circ}$, среднемесячная температура самого теплого месяца июля $+18^{\circ}$, самого холодного - января - -10.5° .

Описание растительности для каждого пункта исследований дано в приложении I.

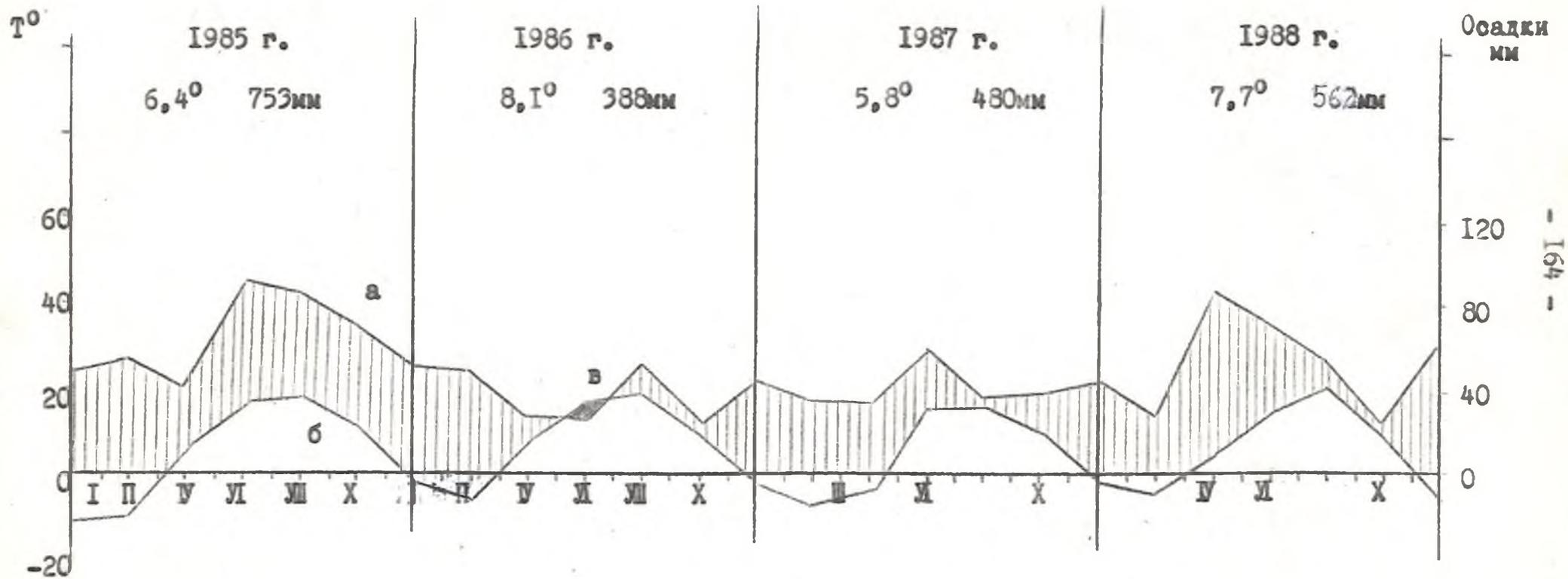


Рис. 23. Климатодиаграмма Каневского государственного заповедника (по данным метеостанции):

а-кривая месячных сумм осадков, б-кривая среднемесячной температуры, в-засушливый период.

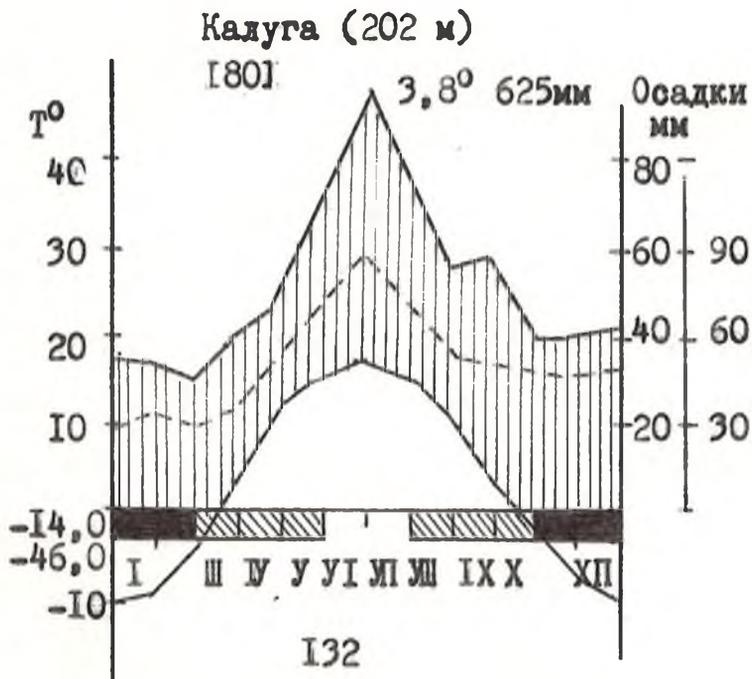


Рис.24. Климатодиаграмма г. Калуги (средняя многолетняя).

ПРИЛОЖЕНИЕ I

Характеристика участков ассоциаций

| Номера участ- ков ассоц.! | I.1 | I.2 | I.3 | I.4 | I.5 | I.6 | I.7 |
|--|---|---|--|---|--|---|---|
| Местополо- жение | Каневский заповедник Черкасской области | | | | | | |
| Положение в рельефе | дно балки | нижняя часть склона | верхняя часть склона север- ной экспозиции | средняя часть скло- на северной экспозиции | пологий участок | верхняя часть склона южной экспозиции | верхняя часть склона южной экспозиции |
| Название уч- астков ассо- циаций | <i>Carpinetum allioso-ursi- num</i> | <i>Carpinetum ficarioso- aegopodiosum</i> | <i>Carpinetum aegopodiosum</i> | <i>Carpinetum aegopodiosum</i> | <i>Carpinetum aegopodioso- caricosum</i> | <i>Carpinetum caricosum</i> | <i>Carpinetum paosum</i> |
| Сокращенность врон древес- ного яруса | 0.8-0.9 | 0.9 | 0.9 | 0.8-0.9 | 0.9 | 0.9 | 0.8 |
| Господствующие деревья | Граб обыкновен. | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный | Граб обыкновенный |
| Число ярусов деревьев | I | I | I | I | I | I | I |
| Формула дре- востоя I яр. | 10Г | 10Г | 10Г | 10Г | 10Г | 10Г | 10Г |
| Возраст осо- бей видов гос- подствующих в I ярусе | 60-80 | 60-80 | 60-80 | 70-90 | 70-90 | 70 | 70-80 |

Приложение I (продолжение)

| № ассоциаций! | I.1 | ! | I.2 | ! | I.3 | ! | I.4 | ! | I.5 | ! | I.6 | ! | I.7 |
|--|---------------------|---|------------------------------|---|---|---|--|---|--|---|---|---|--------------------------------------|
| Высота особей господствующих в I ярус, м | 22 | | 20 | | 21 | | 22 | | 21 | | 20 | | 20 |
| Диаметр особей господствующих в I ярус, см | 34 | | 28 | | 32 | | 28 | | 30 | | 27 | | 28 |
| Массовые виды в подросте | Клен острог. | | Клен острог. Клен полевой | | Клен острог. | | Клен острог. | | Клен острог. Клен полевой | | Клен острог. Клен полевой | | Клен острог. |
| Сомкнутость полога кустарников | 0.2 | | - | | - | | - | | - | | 0.1 | | - |
| Господствующие кустарники | Лещина обыкновенная | | - | | - | | - | | - | | Лещина обыкновенная | | - |
| Общее число видов в травяном покрове | 24 | | 26 | | 25 | | 27 | | 23 | | 19 | | 24 |
| Общее покрытие весной | 90/100 | | 90-100 | | 80-90 | | 70-90 | | 70-80 | | 50-60 | | 20-30 |
| Господствующие виды эфемероидов и их покрытие, % | Лук медвежий-70-80 | | Чистяк весенний -80-90 | | Хохлатка полая-50, Хохлатка Галлера-30, Ветреница лютичная-10 | | Хохлатка Галлера-40, Пролеска двулистная-20, Ветреница лютичная-20 | | Хохлатка Галлера-30, Пролеска двулистная-20, Зубянка клубноносная-10 | | Зубянка клубноносная-10, Хохлатка Галлера-20, Ветреница лютичная-10 | | Хохлатка Галлера-20, Лук красный-2-3 |

Приложение I (продолжение)

| Номера участков ассоциаций | I.1 | I.2 | I.3 | I.4 | I.5 | I.6 | I.7 |
|---|---|--|---|-------------------------------|--|--|--------------------------------|
| Общее покрытие лесом, % | 30 | 30-50 | 70-80 | 60-70 | 70-80 | 80-90 | 60-70 |
| Господствующие виды широколиственных и их покрытие, % | Пролесник многолетний -10, Снить обыкновенная -20 | Снить обыкновенная -20, Зеленчук желтый -20 | Снить обыкновенная -70, Зеленчук желтый -10, Копытень европейский -10 | Снить обыкновенная -60-80 | Осока волосистая -40, Снить обыкновенная -30 | Осока волосистая -60, ландыш майский -20 | Мятлик дубравный -40 |
| Освещенность над травяным покровом (в % от полной) | 1.3 | I.2 | 0.8 | 0.6 | I.0 | I.9 | 2.1 |
| Тип условий местопроизрастания | D ₃ | D ₃ | D ₂ | D ₃ | D ₂ | D ₂ | D _I |
| Название почвы | светло-серая лесная глубокоглиеватая легкосуглинистая | светлосерая лесная глубокоглиеватая легкосуглинистая | светло-серая лесная суглинистая | светло-серая легкосуглинистая | светло-серая легко суглинистая | светло-серая лесная супесчаная | светло-серая лесная супесчаная |

Приложение I (продолжение)

| Номера уч. ассоц. ! | 2.1 | ! | 2.2 | ! | 2.3 |
|--------------------------------|--|---|---|---|--|
| Местоположение ! | КРЕСЕЛЕЦКОЕ ЛЕСНИЧЕСТВО ЧЕРКАССКОЙ ОБЛАСТИ | | | | |
| Положение в рельефе | плакорный участок | | плакорный участок | | плакорный участок |
| Название участковой ассоциации | <i>Quercus-Tilletum aegardiosocarpicosum</i> | | <i>Quercus-Fraxinetum aegardiosomercurialisum</i> | | <i>Quercus-Carpinetum carpicosconvallariosum</i> |
| Сомкнутость древесного полога | 0.9-1.0 | | 0.8-0.9 | | 0.8 |
| Господствующие деревья | Дуб черешчатый, Липа сердцевидная | | Дуб черешчатый, Ясень обыкновенный | | Дуб черешчатый, Граб обыкновенный |
| Число ярусов деревьев | 2 | | 2 | | 2 |
| Формула древостоя I яруса | 5Д4Лп1КЛ.0 | | 5д4Яс1Лп2Кл.0 | | 6Д2Лп2Кл.0 |
| Общее покрытие весной, % | 60-70 | | 70-80 | | 30-40 |

Приложение I (продолжение)

| Номера участков ассоциаций | 2.1 | 2.2 | 2.3 |
|--|---|---|---|
| Формула древостоя 2 яруса | 5Г4Кл.о. 1Кл.п. | 7Г3Кл.о.ед.Кл.п. | 6Г2Кл.о. 2Кл.п. 2Лп |
| Возраст особей видов, господствующих в I ярусе | 160 | 120 | 90 |
| Высота особей господствующих видов в I ярусе, м | 30 | 28 | 26 |
| Диаметр особей господствующих видов в I ярусе, см. | 60 | 55 | 40 |
| Массовые виды в под-росте | Клен остролистный, Клен полевой | Клен остролистный Клен полевой Вяз шершавый | Клен остролистный Клен полевой Вяз шершавый |
| Сомкнутость полога кустарников | 0.5 | 0.6 | 0.6 |
| Господствующие кустарники | Лещина обыкновенная Бересклет бородавчатый | Лещина обыкновенная | Лещина обыкновенная |
| Общее число видов в травяном покрове | 24 | 25 | 22 |

Приложение I (продолжение)

| Номера участков ассоциаций | 2.1 | 2.2 | 2.3 |
|--|---|---|--|
| Господствующие виды эфемероидов и их проективное покрытие, % | Хохлатка Галлера-40 Хохлатка полая -20 Пролеска двулистная - 10 | Медвежий лук-40 Хохлатка Галлера-30 | Хохлатка полая-20 Ветреница лотичная-10 |
| Общее покрытие летом | 70 | 80 | 70-80 |
| Господствующие виды широколиствя и их покрытие, % | Сныть обыкновенная-30 Осока волосистая -20 Зеленчук желтый -10 | Сныть обыкновенная-40 Пролесник многолетний-30 Осока волосистая -10 | Осока волосистая-40 Ландыш майский -20 Звездчатка ланцетовидная-10 |
| Освещенность над травяным покровом (в % от полной) | 2.5 | 3.1 | 3.1 |
| Тип условий местопроизрастания | Д ₃ | Д ₃ | Д ₂ |
| Название почвы | серая среднеподзоленная средне-суглинистая | темносерая слабоподзоленная среднесуглинистая | серая лесная слабоподзоленная среднесуглинистая |

Приложение 1 (продолжение)

| Номера участков ассоциаций | 3.1 | 3.2 | 3.3 |
|--|---|---|--|
| Местоположение | Теллермановское опытное лесничество Воронежской области | | |
| Положение в рельефе | плакорный участок | плакорный участок | плакорный участок |
| Название участков ассоциаций | <i>Quercetum - aegopodiosocaricosum</i> | <i>Quercetum aegopodiosum</i> | <i>Quercetum aegopodiosomercurialisum</i> |
| Сомкнутость древосток | 0.7-0.8 | 0.5-0.7 | 0.5-0.6 |
| Господствующие деревья | Дуб черешчатый Клен остролистный Ясень обыкновенный | Дуб черешчатый, Ясень обыкновенный, Клен остролистный, Клен полевой | Дуб черешчатый, Ясень обыкновенный, Липа сердцевидная, Клен остролистный, Клен полевой |
| Число ярусов деревьев | 2 | 2 | 3 |
| Формула древостоя I яруса | 7Д 2Лп 1Яс ед. Кл. о. | 6Д 2Яс 2Лп ед. Кл. о. | 7Д 2Яс 1Лп ед. Кл. о. |
| Возраст особей видов, господствующих в I ярусе | 90 | 180 | 250 |
| Высота особей видов, господствующих в I ярусе | 24 | 30 | 28 |

Приложение I (продолжение)

| Номера участков ассоциаций | 3.1 | 3.2 | 3.3 |
|--|--|---|--|
| Диаметр особей видов, господствующих в I ярусе, см | 48 | 59 | 64 |
| Массовые виды в под-росте | Клен остролистный Клен полевой | Клен остролистный Клен полевой Ясень обыкновенный | Клен остролистный Клен полевой Ясень обыкновенный |
| Сомкнутость полога кустарников | 0.5-0.6 | 0.3-0.4 | 0.2-0.3 |
| Господствующие кустарники | Лещина обыкновенная Бересклет европейский | Лещина обыкновенная | Лещина обыкновенная |
| Общее число видов в травяном покрове | 22 | 22 | 25 |
| ОБЩЕЕ покрытие ле-том | 60-70 | 60-70 | 60-70 |
| Господствующие виды широколиствя и их покрытие | Сныть обыкновенная - 70, Осока волосистая - 30 | Сныть обыкновенная - 70 | Сныть обыкновенная - 40 Пролесник многолетний - 50 |
| Общее покрытие весной, % | 70 | 60 | 70 |
| Господствующие виды эфемероидов и их покрытие, % | Хохлатка Галлера - 30 Пролеска сибирская - 20 | Хохлатка Маршалла - 40 Хохлатка Галлера - 30 | Хохлатка Маршалла - 30 Хохлатка Галлера - 20 Пролеска сибирская - 30 |

Приложение I (продолжение)

| Номера участков ассоциаций | 3.1 | 3.2 | 3.3 |
|--|--|--|--|
| Освещенность над травяным покровом (в % от полной) | 2.3 | 3.8 | 4.2 |
| Тип условий место-произрастания | Д ₂ | Д ₂ | Д ₂ |
| Название почвы | темносерая мощно оструктуренная слабо- оподзоленная тяжело- суглинистая | темносерая мощно оструктуренная слабо- оподзоленная тяжело- суглинистая | Темносерая мощно оструктуренная слабо- оподзоленная тяжело- суглинистая |

| Местоположение ! | Калужская область, Улья- новское лесничество ! | Московская область, Бог- дановский лесопарк ! | Кировоградская область, Знаменское лесничество |
|---|--|--|---|
| Положение в релье- фе | плакорный участок | плакорный участок | плакорный участок |
| Название участков ассоциаций | <i>Quercus-Fraxinetum aegoro- dioso-galebb dolosum</i> | <i>Betuletum herbosum</i> | <i>Querci-Tilietum aegoro- diosum</i> |
| Сомкнутость дре- весного полога | 0.6 | 0.8 | 0.8 |
| Господствующие деревья | Дуб черешчатый Асень обыкновенный Липа сердцевидная | Береза бородавчатая | Дуб черешчатый Граб обыкновенный Липа сердцелистная |
| Число ярусов де- ревьев | 3 | I | 2 |
| Формула древостоя I яруса | 3ДЯс2лпКл.о. ИИ, Кл.п. Б, Ос | 1ОБ, ед. Ос | 3ЛпЭГ2Д1Яс1 (Кл.о. + Кл.п.) |
| Формула древостоя 2 яруса | 5Д2Лп1Яс1Кл.оИИ, Кл.п., Ос, ед. Б, Чр, Яб, Рб | - | 7Г1Лп1Кл.о. 1Кп |
| Возраст особей, гос- подствующих в I ярусе | 350 | 30 | 200 |
| Высота особей, господ- ствующих в I ярусе | 32 | 25 | 30 |

Приложение I (продолжение)

| Месторасположение | Ульяновское лесничество Калужской области | Богдановский лесопарк Московской области | Знаменское лесничество Кировоградской области |
|--|--|---|---|
| Диаметр особей, господствующих в I ярусе | 35 | 24 | 33 |
| Массовые виды в под- росте | Исень обыкновенный Липа сердцевидная Клен остролистный Вяз шершавый | Липа сердцевидная Рябина обыкновенная Дуб обыкновенный | Клен остролистный Клен полевой Липа сердцевидная Вяз шершавый Граб обыкновенный |
| Сомкнутость кустар- ников | 0.5 | 0.7 | 0.3 |
| Господствующие куст- арники | Лещина обыкновенная Бересклет бородавчатый Бересклет европейский | Крушинник ломкий Лещина обыкновенная Жимолость пушистая | Лещина обыкновенная Бересклет бородавчатый Бересклет европейский |
| Общее число видов в травяном покрове | 30 | 40 | 25 |
| Общее покрытие вес- ной, % | 60-70 | - | 30-40 |

Приложение I (продолжение)

| Местоположение | Ульяновское лесничество Калужской области | Богдановский лесопарк Московской области | Знаменское лесничество Кировоградской обл. |
|--|---|---|---|
| Господствующие виды эфемероидов и их покрытие в % | Медвежий лук-60 Хохлатка Галлера-10 Хохлатка Маршалла-5 | - | Хохлатка Галлера-40 Пролеска двулистная-10 Зубянка клубненосная-10 |
| Общее покрытие летом, 0% | 80 | 90 | 60 |
| Господствующие виды широколиств. их покрытие в 0% | Сныть обыкновенная-20 Зеленчук желтый-20 Медуница неясная-10 Осока волосистая-5 Люттик ползучий-5 Люттик кашубский-5 Лабазник вязолистный-5 Копытень европейский-5 | Дубровка ползучая-20 Люттик кашубский-10 Гравилат городской-10 Герань лесная-10 Буквица аптечная-10 Недотрога обыкновенная-10 Золотарник золотая розга-10 | Звездчатка ланцетолистная-10 Осока волосистая-10 Сныть обыкновенная-30 Фиалка удивительная-5 |
| Освещенность над травяным покровом (в % от полной) | 4 | 8 | 1.5 |
| Тип условий про- израстания | D ₃₋₄ | C ₃ | D ₂₋₃ |
| Название почвы | бурая лесная на лесовидных суглинках | слабо дерновоподзо- листая, среднесуглинистая на карбонатных суглинках | серая лесная мощная средне- суглинистая на лесовидных суглинках |

Приложение 2-1

Освещенность по трансекте в поддоминантном широколиственном лесу Ульяновского лесничества
Калужской области. Квартал 8. 23 августа 1989 года.

| Освещенность на открытом месте, лк | 48000 | | 60000 | | 62000 | | 68000 | | 75000 | | 71000 | | 71000 | | 70000 | | 58000 | | |
|------------------------------------|------------|-------|-----------------|------|------------------|------|------------------|-------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|
| | Часы суток | | 9 ⁰⁰ | | 10 ⁰⁰ | | 11 ⁰⁰ | | 12 ⁰⁰ | | 13 ⁰⁰ | | 14 ⁰⁰ | | 15 ⁰⁰ | | 16 ⁰⁰ | | 17 ⁰⁰ |
| Точки измерений | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | |
| | 1 | 20000 | 41.7 | 330 | 0.56 | 410 | 0.60 | 16000 | 25.8 | 430 | 0.57 | 390 | 0.55 | 1700 | 2.43 | 620 | 0.86 | 230 | 0.40 |
| 2 | 270 | 0.56 | 500 | 0.83 | 380 | 0.56 | 290 | 0.47 | 410 | 0.55 | 330 | 0.47 | 5500 | 7.36 | 390 | 0.54 | 470 | 0.81 | |
| 3 | 430 | 0.90 | 1500 | 2.50 | 4900 | 7.21 | 780 | 1.26 | 540 | 0.72 | 800 | 1.14 | 400 | 0.57 | 3800 | 5.28 | 310 | 0.54 | |
| 4 | 850 | 1.77 | 1300 | 2.17 | 10000 | 14.7 | 68000 | 100 | 1340 | 1.73 | 1700 | 2.43 | 1000 | 1.43 | 1600 | 2.22 | 750 | 1.29 | |
| 5 | 1100 | 2.29 | 1600 | 2.67 | 56000 | 82.4 | 21000 | 33.9 | 3900 | 5.20 | 6900 | 9.86 | 2500 | 3.57 | 1100 | 1.57 | 1800 | 3.10 | |
| 6 | 1200 | 2.50 | 2200 | 3.67 | 1100 | 1.52 | 1800 | 2.90 | 12000 | 16.0 | 1500 | 2.14 | 3100 | 4.43 | 7300 | 10.1 | 5700 | 9.83 | |
| 7 | 600 | 1.25 | 1000 | 1.67 | 1100 | 1.62 | 1200 | 1.94 | 1100 | 1.47 | 5800 | 8.29 | 1100 | 1.57 | 1100 | 1.53 | 1700 | 2.93 | |
| 8 | 1100 | 2.29 | 1300 | 2.17 | 1800 | 2.65 | 4100 | 6.61 | 59000 | 79.0 | 2600 | 3.71 | 2100 | 3.00 | 1300 | 1.81 | 1200 | 2.07 | |
| 9 | 900 | 1.88 | 3000 | 5.00 | 1200 | 1.77 | 1700 | 2.74 | 4500 | 6.00 | 71000 | 100 | 8000 | 1.43 | 1600 | 2.22 | 2300 | 3.97 | |
| 10 | 700 | 1.46 | 1000 | 1.67 | 1000 | 1.47 | 3000 | 4.84 | 2200 | 2.93 | 49000 | 70.0 | 1900 | 2.71 | 1800 | 2.50 | 890 | 1.54 | |
| 11 | 600 | 1.25 | 790 | 1.32 | 1000 | 1.47 | 7200 | 11.6 | 1500 | 2.00 | 1400 | 2.00 | 10000 | 14.3 | 3500 | 4.86 | 690 | 1.19 | |
| 12 | 1200 | 2.50 | 830 | 1.38 | 1100 | 1.62 | 7600 | 12.3 | 5200 | 6.93 | 1600 | 2.29 | 1400 | 2.00 | 1600 | 2.22 | 890 | 3.26 | |
| 13 | 1900 | 3.96 | 1000 | 1.67 | 1200 | 1.77 | 1300 | 2.10 | 3500 | 4.77 | 2400 | 3.33 | 1900 | 2.71 | 1300 | 1.81 | 1500 | 2.59 | |
| 14 | 6000 | 12.5 | 1000 | 1.67 | 6900 | 10.2 | 17000 | 27.0 | 4500 | 6.00 | 1200 | 1.71 | 1400 | 2.00 | 4600 | 6.39 | 4600 | 7.93 | |
| 15 | 600 | 1.25 | 1000 | 1.67 | 500 | 0.74 | 960 | 1.55 | 1700 | 2.27 | 17000 | 24.3 | 1000 | 1.43 | 830 | 1.16 | 6300 | 10.9 | |

Приложение 2-1 (продолжение)

| Точки из- мерений | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % |
|-------------------------|-------|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|------|------|-------|------|-------|------|------|------|
| 16 | 600 | 1.25 | 3000 | 5.00 | 5000 | 7.35 | 1400 | 2.26 | 1500 | 2.00 | 1200 | 1.71 | 1300 | 1.56 | 1100 | 1.53 | 900 | 1.55 |
| 17 | 350 | 0.73 | 500 | 0.83 | 1000 | 1.47 | 500 | 0.81 | 760 | 1.01 | 720 | 1.03 | 5000 | 7.14 | 580 | 0.81 | 2300 | 3.97 |
| 18 | 400 | 0.83 | 1000 | 1.67 | 400 | 0.58 | 520 | 0.84 | 610 | 0.81 | 1300 | 1.86 | 500 | 0.71 | 2800 | 3.89 | 330 | 0.57 |
| 19 | 1500 | 3.13 | 3600 | 6.00 | 1300 | 1.91 | 2100 | 3.39 | 1900 | 2.53 | 8600 | 12.3 | 2500 | 3.57 | 1200 | 3.57 | 1820 | 0.55 |
| 20 | 450 | 0.94 | 500 | 0.83 | 1000 | 1.47 | 2500 | 4.03 | 1200 | 1.60 | 2500 | 3.57 | 900 | 1.29 | 7800 | 10.8 | 2800 | 4.83 |
| 21 | 1400 | 2.92 | 7300 | 12.2 | 6000 | 8.82 | 1900 | 2.90 | 2200 | 2.93 | 1800 | 2.57 | 3300 | 4.71 | 2700 | 3.80 | 390 | 0.67 |
| 22 | 1420 | 2.96 | 1700 | 2.83 | 1800 | 2.65 | 1900 | 3.07 | 2500 | 3.33 | 5300 | 7.57 | 9500 | 13.6 | 1500 | 2.08 | 2100 | 3.63 |
| 23 | 1550 | 3.23 | 1700 | 2.83 | 2400 | 3.53 | 2300 | 3.71 | 2000 | 2.67 | 1900 | 2.71 | 17000 | 24.3 | 1700 | 2.36 | 1600 | 2.76 |
| 24 | 1100 | 2.29 | 1400 | 2.33 | 1500 | 2.21 | 1600 | 2.58 | 1900 | 2.53 | 1300 | 1.86 | 2800 | 4.00 | 3000 | 11.1 | 1100 | 1.90 |
| 25 | 45000 | 93.8 | 1000 | 1.67 | 1100 | 1.67 | 1100 | 1.94 | 1100 | 2.27 | 1600 | 2.29 | 1900 | 2.71 | 2200 | 3.06 | 1300 | 2.24 |
| 26 | 620 | 1.29 | 1900 | 3.17 | 600 | 0.88 | 700 | 1.13 | 900 | 1.20 | 830 | 1.19 | 8200 | 11.7 | 1000 | 1.39 | 560 | 0.96 |
| 27 | 760 | 1.58 | 1800 | 3.00 | 900 | 1.32 | 17000 | 27.4 | 1900 | 2.53 | 1100 | 1.57 | 1100 | 1.57 | 900 | 1.25 | 950 | 1.64 |
| 28 | 810 | 1.69 | 1800 | 3.00 | 350 | 0.52 | 1400 | 2.26 | 900 | 1.20 | 820 | 1.17 | 1000 | 1.43 | 24000 | 33.3 | 530 | 0.91 |
| 29 | 1300 | 2.71 | 1300 | 2.17 | 1200 | 1.77 | 1000 | 1.61 | 870 | 1.15 | 650 | 0.93 | 2100 | 3.00 | 600 | 0.83 | 780 | 1.35 |
| 30 | 10000 | 20.8 | 25000 | 41.7 | 1000 | 1.47 | 3000 | 4.84 | 1300 | 1.7 | 3100 | 4.43 | 8100 | 12.4 | 1000 | 1.39 | 590 | 1.02 |
| Средняя освещенность | | 7.27 | | 3.93 | | 5.60 | | 9.94 | | 5.51 | | 9.30 | | 4.84 | | 4.15 | | 2.70 |

- 179 -

Освещенность на трансекте в березовом лесу Подмосковья (леспархоз "Горки Ленинские", квартал 7).
17 августа 1989 года.

| Освещенность на открытом месте, ЛК | 37000 | | 52000 | | 61000 | | 55000 | | 73000 | | 68000 | | 68000 | | 55000 | | 45000 | |
|------------------------------------|-----------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|
| | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % |
| Часы суток | 9 ⁰⁰ | | 10 ⁰⁰ | | 11 ⁰⁰ | | 12 ⁰⁰ | | 13 ⁰⁰ | | 14 ⁰⁰ | | 15 ⁰⁰ | | 16 ⁰⁰ | | 17 ⁰⁰ | |
| Точки измерения | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % | ЛК | % |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
| 1 | 3000 | 8.11 | 2500 | 4.81 | 3500 | 5.74 | 16000 | 24.6 | 9500 | 13.0 | 5600 | 8.24 | 7500 | 11.0 | 3400 | 9.82 | 4200 | 9.33 |
| 2 | 2800 | 7.57 | 2290 | 5.58 | 3500 | 5.74 | 4100 | 6.30 | 10000 | 13.7 | 5000 | 7.35 | 6600 | 9.71 | 7600 | 13.8 | 5000 | 11.1 |
| 3 | 2600 | 7.03 | 2260 | 5.00 | 3500 | 5.90 | 4500 | 6.92 | 4600 | 6.30 | 4400 | 6.47 | 7700 | 10.3 | 4100 | 7.46 | 3800 | 8.44 |
| 4 | 2200 | 5.92 | 4300 | 6.54 | 3600 | 5.90 | 2700 | 41.5 | 7000 | 9.59 | 9500 | 14.0 | 31000 | 45.6 | 22000 | 40 | 4300 | 9.59 |
| 5 | 1900 | 5.14 | 7700 | 14.8 | 5500 | 9.02 | 30000 | 46.0 | 4100 | 6.47 | 4400 | 6.47 | 3900 | 5.74 | 4800 | 8.73 | 2900 | 6.44 |
| 6 | 3000 | 8.11 | 2500 | 4.81 | 3200 | 5.22 | 10000 | 15.4 | 5100 | 6.99 | 9000 | 13.2 | 17000 | 25.0 | 3300 | 15.1 | 8800 | 19.6 |
| 7 | 2300 | 6.22 | 2900 | 5.58 | 3100 | 5.03 | 4400 | 6.77 | 4100 | 5.62 | 6100 | 8.97 | 4200 | 6.18 | 8100 | 14.7 | 3000 | 6.67 |
| 8 | 2900 | 7.84 | 3200 | 6.15 | 6300 | 10.3 | 3900 | 6.00 | 11000 | 15.1 | 19000 | 27.9 | 5000 | 7.35 | 4100 | 7.46 | 3200 | 7.11 |
| 9 | 2200 | 5.95 | 2800 | 5.39 | 3500 | 5.74 | 4500 | 6.92 | 4100 | 5.62 | 46000 | 67.7 | 5400 | 7.94 | 5000 | 9.09 | 3200 | 7.11 |
| 10 | 2000 | 5.41 | 2200 | 4.23 | 3300 | 5.41 | 8000 | 12.3 | 5800 | 7.92 | 6000 | 8.82 | 10000 | 14.7 | 3000 | 5.46 | 2900 | 6.44 |
| 11 | 2100 | 5.68 | 2300 | 4.42 | 5000 | 8.20 | 8000 | 12.3 | 22000 | 30.1 | 4600 | 6.76 | 4700 | 6.91 | 3400 | 6.18 | 2800 | 6.22 |
| 12 | 3000 | 8.11 | 3000 | 5.77 | 5500 | 9.02 | 3500 | 5.39 | 15000 | 20.6 | 4400 | 6.47 | 9000 | 13.2 | 8100 | 14.7 | 2600 | 5.78 |
| 13 | 2600 | 7.03 | 7800 | 15.0 | 3300 | 5.41 | 3400 | 5.23 | 3700 | 5.07 | 10000 | 14.7 | 7000 | 10.3 | 6300 | 11.5 | 3000 | 6.67 |
| 14 | 3000 | 8.11 | 16000 | 30.8 | 4600 | 7.54 | 7700 | 11.9 | 5500 | 7.53 | 11000 | 16.2 | 6600 | 9.71 | 3600 | 6.55 | 2900 | 6.44 |
| 15 | 2500 | 6.75 | 9000 | 17.3 | 6800 | 11.2 | 9000 | 13.4 | 5300 | 7.65 | 4500 | 6.62 | 19000 | 27.9 | 4100 | 7.46 | 2600 | 5.78 |

Приложение 2-2 (продолжение)

| Точки аз- мерений | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % |
|-------------------------|------|------|-------|------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | | | | | | | |
| 16 | 2600 | 7.03 | 4000 | 7.69 | 30000 | 49.0 | 10000 | 15.4 | 8700 | 11.9 | 5100 | 7.50 | 9500 | 14.0 | 6700 | 12.2 | 3100 | 6.89 |
| 17 | 2200 | 5.95 | 2300 | 4.42 | 3400 | 5.57 | 4300 | 6.62 | 15000 | 20.6 | 8500 | 12.5 | 3400 | 5.00 | 4000 | 7.27 | 2900 | 6.44 |
| 18 | 3100 | 8.38 | 3000 | 5.77 | 3200 | 5.25 | 5800 | 8.92 | 11000 | 15.1 | 12000 | 18.0 | 4700 | 6.91 | 3800 | 6.55 | 3200 | 7.11 |
| 19 | 3000 | 8.11 | 3000 | 5.77 | 4500 | 7.38 | 7500 | 11.5 | 11000 | 15.1 | 7400 | 10.9 | 6500 | 9.56 | 2900 | 5.27 | 2900 | 6.44 |
| 20 | 4300 | 11.6 | 2600 | 5.00 | 3800 | 6.23 | 6000 | 9.23 | 6200 | 8.49 | 5400 | 7.94 | 10000 | 15 | 4600 | 8.36 | 3300 | 7.33 |
| 21 | 2300 | 6.22 | 12000 | 23.1 | 3700 | 6.07 | 3800 | 5.85 | 5300 | 5.08 | 4000 | 5.88 | 3500 | 14.0 | 3600 | 6.55 | 2900 | 6.44 |
| 22 | 3000 | 8.11 | 4500 | 8.65 | 3300 | 5.41 | 9100 | 14.0 | 7000 | 9.59 | 4000 | 5.88 | 8900 | 13.1 | 3000 | 5.46 | 3100 | 6.89 |
| 23 | 2600 | 7.03 | 2800 | 5.38 | 3700 | 6.07 | 3900 | 6.00 | 9500 | 13.0 | 21000 | 31.0 | 7000 | 10.3 | 3300 | 6.00 | 3200 | 7.11 |
| 24 | 2400 | 6.49 | 4400 | 8.46 | 3300 | 5.41 | 7900 | 12.2 | 3200 | 4.39 | 7200 | 10.6 | 3500 | 5.15 | 7500 | 13.6 | 2600 | 5.78 |
| 25 | 2100 | 5.68 | 2200 | 4.23 | 10000 | 16.0 | 5200 | 8.00 | 3700 | 5.07 | 7500 | 11.0 | 5500 | 8.09 | 3000 | 5.46 | 3400 | 7.56 |
| 26 | 2100 | 5.68 | 2500 | 4.81 | 8500 | 13.9 | 3100 | 4.77 | 12000 | 16.4 | 5500 | 8.09 | 5000 | 7.35 | 3300 | 6.00 | 3000 | 6.67 |
| 27 | 2900 | 7.84 | 2600 | 5.00 | 2800 | 4.59 | 23000 | 35.0 | 7000 | 9.59 | 9600 | 14.1 | 6200 | 9.12 | 3200 | 5.82 | 2900 | 6.44 |
| 28 | 3500 | 9.46 | 3900 | 7.50 | 4200 | 6.89 | 3100 | 4.77 | 4200 | 5.75 | 3900 | 5.74 | 4000 | 5.88 | 2300 | 5.82 | 2900 | 6.44 |
| 29 | 2200 | 5.95 | 3600 | 6.92 | 3700 | 6.07 | 3500 | 5.39 | 3500 | 4.80 | 5500 | 8.09 | 4300 | 6.32 | 5600 | 10.2 | 3100 | 6.89 |
| 30 | 2000 | 5.41 | 3100 | 5.96 | 3900 | 6.39 | 5300 | 8.16 | 4500 | 6.16 | 3600 | 5.29 | 3800 | 5.59 | 3500 | 6.36 | 3100 | 6.89 |
| Средняя освещенность | | 7.06 | | 7.97 | | 8.54 | | 12.58 | | 10.49 | | 12.73 | | 11.59 | | 9.63 | | 7.46 |

Освещенность на трансекте в грабовом лесу Каневского заповедника (квартал 13).

II августа 1939 года.

| Освещен- ность на открытом месте,лк! | 57000 | 72000 | 72000 | 73000 | 96000 | 92000 | 90000 | 80000 | 57000 | | | | | | | | | |
|---|-----------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------|------|------|------|------|------|------|-----|------|
| Часы суток | 9 ⁰⁰ | 10 ⁰⁰ | 11 ⁰⁰ | 12 ⁰⁰ | 13 ⁰⁰ | 14 ⁰⁰ | 15 ⁰⁰ | 16 ⁰⁰ | 17 ⁰⁰ | | | | | | | | | |
| Точки из- мерений | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | | | | | | | | |
| 1 | 290 | 0.51 | 2000 | 2.70 | 420 | 0.58 | 480 | 0.63 | 750 | 0.73 | 450 | 0.49 | 530 | 0.64 | 400 | 0.50 | 280 | 0.49 |
| 2 | 440 | 0.77 | 370 | 0.51 | 350 | 0.49 | 410 | 0.53 | 750 | 0.78 | 550 | 0.60 | 580 | 0.64 | 430 | 0.54 | 420 | 0.74 |
| 3 | 330 | 0.58 | 390 | 0.54 | 390 | 0.54 | 1300 | 1.67 | 850 | 0.89 | 900 | 0.98 | 800 | 0.89 | 869 | 1.08 | 310 | 0.54 |
| 4 | 330 | 0.58 | 390 | 0.54 | 680 | 0.94 | 500 | 0.64 | 840 | 0.88 | 950 | 1.03 | 720 | 0.80 | 700 | 0.88 | 310 | 0.54 |
| 5 | 260 | 0.46 | 400 | 0.56 | 490 | 0.63 | 500 | 0.64 | 920 | 0.96 | 850 | 0.92 | 780 | 0.80 | 1000 | 1.25 | 250 | 0.44 |
| 6 | 240 | 0.42 | 300 | 0.42 | 420 | 0.58 | 480 | 0.62 | 800 | 0.83 | 1100 | 1.20 | 600 | 0.67 | 600 | 0.75 | 240 | 0.42 |
| 7 | 390 | 0.63 | 430 | 0.60 | 630 | 0.94 | 570 | 0.73 | 800 | 0.83 | 1000 | 1.09 | 1100 | 1.22 | 900 | 1.13 | 380 | 0.67 |
| 8 | 320 | 0.55 | 400 | 0.55 | 600 | 0.83 | 580 | 0.74 | 820 | 0.85 | 1100 | 1.20 | 2000 | 2.22 | 950 | 1.19 | 310 | 0.54 |
| 9 | 470 | 0.83 | 370 | 0.51 | 600 | 0.83 | 510 | 0.65 | 1000 | 1.04 | 1000 | 1.09 | 900 | 1.00 | 800 | 1.00 | 450 | 0.79 |
| 10 | 270 | 0.47 | 1400 | 1.94 | 520 | 0.72 | 520 | 0.67 | 1100 | 1.15 | 1300 | 1.41 | 800 | 0.89 | 650 | 0.81 | 270 | 0.47 |
| 11 | 280 | 0.42 | 550 | 0.76 | 400 | 0.53 | 890 | 1.02 | 900 | 0.94 | 1000 | 1.09 | 700 | 0.78 | 550 | 0.69 | 280 | 0.49 |
| 12 | 240 | 0.37 | 330 | 0.53 | 1000 | 1.33 | 700 | 0.81 | 1200 | 1.25 | 5000 | 5.43 | 800 | 0.89 | 450 | 0.56 | 200 | 0.35 |
| 13 | 230 | 0.36 | 500 | 0.69 | 520 | 0.69 | 1000 | 1.15 | 1400 | 1.46 | 1200 | 1.30 | 1000 | 1.11 | 610 | 0.76 | 200 | 0.35 |
| 14 | 360 | 0.56 | 490 | 0.68 | 700 | 0.93 | 1300 | 1.49 | 1200 | 1.25 | 1200 | 1.30 | 800 | 0.89 | 650 | 0.81 | 600 | 1.05 |
| 15 | 300 | 0.47 | 500 | 0.69 | 750 | 0.13 | 1000 | 1.15 | 1100 | 1.15 | 1100 | 1.20 | 900 | 1.00 | 600 | 0.75 | 600 | 0.87 |

Приложение 2-3 (продолжение)

| | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | 10 | |
|----------------------|-----|------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|------|----|---|
| Точки измерения | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % | лк | % |
| 16 | 290 | 0.45 | 490 | 0.68 | 660 | 0.88 | 1300 | 1.49 | 1600 | 1.67 | 1700 | 1.85 | 1200 | 1.33 | 700 | 0.88 | 500 | 0.88 | | |
| 17 | 350 | 0.54 | 800 | 1.11 | 660 | 0.88 | 1400 | 1.61 | 1400 | 1.46 | 1200 | 1.30 | 1500 | 1.67 | 650 | 0.81 | 650 | 1.14 | | |
| 18 | 300 | 0.47 | 600 | 0.83 | 670 | 0.89 | 2100 | 2.41 | 1200 | 1.25 | 1300 | 1.41 | 900 | 1.00 | 670 | 0.84 | 650 | 1.14 | | |
| 19 | 320 | 0.50 | 660 | 0.92 | 770 | 1.03 | 1300 | 1.49 | 1200 | 1.25 | 1200 | 1.30 | 900 | 1.00 | 650 | 0.81 | 600 | 1.05 | | |
| 20 | 410 | 0.64 | 780 | 1.08 | 800 | 1.07 | 1400 | 1.61 | 1000 | 1.04 | 1200 | 1.30 | 1000 | 1.11 | 600 | 0.75 | 500 | 0.88 | | |
| 21 | 270 | 0.42 | 700 | 0.97 | 700 | 0.93 | 730 | 0.84 | 900 | 0.94 | 1400 | 1.52 | 500 | 0.56 | 600 | 0.75 | 550 | 0.97 | | |
| 22 | 270 | 0.42 | 710 | 0.99 | 800 | 1.07 | 850 | 0.97 | 9000 | 9.40 | 1400 | 1.52 | 3000 | 3.33 | 900 | 1.13 | 850 | 1.49 | | |
| 23 | 210 | 0.38 | 620 | 0.86 | 1200 | 1.60 | 1100 | 1.26 | 1100 | 1.15 | 1000 | 1.09 | 1200 | 1.33 | 390 | 0.49 | 350 | 0.61 | | |
| 24 | 240 | 0.39 | 820 | 0.14 | 500 | 0.67 | 800 | 0.92 | 1300 | 1.35 | 1300 | 1.41 | 600 | 0.67 | 890 | 1.11 | 800 | 1.40 | | |
| 25 | 180 | 0.25 | 500 | 0.69 | 1300 | 1.73 | 530 | 0.61 | 5300 | 5.52 | 900 | 0.98 | 700 | 0.78 | 450 | 0.56 | 450 | 0.79 | | |
| 26 | 300 | 0.47 | 700 | 0.97 | 500 | 0.67 | 890 | 1.02 | 2000 | 2.08 | 1000 | 1.09 | 1100 | 1.22 | 1000 | 1.25 | 900 | 1.58 | | |
| 27 | 260 | 0.40 | 420 | 0.58 | 500 | 0.67 | 790 | 0.91 | 890 | 0.93 | 900 | 0.98 | 1000 | 1.11 | 500 | 0.63 | 500 | 0.88 | | |
| 28 | 170 | 0.26 | 420 | 0.58 | 1200 | 1.60 | 800 | 0.92 | 500 | 0.52 | 2300 | 2.50 | 400 | 0.40 | 600 | 0.75 | 600 | 1.05 | | |
| 29 | 800 | 1.24 | 510 | 0.71 | 1100 | 1.47 | 1900 | 2.18 | 1200 | 1.25 | 1000 | 1.09 | 1050 | 1.17 | 400 | 0.50 | 400 | 0.70 | | |
| 30 | 480 | 0.74 | 620 | 0.86 | 2600 | 3.47 | 1300 | 1.49 | 1000 | 1.04 | 1400 | 1.53 | 1200 | 1.33 | 700 | 0.88 | 600 | 1.05 | | |
| Средняя освещенность | | 0.52 | | 0.84 | | 1.01 | | 1.09 | | 1.53 | | 1.37 | | 1.08 | | 0.83 | | 0.82 | | |

Приложение 3

Годичные приросты побегов за последние 5-6 лет у сублетальных особей, выросших в условиях светового голода под пологом грабового леса. Каневский заповедник. (см)

| Виды | Возрастные состояния | | | |
|--------------------|----------------------|-----------------|----------------|----------------|
| | \bar{j} | \bar{lm}_1 | \bar{lm}_2 | \bar{v} |
| Осина | 9.2 \pm 0.90 | 14.1 \pm 0.98 | 7.8 \pm 2.01 | 7.1 \pm 1.20 |
| Ива | 7.3 \pm 1.40 | 11.8 \pm 0.77 | 5.6 \pm 0.87 | 6.4 \pm 1.01 |
| Береза | 11.3 \pm 3.20 | 15.0 \pm 0.58 | 6.7 \pm 1.50 | 6.4 \pm 1.03 |
| Дуб | 3.0 \pm 0.43 | 2.7 \pm 0.35 | 8.2 \pm 0.98 | 8.5 \pm 1.41 |
| Вяз | 1.5 \pm 0.12 | 3.3 \pm 0.17 | 4.1 \pm 0.28 | 4.3 \pm 1.12 |
| Граб | 0.9 \pm 0.12 | 1.6 \pm 0.10 | 2.4 \pm 0.27 | 3.1 \pm 0.43 |
| Ясень | 0.6 \pm 0.04 | 0.7 \pm 0.06 | 1.5 \pm 0.14 | 1.3 \pm 0.12 |
| Клен ост. олистный | 0.4 \pm 0.02 | 0.7 \pm 0.06 | 1.4 \pm 0.12 | 1.7 \pm 0.21 |
| Клен полевой | 0.6 \pm 0.07 | 1.1 \pm 0.09 | 0.9 \pm 0.10 | 1.4 \pm 0.30 |
| Клен татарский | 0.6 \pm 0.05 | 1.4 \pm 0.12 | 2.7 \pm 0.70 | 5.4 \pm 0.72 |
| Липа | 1.6 \pm 0.22 | 1.5 \pm 0.08 | 1.4 \pm 0.13 | 1.6 \pm 0.24 |

Приложение 4-1

Биоморфологические показатели подроста лиственных деревьев, выросших в питомнике.
 Возраст 4-6 лет. Знаменское лесничество Кировоградской области

| В и д ы | Уровни исследования фотосинтетического аппарата | | | | | | |
|--------------------|---|------------------------|---------------------------------------|----------------------------|---|-------------------------|-----------|
| | Организменный (особь) | | | Суборганизменный (лист) | | | |
| | Среднегодо- вой прирост биомассы, г | Масса ли- ствьев, г | Площадь листьев, м ² | УПН, мг/дм ² | Интенсив- ность фото- синтеза на плато, мгСО ₂ /дм ² . час | Нетто-ассимиляция | |
| | | | | | | мг/см ² .год | мг/мг.год |
| $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | $M \pm m$ | |
| Вяз нормальный | 436±73 | 232±33 | 2,77±0,40 | 827±18 | 22,1 | 15,7±1,07 | 1,9±0,13 |
| Клен остролистный | 89±15 | 64±12 | 0,97±0,25 | 622±11 | 15,6 | 10,7±1,32 | 1,6±0,14 |
| Ясень обыкновенный | 79±7 | 54±5 | 0,60±0,06 | 759±12 | 19,9 | 13,1±0,03 | 1,5±0,02 |
| Дуб черешчатый | 53±4 | 30±5 | 0,42±0,09 | 865±20 | 23,3 | 15,0±2,00 | 2,0±0,14 |
| Липа сердцевидная | 36±7 | 21±5 | 0,33±0,06 | 604±9 | 15,0 | 11,3±1,15 | 1,8±0,18 |
| Граб обыкновенный | 13±3 | 7±1 | 0,12±0,02 | 707±13 | 18,3 | 10,1±0,80 | 1,7±0,12 |
| Клен полевой | 13±2 | 8±2 | 0,13±0,03 | 615±12 | 15,5 | 10,0±1,17 | 1,6±0,07 |

Приложение 4-2

Биофизические показатели подростов лиственных деревьев, выросших на вытопке. Возраст 4-6 лет. Креселецкое лесничество Черкасской области

| В и д и | Уровни исследования фотосинтетического аппарата | | | | | |
|-------------------------|---|-----------------------|---------------------------------------|---------------------------|------------------------|----------|
| | Органический (особь) | | | Суборганический (лист) | | |
| | Средне- годовой прирост большо- ли, г | Масса листьев г | Площадь листьев см ² | УЩ, мг/см ² | Четко-ассимиляции | |
| | | | | мг/см ² .год | мг/м ² .год | |
| Вяз перья- вый | 27,2 | 15,4 | 1669 | 378±15 | 16,8±3,7 | 2,0±0,27 |
| Липа сери- цевидная | 18,3 | 9,9 | 1738 | 605±5 | 11,2±2,4 | 1,9±0,20 |
| Гр аб облы- новенный | 15,9 | 12,0 | 1389 | 650±12 | 11,5±0,6 | 2,0±0,20 |
| Клен поло- вой | 4,2 | 2,3 | 602 | 421±7 | 7,1±1,4 | 1,8±0,37 |

Приложение 4-3

Биоморфологические показатели лиственных деревьев,
выросших на питомнике. Возраст: 11-15 лет. Знаменское
лесничество Кировоградской области

| Виды | Среднего- довой прирост биомассы, кг | Масса листьев, кг | Площадь листьев, м ² | Нетто-ассимиляция | |
|-----------------------|--|-------------------------|---------------------------------------|-------------------------|-----------|
| | | | | мг/см ² .год | мг/мг.год |
| Ясень обыкновенный | 2.07 | 1.41 | 20.3 | 10.2 | 1.5 |
| Дуб черешчатый | 1.59 | 1.05 | 13.1 | 12.1 | 1.5 |
| Клен остролистный | 0.91 | 0.52 | 8.0 | 11.3 | 1.8 |
| Граб обыкновенный | 0.76 | 0.45 | 5.5 | 13.9 | 1.7 |
| Липа сердцелистная | 0.76 | 0.49 | 9.0 | 8.5 | 1.6 |
| Клен полевой | 0.75 | 0.44 | 7.4 | 10.0 | 1.7 |

Приложение 4-4

Биоморфологические показатели подроста лиственных деревьев, выросших на питомнике. Возраст 4 - 6 лет. Теллермановское лесничество Воронежской области.

| Виды | Среднегодо- вой прирост биомассы | Масса листьев, | Площадь листьев, | Нетто-ассимиляция | |
|------------------------|--|-------------------|---------------------|-------------------------|-----------|
| | | | | г | г |
| | г | г | м ² | мг/см ² ·год | мг/мг·год |
| Яз шершавый | 780 | 315 | 4.6 | 16.8 | 2.5 |
| Клен остролистный | 301 | 187 | 2.2 | 13.6 | 2.2 |
| Ясень обыкновенный | 280 | 137 | 1.9 | 14.5 | 2.0 |
| Береза бородавчатая | 100 | 56 | 2.8 | 12.2 | 1.8 |
| Дуб черешчатый | 80 | 32 | 0.4 | 18.2 | 2.5 |
| Липа сердцелистная | 50 | 23 | 0.4 | 12.8 | 2.2 |
| Клен татарский | 20 | 7 | 0.1 | 18.2 | 2.9 |

Некоторые статистические характеристики светового минимума подростка (в % от полного света),
Каневский заводчик:

В о з р а с т н о с о с т о я н и я

| В и д и | f | | | | В и д и | im_2 | | | |
|------------------|------------------|----------|-----|---------------------------|----------------|------------------|----------|-----|-------------|
| | $\mu \pm m$ | σ | N | t | | $\mu \pm m$ | σ | N | t |
| Клен остролистый | $0,27 \pm 0,016$ | 0,123 | 59 | | Клен острол. | $0,36 \pm 0,008$ | 0,058 | 51 | |
| Леснь | $0,38 \pm 0,009$ | 0,089 | 122 | <u>6,10^{***}</u> | Клен полесной | $0,45 \pm 0,012$ | 0,128 | 107 | <u>3,73</u> |
| Клен полесной | $0,45 \pm 0,019$ | 0,186 | 97 | <u>3,39</u> | Леснь | $0,54 \pm 0,017$ | 0,163 | 97 | <u>2,41</u> |
| Вяз | $0,50 \pm 0,026$ | 0,222 | 75 | 1,56 | Вяз | $0,58 \pm 0,019$ | 0,117 | 84 | 1,90 |
| Клен татарский | $0,55 \pm 0,010$ | 0,133 | 154 | 1,78 | Липа | $0,73 \pm 0,023$ | 0,213 | 86 | <u>4,54</u> |
| Липа | $0,61 \pm 0,017$ | 0,164 | 90 | <u>2,91</u> | Клен татарский | $0,86 \pm 0,031$ | 0,339 | 153 | <u>3,61</u> |
| Граб | $0,72 \pm 0,027$ | 0,315 | 136 | <u>3,41</u> | Граб | $1,45 \pm 0,024$ | 0,601 | 52 | <u>6,52</u> |
| Дуб | $1,22 \pm 0,138$ | 0,970 | 40 | <u>3,55</u> | Дуб | $2,57 \pm 0,194$ | 1,318 | 46 | <u>5,23</u> |
| Ива | $1,54 \pm 0,058$ | 0,820 | 70 | <u>1,58</u> | Ива | $2,83 \pm 0,180$ | 1,360 | 59 | 0,98 |
| Осина | $2,74 \pm 0,066$ | 0,450 | 47 | <u>10,01</u> | Осина | $4,26 \pm 0,260$ | 1,660 | 40 | <u>4,47</u> |
| Береза | $3,07 \pm 0,123$ | 1,015 | 68 | <u>2,35</u> | Береза | $4,51 \pm 0,192$ | 1,718 | 80 | 0,76 |

*** Подчеркнуты достоверные коэффициенты; - критерий достоверности различий.

* Материал в работе обрабатывался с использованием руководства, написанного Г.И. Зайцевым (1984).

Приложение 5-1 (продолжение)

| Возрастные состояния | | | | | | | | | | |
|----------------------|-------------|----------|-----|-----|-------|----------------|-------------|----------|-----|------|
| Виды | U_{m2} | | | | ± | Виды | U_2 | | | |
| | M | σ | N | t | | | M | σ | N | t |
| Клен остролистн. | 0,45±0,011 | 0,102 | 75 | | 7,15 | Клен острол. | 0,83±0,022 | 1,142 | 196 | |
| Клен полевой | 0,58±0,014 | 0,154 | 121 | | | Клен полевой | 1,12±0,023 | 1,134 | 150 | 2,34 |
| Вяз | 0,69±0,018 | 0,195 | 113 | | 4,75 | Липа | 1,25±0,146 | 1,946 | 177 | 0,98 |
| Липа | 0,83±0,026 | 0,246 | 89 | | 4,42 | Вяз | 1,58±0,223 | 2,182 | 96 | 1,08 |
| Ясень | 0,88±0,021 | 0,247 | 142 | | 1,51 | Граб | 1,98±0,160 | 2,122 | 177 | 1,45 |
| Клен татарский | 1,46±0,042 | 0,442 | 100 | | 11,83 | Клен татарский | 3,18±0,135 | 1,303 | 93 | 5,72 |
| Граб | 1,48±0,036 | 0,307 | 73 | | 0,52 | Ясень | 3,82±0,279 | 3,836 | 189 | 2,06 |
| Дуб | 4,87±0,258 | 2,038 | 62 | | 13,22 | Дуб | 15,12±2,026 | 10,100 | 30 | 6,03 |
| Ива | 6,74±0,420 | 3,340 | 82 | | 3,54 | Ива | 23,00±3,330 | 22,610 | 46 | 2,04 |
| Осица | 9,94±1,900 | 11,530 | 37 | | 1,63 | Осица | 27,70±3,600 | 22,500 | 39 | 0,95 |
| Береза | 10,74±0,734 | 7,631 | 95 | | 0,31 | Береза | 30,03±2,515 | 21,080 | 66 | 0,52 |

Приложение 5-2

Некоторые статистические характеристики продуктивности подроста (г/год), выросшего под пологом леса. Каневский заповедник

| Возрастные | | | | | состояния | | | | |
|------------------|-----------------|----------|-----|-------------|------------------|-----------------------|----------|-----|--------------|
| Виды | <i>j</i> | | | | Виды | <i>im₁</i> | | | |
| | $\bar{M} \pm m$ | σ | N | t | | $\bar{M} \pm m$ | σ | N | t |
| Ива | 1,05±0,31 | 0,746 | 6 | 0,522 | Береза | 4,20±0,18 | 2,6 | 9 | 0,324 |
| Дуб | 0,87±0,13 | 0,560 | 19 | 0,285 | Осина | 3,90±0,13 | 0,41 | 10 | 1,651 |
| Осина | 0,82±0,11 | 0,348 | 10 | 0,126 | Ива | 3,50±0,19 | 0,60 | 10 | <u>2,240</u> |
| Береза | 0,78±0,19 | 0,381 | 4 | <u>3,23</u> | Дуб | 2,61±0,33 | 1,37 | 17 | 1,530 |
| Лица | 0,15±0,01 | 0,070 | 24 | 1,92 | Клен татарский | 2,03±0,17 | 1,26 | 55 | 0,467 |
| Клен татарский | 0,11±0,01 | 0,058 | 16 | 1,94 | Граб | 1,89±0,24 | 1,50 | 38 | 0,447 |
| Клен полевой | 0,07±0,01 | 0,038 | 8 | 0,71 | Вяз | 1,71±0,32 | 1,50 | 23 | 0,228 |
| Клен остролистн. | 0,06±0,00 | 0,034 | 94 | <u>2,12</u> | Лица | 1,63±0,15 | 1,00 | 45 | 0,094 |
| Граб | 0,05±0,00 | 0,028 | 81 | 0,09 | Клен полевой | 1,61±0,15 | 1,00 | 45 | 1,773 |
| Вяз | 0,05±0,01 | 0,052 | 27 | 0,35 | Клен остролистр. | 1,26±0,12 | 0,65 | 27 | 1,934 |
| Ясень | 0,05±0,01 | 0,030 | 52 | | Ясень | 0,96±0,09 | 0,485 | 31 | |

Приложение 5-2 (продолжение)

В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я

| В и д ы | m_2 | | | | ! | В и д ы | m_1 | | | | |
|------------------|-------|-----------|---|----------|----|------------------|-------|---------------|---|-------|----|
| | ! | M_{\pm} | ! | σ | | | ! | \mathcal{N} | ! | t | |
| Дуб | | 47,3±6,05 | | 23,5 | 15 | Береза | | 115±18,1 | | 51,12 | 8 |
| Осина | | 40,2±5,46 | | 18,11 | 11 | Осина | | 110±12,7 | | 40,2 | 10 |
| Береза | | 38,2±5,76 | | 23,76 | 17 | Ива | | 107±6,0 | | 19,0 | 10 |
| Ива | | 35,3±4,21 | | 15,18 | 13 | Дуб | | 96,3±1,9 | | 6,0 | 10 |
| Граб | | 12,0±0,90 | | 5,31 | 38 | Клен татарский | | 70,6±7,7 | | 24,4 | 10 |
| Вяз | | 11,4±0,70 | | 3,80 | 26 | Вяз | | 59,2±9,9 | | 41,5 | 18 |
| Клен татарский | | 10,3±1,90 | | 6,59 | 12 | Граб | | 45,1±6,3 | | 30,9 | 24 |
| Ясень | | 9,4±0,76 | | 1,90 | 42 | Ясень | | 34,3±3,5 | | 20,3 | 33 |
| Липа | | 8,5±0,60 | | 3,43 | 31 | Клен полевой | | 33,7±3,6 | | 14,0 | 15 |
| Клен остролистн. | | 7,1±0,50 | | 2,80 | 35 | Липа | | 21,3±3,2 | | 12,6 | 15 |
| Клен полевой | | 6,7±0,70 | | 3,69 | 27 | Клен остролистн. | | 20,2±1,6 | | 6,4 | 17 |

| Возрастные состояния | | | | | |
|----------------------|---|--------------|------|------------------------|--------------|
| \bar{v}_2 | | | | | |
| Виды | ! | $M \pm m$ | ! | σ ! ν ! t | |
| Береза | | 897 \pm 57 | 139 | 6 | |
| Осина | | 522 \pm 11 | 35 | 4 | <u>5,648</u> |
| Ива | | 435 \pm 50 | 158 | 4 | 0,931 |
| Дуб | | 301 \pm 25 | 50,0 | 4 | 1,401 |
| Вяз | | 285 \pm 51 | 88,0 | 3 | 0,239 |
| Граб | | 185 \pm 37 | 63,4 | 3 | 1,304 |
| Ясень | | 162 \pm 36 | 72,2 | 4 | 0,378 |
| Клен полевой | | 82 \pm 7 | 12,5 | 3 | 1,837 |
| Клен остролистный | | 78 \pm 10 | 17,2 | 3 | 0,266 |
| Липа | | 62 \pm 13 | 22,4 | 3 | 0,801 |

Приложение 5-3.

Некоторые статистические характеристики площади листьев (см²) подраста лиственных деревьев, выросшего под пологом грабовых лесов Каневского заповедника.

| В о з р а с т н ы е | | | | | с о с т о я н и я | | | | |
|---------------------|---------------------|----------|----------|-------------|------------------------|----------------------|----------|----------|-------------|
| <i>j</i> | | | | | <i>i m₁</i> | | | | |
| В и д ы | <i>M ± m</i> | <i>N</i> | <i>σ</i> | <i>t</i> | В и д ы | <i>M ± m</i> | <i>N</i> | <i>σ</i> | <i>t</i> |
| Ива | 256 _± 81 | 6 | 197 | 0.78 | Береза | 592 _± 117 | 11 | 387 | 0.08 |
| Береза | 176 _± 45 | 4 | 90 | 1.78 | Ива | 582 _± 47 | 10 | 149 | 0.16 |
| Дуб | 88 _± 14 | 17 | 59 | 0.59 | Липа | 570 _± 58 | 44 | 382 | 0.15 |
| Осина | 77 _± 11 | 10 | 35 | 1.65 | Осина | 557 _± 62 | 10 | 196 | 0.54 |
| Липа | 55 _± 7 | 24 | 33 | <u>2.86</u> | Вяз | 490 _± 102 | 23 | 489 | 0.13 |
| Клен татарский | 32 _± 4 | 16 | 16 | 1.50 | Клен татарский | 475 _± 43 | 45 | 322 | 1.00 |
| Клен полевой | 22 _± 1 | 8 | 14 | 0.91 | Клен полевой | 462 _± 43 | 45 | 289 | 0.15 |
| Ясень | 17 _± 2 | 53 | 16 | 0 | Граб | 451 _± 58 | 33 | 360 | 0.57 |
| Клен остролистн. | 17 _± 1 | 100 | 12 | <u>2.79</u> | Дуб | 405 _± 54 | 17 | 223 | 0.92 |
| Вяз | 11 _± 2 | 26 | 9 | 0.51 | Клен остролистн. | 342 _± 39 | 27 | 200 | <u>2.69</u> |
| Граб | 10 _± 1 | 83 | 7 | | Ясень | 219 _± 23 | 31 | 129 | |

Приложение 5-3 (продолжение)

| В о з р а с т н ы е | | | | | с о с т о я н и я | | | | |
|---------------------|----------------|-----|----------|-------------|-------------------|------------------|-----|----------|--------------|
| $l m_2$ | | | | | V_1 | | | | |
| Виды | $M \pm m$ | N | σ | t | Виды | $M \pm m$ | N | σ | t |
| Дуб | 6244 \pm 843 | 15 | 3264 | 0.95 | Береза | 14054 \pm 66 | 8 | 188 | <u>11.43</u> |
| Осина | 5929 \pm 903 | 11 | 2995 | 0.35 | Осина | 12543 \pm 105 | 10 | 332 | 0.09 |
| Береза | 5471 \pm 891 | 17 | 3672 | 0.21 | Вяз | 12354 \pm 1952 | 18 | 8281 | 0.12 |
| Ива | 5245 \pm 541 | 13 | 1951 | <u>3.62</u> | Ива | 12118 \pm 284 | 10 | 899 | <u>2.11</u> |
| Вяз | 2998 \pm 270 | 26 | 1375 | 0.40 | Клен татарск. | 11159 \pm 324 | 10 | 1025 | <u>2.26</u> |
| Граб | 2857 \pm 218 | 38 | 1344 | 0.65 | Клен полевой | 8692 \pm 992 | 15 | 3854 | 0.06 |
| Липа | 2649 \pm 233 | 31 | 1278 | <u>2.27</u> | Граб | 8596 \pm 1221 | 24 | 5979 | 0.20 |
| Клен острог. | 2005 \pm 160 | 35 | 947 | 0.40 | Дуб | 8297 \pm 841 | 10 | 2660 | 1.33 |
| Клен татарский | 1848 \pm 347 | 12 | 1203 | 0.04 | Липа | 6171 \pm 1286 | 15 | 4979 | 0.11 |
| Клен полевой | 1830 \pm 190 | 27 | 986 | 1.50 | Клен острог. | 6021 \pm 432 | 17 | 1780 | <u>2.46</u> |
| Нсень | 1461 \pm 152 | 42 | 983 | | Нсень | 4437 \pm 460 | 33 | 2641 | |

Приложение 5-4

Некоторые статистические характеристики массы листьев подроста лиственных деревьев, выросшего под пологом грабовых лесов Каневского заповедника

| В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------------------------------|-----|-----|-------------|---------------|-----------------------------------|------|----|-------------|
| I | | | | | II | | | | |
| В и д ы | M _{±m} | N | σ | t | В и д ы | M _{±m} | σ | N | t |
| Дуб | 563 _{±131} ⁺ | 11 | 435 | 0.12 | Осина | 2529 _{±237} ⁺ | 749 | 10 | 0.22 |
| Береза | 539 _{±137} | 4 | 279 | 0.19 | Береза | 2400 _{±490} | 1630 | 11 | 1.23 |
| Ива | 501 _{±158} | 6 | 387 | <u>2.37</u> | Ива | 1688 _{±252} | 797 | 10 | 0.63 |
| Осина | 163 _{±41} | 10 | 130 | 2.15 | Клен татарск. | 1500 _{±140} | 1000 | 45 | 0.20 |
| Клен татарский | 84 _{±10} | 16 | 43 | 0.19 | Дуб | 1440 _{±250} | 1030 | 17 | 0.53 |
| Липа | 81 _{±10} | 24 | 49 | 0.46 | Граб | 1269 _{±193} | 1188 | 38 | 0.57 |
| Клен полевой | 53 _{±12} | 8 | 33 | 1.09 | Клен полевой | 1140 _{±110} | 740 | 45 | 0.74 |
| Клен остролистн. | 37 _{±4} | 100 | 40 | 1.19 | Липа | 1030 _{±100} | 640 | 43 | 0.04 |
| Граб | 31 _{±3} | 83 | 24 | 0 | Вяз | 1020 _{±220} | 1090 | 24 | 0.38 |
| Ясень | 31 _{±4} | 53 | 29 | 1.35 | Клен острол. | 920 _{±130} | 690 | 27 | <u>2.39</u> |
| Вяз | 23 _{±2} | 26 | 10 | | Ясень | 561 _{±66} | 365 | 31 | |

⁺ Масса листьев дана в мг.

Приложение 5-4 (продолжение)

| В о з р а с т н ы е | | | | | с о с т о я н и я | | | | |
|---------------------|------------------|-----|----------|-------------|-------------------|-------------------|----------|-----|-------------|
| III_2 | | | | | V_1 | | | | |
| В и д ы | $M \pm m$ | N | σ | t | В и д ы | $M \pm$ | σ | N | t |
| Осина | $30.5 \pm 5.2^+$ | 11 | 17.2 | 0.26 | Ива | $72.2 \pm 10.2^+$ | 32.3 | 10 | 0.23 |
| Дуб | 28.7 ± 4.1 | 15 | 16.0 | 0.81 | Осина | 69.0 ± 8.3 | 25.3 | 10 | 0.54 |
| Береза | 24.0 ± 3.8 | 17 | 15.8 | 0.14 | Береза | 62.6 ± 7.7 | 21.3 | 8 | 1.60 |
| Ива | 23.1 ± 4.7 | 13 | 16.9 | <u>3.02</u> | Клен татарск. | 51.5 ± 6.2 | 19.6 | 10 | 1.07 |
| Граб | 8.5 ± 0.7 | 38 | 4.4 | 0.48 | Дуб | 42.9 ± 4.5 | 14.2 | 10 | 1.07 |
| Клен татарский | 7.6 ± 1.7 | 12 | 5.8 | 0.76 | Вяз | 35.1 ± 5.4 | 22.8 | 18 | 0.93 |
| Вяз | 6.2 ± 0.6 | 26 | 3.2 | 1.71 | Граб | 28.6 ± 4.4 | 20.3 | 24 | 1.04 |
| Клен остролистн. | 4.6 ± 0.4 | 35 | 2.3 | 0 | Клен полевой | 23.3 ± 2.7 | 16.5 | 15 | 0.86 |
| Ясень | 4.6 ± 0.6 | 42 | 3.7 | 0.26 | Ясень | 20.3 ± 2.1 | 11.9 | 33 | <u>2.55</u> |
| Липа | 4.4 ± 0.4 | 31 | 2.2 | 0.15 | Клен острол. | 14.3 ± 1.0 | 4.2 | 17 | 0.69 |
| Клен полевой | 4.3 ± 0.5 | 27 | 2.6 | | Липа | 12.3 ± 2.6 | 10.1 | 15 | |

⁺Масса листьев дана в граммах.

Некоторые статистические характеристики удельной плотности листьев (шт/дм²) подроста, выросшего под пологом леса. Кановский заповедник

| В о з р а с т н о е | | | | | с о с т о я н и я | | | | |
|---------------------|--------------|----------|---------------|--------------|-------------------|--------------|----------|---------------|-------------|
| В и д ы | \bar{j} | σ | \mathcal{N} | t | В и д ы | \bar{lm}_1 | σ | \mathcal{N} | t |
| | $M \pm m$ | | | | | $M \pm m$ | | | |
| Дуб | 323 \pm 10 | 21,7 | 5 | | Осина | 454 \pm 40 | 70,00 | 3 | |
| Гр аб | 264 \pm 3 | 7,8 | 6 | <u>5,23*</u> | Дуб | 378 \pm 15 | 52,00 | 13 | 1,66 |
| Береза | 263 \pm 10 | 31,6 | 10 | 0,09 | Береза | 355 \pm 13 | 48,00 | 13 | 1,13 |
| Клен татарский | 260 \pm 5 | 15,8 | 10 | 0,25 | Ива | 230 \pm 20 | 63,25 | 10 | <u>2,58</u> |
| Клен полевой | 239 \pm 8 | 25,3 | 10 | <u>2,11</u> | Клен татарский | 280 \pm 4 | 16,4 | 16 | 0,47 |
| Клен остролистный | 219 \pm 4 | 14,0 | 10 | 2,08 | Гр аб | 265 \pm 11 | 45,00 | 18 | 0,34 |
| Осина | 211 \pm 20 | 63,2 | 10 | 0,37 | Клен полевой | 225 \pm 8 | 21,5 | 18 | <u>3,64</u> |
| Вяз | 209 \pm 5 | 15,8 | 10 | 0,09 | Вяз | 204 \pm 2 | 6,33 | 10 | <u>3,71</u> |
| Ива | 196 \pm 1 | 3,2 | 10 | <u>2,42</u> | Клен остролистн. | 203 \pm 3 | 9,69 | 14 | 0,25 |
| Лесня | 189 \pm 3 | 9,5 | 10 | <u>2,10</u> | Лесня | 201 \pm 5 | 26,40 | 24 | 0,33 |
| Липа | 165 \pm 2 | 6,3 | 10 | <u>6,32</u> | Липа | 171 \pm 2 | 9,93 | 16 | <u>4,93</u> |
| Сосна | 234 | | | | | | | | |

* Подчеркнуты достоверные коэффициенты различий.

Приложение 5-5 (продолжение)

| Возрастные | | | | | состояния | | | | |
|------------------|--------------|----------|---------------|-------------|------------------|--------------|----------|---------------|-------------|
| $l m_2$ | | | | | \checkmark | | | | |
| Виды | $M \pm m$ | σ | \mathcal{N} | t | Виды | $M \pm m$ | σ | \mathcal{N} | t |
| Осина | 514 \pm 9 | 30,1 | 11 | | Ива | 586 \pm 14 | 40,0 | 9 | |
| Ива | 441 \pm 6 | 19,8 | 10 | <u>6,30</u> | Осина | 550 \pm 13 | 35,0 | 7 | <u>2,29</u> |
| Береза | 431 \pm 6 | 19,0 | 10 | 1,09 | Дуб | 530 \pm 13 | 40,1 | 10 | 1,03 |
| Дуб | 423 \pm 13 | 62,0 | 22 | 0,53 | Береза | 494 \pm 16 | 54,0 | 12 | 1,71 |
| Клен татарский | 305 \pm 5 | 14,9 | 10 | <u>8,14</u> | Клен татарский | 321 \pm 9 | 29,0 | 10 | <u>9,12</u> |
| Граб | 290 \pm 12 | 44,0 | 14 | 1,13 | Ясень | 316 \pm 11 | 34,0 | 10 | 0,34 |
| Клен полевой | 266 \pm 5 | 12,0 | 7 | 1,81 | Граб | 295 \pm 8 | 42,0 | 26 | 1,51 |
| Вяз | 229 \pm 7 | 20,0 | 10 | <u>4,47</u> | Вяз | 293 \pm 4 | 11,0 | 10 | 0,22 |
| Клен остролистн. | 217 \pm 8 | 25,0 | 9 | 1,09 | Клен полевой | 282 \pm 8 | 38,0 | 20 | 1,16 |
| Ясень | 210 \pm 4 | 13,8 | 11 | 0,71 | Клен остролистн. | 231 \pm 6 | 17,0 | 10 | <u>4,90</u> |
| Липа | 175 \pm 2 | 6,0 | 10 | <u>7,28</u> | Липа | 217 \pm 6 | 17,0 | 10 | 1,75 |

Приложение 5-6

Некоторые статистические характеристики нетто-ассимиляции ($\text{мг/см}^2 \cdot \text{год}$) подроста лиственных деревьев, выросшего по пологом грабового леса. Каневский заповедник.

| В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|------------------|-----|----------|-------------|---------------|-----------------|-------|------------|-------------|
| В и д ы | \bar{x} | | | | Виды | \bar{x}_1 | | | |
| | \bar{M} | N | σ | t | | \bar{M}_1 | N_1 | σ_1 | t_1 |
| Дуб | 12.38 ± 0.97 | 19 | 4.23 | <u>6.35</u> | Осина | 6.99 ± 0.50 | 10 | 1.58 | 0.19 |
| Граб | 5.37 ± 0.50 | 81 | 4.50 | 0.61 | Дуб | 6.87 ± 0.37 | 17 | 1.51 | 0.49 |
| Осина | 5.01 ± 0.30 | 10 | 0.95 | 0.39 | Береза | 6.64 ± 0.26 | 9 | 0.77 | 1.73 |
| Береза | 4.60 ± 0.30 | 4 | 0.60 | 0.81 | Ива | 6.01 ± 0.23 | 10 | 0.73 | <u>4.65</u> |
| Ива | 4.11 ± 0.45 | 6 | 1.10 | 0.02 | Ясень | 4.50 ± 0.22 | 28 | 1.14 | 0.19 |
| Клен остролистн. | 4.10 ± 0.11 | 94 | 1.07 | 0.07 | Граб | 4.45 ± 0.15 | 38 | 0.92 | 0.37 |
| Вяз | 4.08 ± 0.26 | 27 | 1.35 | 1.72 | Клен татарск. | 4.38 ± 0.12 | 52 | 0.68 | <u>6.22</u> |
| Клен татарский | 3.60 ± 0.08 | 16 | 0.32 | 1.96 | Клен острол. | 3.61 ± 0.08 | 24 | 0.38 | 1.02 |
| Ясень | 3.33 ± 0.11 | 52 | 0.79 | 0.28 | Вяз | 3.45 ± 0.13 | 22 | 0.62 | 0 |
| Клен полевой | 3.28 ± 0.13 | 8 | 0.37 | <u>3.49</u> | Клен полевой | 3.45 ± 0.06 | 41 | 0.41 | <u>4.26</u> |
| Липа | 2.71 ± 0.09 | 24 | 0.44 | | Липа | 3.01 ± 0.08 | 43 | 0.52 | |

Приложение 5-6 (продолжение)

| В о з р а с т н ы е | | | | | с о с т о я н и я | | | | | | | | | |
|---------------------|---------|-----------------|----|-------|-------------------|----------------|----------|------------------|-----|------|-------------|---|-------|----------|
| В и д ы | $l m_2$ | | | | ! | В и д ы | l_2 | | | | | | | |
| | ! | $M \pm m$ | ! | N ! | | | σ | ! | t | ! | $M \pm m$ | ! | N ! | σ |
| Дуб | | $7,82 \pm 0,26$ | 15 | 1,02 | <u>3,51</u> | Дуб | | $11,61 \pm 0,90$ | 10 | 2,85 | 2,30 | | | |
| Осина | | $6,78 \pm 0,11$ | 11 | 0,36 | <u>0,33</u> | Ива | | $8,83 \pm 0,65$ | 10 | 2,06 | 0,06 | | | |
| Ива | | $6,73 \pm 0,09$ | 13 | 0,32 | 0,64 | Осина | | $8,77 \pm 0,71$ | 10 | 2,25 | 0,62 | | | |
| Береза | | $6,62 \pm 0,14$ | 17 | 0,58 | 1,24 | Ясень | | $8,26 \pm 0,37$ | 32 | 2,07 | 0,14 | | | |
| Ясень | | $6,26 \pm 0,26$ | 38 | 1,58 | 1,36 | Береза | | $8,14 \pm 0,77$ | 8 | 2,18 | <u>2,21</u> | | | |
| Клен татарский | | $5,73 \pm 0,27$ | 12 | 0,94 | <u>4,69</u> | Клен татарский | | $6,32 \pm 0,08$ | 10 | 0,25 | <u>5,93</u> | | | |
| Граб | | $4,33 \pm 0,08$ | 38 | 0,47 | <u>3,39</u> | Граб | | $5,30 \pm 0,15$ | 24 | 0,72 | <u>2,80</u> | | | |
| Вяз | | $3,89 \pm 0,12$ | 25 | 0,60 | 1,74 | Вяз | | $4,66 \pm 0,17$ | 18 | 0,71 | <u>3,84</u> | | | |
| Клен остролистн. | | $3,63 \pm 0,09$ | 35 | 0,50 | 0,07 | Клен полевой | | $3,93 \pm 0,08$ | 15 | 0,30 | 0,24 | | | |
| Клен полевой | | $3,62 \pm 0,11$ | 25 | 0,55 | 1,64 | Липа | | $3,87 \pm 0,23$ | 15 | 0,90 | 1,74 | | | |
| Липа | | $3,26 \pm 0,11$ | 30 | 0,60 | | Клен острол. | | $3,40 \pm 0,12$ | 17 | 0,49 | | | | |

Приложение 5-7

Некоторые статистические характеристики среднегодовых приростов по высоте (см/год) подроста лиственных деревьев, выросших в грабовом лесу Каневского заповедника

В о з р а с т н ы е с о с т о я н и я

m_1 | | m_2

| В и д ы | \bar{H}_m | N | σ | \pm | В и д ы | \bar{H}_m | N | σ | \pm |
|---------------------|-------------|-----|----------|--------------|--------------------|-------------|-----|----------|--------------|
| Осина | 15,4±1,5 | 10 | 5,02 | 0,504 | Осина | 27,3±2,01 | 10 | 6,40 | 1,998 |
| Береза бородавчатая | 14,2±1,61 | 11 | 5,32 | 1,087 | Береза бородавч. | 20,4±1,77 | 10 | 8,15 | 0,030 |
| Ива козы | 11,3±2,00 | 10 | 6,30 | <u>3,508</u> | Ива козы | 20,3±2,01 | 10 | 5,60 | <u>3,331</u> |
| Вяз шершавый | 5,9±0,50 | 24 | 2,40 | 0,748 | Вяз шершавый | 14,8±0,73 | 26 | 3,70 | 0,680 |
| Дуб черешчатый | 5,4±0,35 | 17 | 1,44 | <u>3,202</u> | Дуб черешчатый | 14,0±0,84 | 15 | 3,24 | <u>5,254</u> |
| Клен остролистный | 4,1±0,34 | 27 | 1,17 | 0,637 | Граб обыкновенный | 9,1±0,46 | 38 | 2,90 | 1,005 |
| Липа сердцевидная | 3,9±0,20 | 45 | 1,33 | 0,119 | Ясень обыкновенный | 8,4±0,50 | 42 | 3,22 | 0,294 |
| Граб обыкновенный | 3,6±0,15 | 38 | 0,83 | 1,985 | Липа сердцевидная | 3,2±0,39 | 31 | 2,18 | 0,739 |
| Клен полевой | 3,3±0,22 | 45 | 1,50 | 0,826 | Клен татарский | 7,6±0,96 | 12 | 3,33 | 0,582 |
| Клен татарский | 3,0±0,23 | 54 | 1,66 | 0,617 | Клен остролистный | 7,0±0,49 | 35 | 2,90 | <u>2,033</u> |
| Ясень обыкновенный | 2,8±0,16 | 31 | 0,86 | | Клен полевой | 5,6±0,44 | 27 | 2,27 | |

Приложение 5-7 (продолжение)

| В о з р а с т н о е | | | | | с о с т о я н и я | | | | |
|---------------------|-----------------|-----|-----------|--------------|--------------------|-----------------|-----|-----------|-------|
| \bar{V}_1 | | | | | \bar{V}_2 | | | | |
| В и д ы | $M \pm m$ | N | \bar{G} | t | В и д ы | $M \pm m$ | N | \bar{G} | t |
| Осина | 28,1 \pm 3,04 | 10 | 9,61 | | Осина | 41,5 \pm 4,00 | 4 | 8,00 | |
| Ива козья | 22,4 \pm 2,75 | 10 | 8,70 | 1,319 | Ива козья | 36,1 \pm 3,02 | 4 | 6,04 | 0,587 |
| Береза бородавчатая | 21,1 \pm 2,67 | 8 | 7,56 | 0,315 | Береза бородавч. | 33,3 \pm 1,44 | 6 | 3,53 | 1,416 |
| Вяз шершавый | 18,5 \pm 1,39 | 18 | 5,91 | 0,910 | Вяз шершавый | 29,6 \pm 5,46 | 3 | 9,45 | 0,748 |
| Дуб черешчатый | 17,8 \pm 1,23 | 10 | 3,89 | 0,324 | Дуб черешчатый | 20,6 \pm 0,55 | 4 | 1,10 | 1,595 |
| Граб облиновенный | 14,2 \pm 0,75 | 24 | 3,67 | <u>2,484</u> | Липа сердцевидная | 20,3 \pm 1,20 | 3 | 2,10 | 0,207 |
| Ясень облиновенный | 11,3 \pm 0,51 | 33 | 2,95 | <u>3,245</u> | Граб облиновенный | 19,0 \pm 1,57 | 3 | 2,72 | 0,535 |
| Липа сердцевидная | 11,1 \pm 0,51 | 15 | 1,97 | 0,234 | Ясень облиновенный | 17,0 \pm 3,37 | 4 | 4,74 | 0,553 |
| Клен полевой | 8,2 \pm 0,45 | 15 | 1,74 | <u>4,128</u> | Клен полевой | 16,8 \pm 0,23 | 3 | 0,40 | 0,062 |
| Клен остролистный | 7,9 \pm 0,37 | 17 | 1,51 | 0,506 | Клен остролистный | 16,3 \pm 1,80 | 3 | 3,10 | 0,271 |
| Клен татарский | 6,2 \pm 0,52 | 10 | 1,64 | <u>2,632</u> | | | | | |

204

Некоторые статистические характеристики возраста (годы) подроста листовых деревьев, выросших в грабовом лесу Каневского заповедника

| Возрастные | | | | | состояния | | | | |
|--------------------|---------------|----------|-----|-------------|--------------------|----------------|----------|-----|-------------|
| Виды | i | | | | Виды | im_1 | | | |
| | $M \pm m$ | σ | N | t | | $M \pm m$ | σ | N | t |
| Осина | $1,5 \pm 0,2$ | 0,82 | 17 | | Осина | $5,3 \pm 0,8$ | 1,66 | 4 | |
| Береза бородавчат. | $1,7 \pm 0,2$ | 0,65 | 14 | 0,73 | Береза бородавчат. | $5,5 \pm 0,5$ | 1,70 | 11 | 0,19 |
| Ива козья | $1,9 \pm 0,3$ | 0,78 | 9 | 0,61 | Ива козья | $6,0 \pm 0,5$ | 2,13 | 18 | 0,67 |
| Дуб черешчатый | $3,5 \pm 0,3$ | 1,29 | 20 | <u>4,97</u> | Дуб черешчатый | $6,8 \pm 0,5$ | 2,19 | 17 | 1,06 |
| Граб обыкновенный | $5,5 \pm 0,2$ | 1,84 | 32 | <u>4,49</u> | Вяз перьявый | $8,6 \pm 0,7$ | 3,55 | 24 | 1,95 |
| Вяз перьявый | $5,5 \pm 0,5$ | 2,70 | 34 | 0 | Клен остролистный | $12,0 \pm 0,9$ | 4,70 | 27 | <u>2,88</u> |
| Ясень обыкновенный | $6,2 \pm 0,1$ | 1,02 | 77 | <u>2,11</u> | Ясень обыкновенный | $13,5 \pm 0,7$ | 3,80 | 31 | 1,30 |
| Клен остролистный | $6,7 \pm 0,2$ | 2,39 | 184 | <u>2,36</u> | Клен татарский | $13,5 \pm 0,6$ | 4,21 | 55 | 0 |
| Клен татарский | $6,8 \pm 0,6$ | 2,40 | 16 | 0,16 | Клен полевой | $13,5 \pm 0,6$ | 4,14 | 45 | 0 |
| Липа сердцевидная | $8,0 \pm 0,5$ | 2,45 | 26 | 1,53 | Липа сердцевидная | $14,2 \pm 0,6$ | 3,86 | 45 | 0,82 |
| Клен полевой | $9,0 \pm 0,7$ | 3,51 | 23 | 1,12 | Граб обыкновенный | $15,2 \pm 0,7$ | 4,02 | 38 | 1,14 |

Приложение 5-8 (продолжение)

| Возрастные состояния | | | | |
|-----------------------|-----------------|----------|-----|------|
| $\bar{L}m_2$ | | | | |
| Виды | $\bar{L} \pm m$ | σ | N | t |
| Осина | 8,7 \pm 1,0 | 2,69 | 7 | 2,41 |
| Ива козья | 9,1 \pm 1,2 | 3,51 | 9 | 0 |
| Береза бородавчатая | 9,1 \pm 0,9 | 3,82 | 17 | 2,20 |
| Вяз шершавый | 11,5 \pm 0,5 | 2,75 | 27 | 0,39 |
| Дуб черешчатый | 11,8 \pm 0,5 | 2,08 | 15 | 5,56 |
| Грех обильноветвистый | 15,8 \pm 0,5 | 2,86 | 31 | 0,54 |
| Клен татарский | 16,7 \pm 1,5 | 5,33 | 12 | 0,95 |
| Клен сердцевидный | 18,3 \pm 0,6 | 3,10 | 31 | 0,93 |
| Клен обильноветвистый | 19,1 \pm 0,6 | 4,16 | 42 | 1,27 |
| Клен полевой | 20,6 \pm 1,0 | 3,03 | 27 | 3,36 |
| Клен остролистный | 25,6 \pm 1,1 | 6,47 | 35 | |

Приложение 5-8 (продолжение)

| Возрастные | | | | | | состояния | | | | | |
|-------------------|------|---------|----------|-----|-------------|------------------|------|---------|----------|-----|-------------|
| V_1 | | | | | | V_2 | | | | | |
| Виды | М | $\pm m$ | σ | N | t | Виды | М | $\pm m$ | σ | N | t |
| Осина | 10,3 | 1,93 | 6,03 | 10 | | Осина | 15,2 | 1,64 | 3,28 | 4 | |
| Ива | 13,7 | 1,89 | 5,98 | 10 | 1,20 | Ива | 18,0 | 1,07 | 2,14 | 4 | 1,24 |
| Береза | 14,4 | 1,85 | 5,24 | 8 | 0,25 | Вяз | 23,0 | 1,16 | 2,00 | 3 | <u>2,68</u> |
| Вяз | 16,3 | 1,34 | 5,70 | 18 | 0,80 | Береза | 24,7 | 1,20 | 2,94 | 6 | 0,90 |
| Дуб | 18,0 | 1,79 | 5,66 | 10 | 0,73 | Липа | 24,7 | 0,33 | 0,53 | 2 | 0 |
| Граб | 18,8 | 0,62 | 3,00 | 24 | 0,41 | Дуб | 27,5 | 0,55 | 1,22 | 5 | <u>3,79</u> |
| Липа | 20,5 | 0,84 | 3,27 | 15 | 1,59 | Граб | 28,0 | 2,10 | 3,60 | 3 | 2,02 |
| Ясень | 23,8 | 0,67 | 3,86 | 33 | <u>3,00</u> | Ясень | 31,5 | 2,74 | 5,50 | 4 | 0,86 |
| Клен полевой | 27,9 | 1,19 | 4,58 | 15 | <u>2,94</u> | Клен полевой | 33,0 | 1,73 | 3,00 | 3 | 0,39 |
| Клен остролистный | 32,7 | 1,20 | 4,78 | 17 | <u>2,80</u> | Клен остролистн. | 33,3 | 0,38 | 1,53 | 3 | 0,13 |
| Клен татарский | 34,9 | 1,89 | 5,98 | 10 | 0,95 | | | | | | |

Приложение 6-1

Биоморфологические показатели подроста широколиственных деревьев под пологом леса, Черный лес Кировоградской области

| В о з р а с т , | | | | г о д и | | | |
|--------------------|------------|-------------|--------------------------|--------------------|------------|-------------|--------------------------|
| 2 - 3 | | | ! | 4 - 6 лет | | | |
| В и д и | Продуктив- | Масса | Площадь | В и д и | Продуктив- | Масса | Площадь |
| | ность, мг | листьев, мг | листьев, см ² | | ность, мг | листьев, мг | листьев, см ² |
| Дуб черешчатый | 473±55 | 164±28 | 41±7 | Дуб черешчатый | 2107±33 | 1150±244 | 333±71 |
| Вяз шершавый | 313±91 | 165±8 | 56±12 | Вяз шершавый | 762±97 | 390±54 | 132±18 |
| Клен остролистный | 118±9 | 56±5 | 17±3 | Граб обыкновенный | 633±117 | 354±85 | 105±25 |
| Ясень обыкновенный | 99±24 | 48±3 | 14±3 | Липа сердцевидная | 270±67 | 158±43 | 71±17 |
| Клен полевой | 74±9 | 38±5 | 10±1 | Клен полевой | 137±21 | 70±21 | 18±5 |
| Граб обыкновенный | 53±7 | 32±6 | 13±2 | Клен остролистный | 134±21 | 79±8 | 24±5 |
| Липа сердцевидная | 22±4 | 12±3 | 6±1 | Ясень обыкновенный | 109±11 | 67±6 | 23±3 |

Приложение 6-1 (продолжение)

| В о з р а с т, годы | | | | | | | |
|---------------------|-------------------------|-------------------------|--|--------------------|------------------------|---------------------|--|
| 7 - 10 лет | | | | 12 - 20 лет | | | |
| В и д и | Продуктив- ность, мг | Масса листьев, мг | Площадь листьев, см ² | В и д и | Продуктив- ность, г | Масса листьев, г | Площадь листьев, см ² |
| Дуб черешчатый | 25222±2334 | 10500±988 | 3061±154 | Дуб черешчатый | 5,54±0,99 | 2,66±0,42 | 825±178 |
| Ясень перьявый | 10386±1530 | 5043±1012 | 2016±343 | Граб обыкновенный | 5,37±0,97 | 3,23±0,78 | 958±214 |
| Граб обыкновенный | 3761±724 | 1740±442 | 516±131 | Ясень обыкновенный | 4,62±0,63 | 3,25±0,58 | 1147±202 |
| Липа сердцевидная | 2663±337 | 656±50 | 211±16 | Ясень перьявый | 3,91±0,62 | 2,23±0,64 | 760±216 |
| Ясень обыкновенный | 244±73 | 183±13 | 63±7 | Липа сердцевидная | 3,70±0,33 | 2,67±0,45 | 1112±180 |
| Клен остролистный | 188±23 | 147±20 | 44±5 | Клен остролистный | 3,55±0,39 | 2,22±0,52 | 824±109 |
| Клен полевой | 187±21 | 75±20 | 18±5 | Клен полевой | 2,82±0,77 | 1,90±0,57 | 867±158 |

Приложение 6-1 (продолжение)

| В о з р а с т, годы | | | |
|---------------------|------------------------|---------------------|-----------------------------------|
| 21 - 50 лет | | | |
| В и д и | Продуктив- ность, г | Масса листьев, г | Площадь листьев, см^2 |
| Дуб черешчатый | 12,88 \pm 2,14 | 6,46 \pm 0,76 | 1839 \pm 447 |
| Грех обыкновенный | 11,61 \pm 2,00 | 9,25 \pm 1,83 | 2744 \pm 543 |
| Вяз перьявый | 5,86 \pm 0,86 | 4,64 \pm 0,79 | 1574 \pm 268 |
| Ясень обыкновенный | 4,16 \pm 0,59 | 5,16 \pm 0,56 | 1101 \pm 195 |
| Липа сердцевидная | 3,04 \pm 0,66 | 2,02 \pm 0,62 | 692 \pm 212 |
| Клен полевой | 2,82 \pm 0,32 | 1,85 \pm 0,25 | 600 \pm 82 |
| Клен остролистный | 2,74 \pm 0,24 | 2,03 \pm 0,21 | 755 \pm 77 |

Приложение 6-2

Морфологические показатели подрастающих лиственных деревьев, выросших под пологом леса.
 Возрастное состояние - подрост первой подгруппы. Кресленское лесничество
 Черкасской области

| В и д и | Уровни исследования биосинтетического аппарата | | | | | | Среднего- довой при- рост по высоте, см/год $M \pm m$ | Средний возраст годы $M \pm m$ | Макси- мальная длитель- ность жизни, годы |
|------------------------|--|-------------------------------------|---|---|--|--|--|---|--|
| | Органический (особь) | | | Суборганический (лист) | | | | | |
| | Среднего- довой прирост биомассы, г $M \pm m$ | Масса листьев, г $M \pm m$ | Площадь листьев, см ² $M \pm m$ | УИИ, мг/см ² $M \pm m$ | Число ассимилирующих лет/год мг/мг. $M \pm m$ | Число ассимилирующих лет/год $M \pm m$ | | | |
| Дуб черешчатый | 1,85±0,29 | 1,0±0,20 | 281±48 | 344±11 | 7,0±0,30 | 2,1±0,08 | 5,8±0,3 | 6,0±0,3 | 7 |
| Грав обильноветвистый | 1,33±0,09 | 1,0±0,06 | 362±27 | 263±8 | 3,8±0,12 | 1,4±0,02 | 6,9±0,5 | 6,1±0,3 | 9 |
| Вяз шершавый | 1,18±0,10 | 0,7±0,07 | 319±29 | 233±11 | 3,8±0,13 | 1,6±0,04 | 5,8±0,3 | 7,3±0,4 | 11 |
| Липа сердцевидная | 1,13±0,08 | 0,7±0,05 | 342±22 | 205±5 | 3,3±0,09 | 1,6±0,03 | 6,6±0,4 | 6,3±0,3 | 10 |
| Клен полевой | 1,07±0,08 | 0,8±0,06 | 318±25 | 246±8 | 3,5±0,17 | 1,4±0,04 | 4,0±0,3 | 7,6±0,3 | 13 |
| Клен остролистный | 1,01±0,04 | 0,7±0,04 | 338±15 | 237±7 | 3,0±0,09 | 1,4±0,04 | 3,7±0,1 | 7,4±0,3 | 10 |
| Ясень обильноветвистый | 0,91±0,14 | 1,3±0,10 | 409±55 | 236±9 | 3,4±0,16 | 1,5±0,03 | 4,2±0,2 | 7,5±0,5 | 12 |

Некоторые статистические характеристики содержания воды в листьях в состоянии намокания.
Каневский заповедник, 1988 г.

| В о з р а с т н о е с о с т о я н и е | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|-----------------|----------|-----|--------------|--------------------|-----------------|----------|-----|--------------|
| Виды | $\bar{M} \pm m$ | σ | N | t | Виды | $\bar{M} \pm m$ | σ | N | t |
| Осина | $55,2 \pm 1,92$ | 6,09 | 10 | | Ж | | | | |
| Ель | $59,9 \pm 1,48$ | 3,62 | В | 1,704 | Ж | | | | |
| Клен татарский | $61,5 \pm 2,39$ | 7,15 | 9 | 0,502 | Граб обильноветный | $53,8 \pm 0,38$ | 1,68 | 30 | |
| Дуб черешчатый | $61,5 \pm 2,20$ | 4,40 | 4 | 0 | Клен татарский | $55,4 \pm 0,24$ | 1,11 | 21 | <u>3,452</u> |
| Граб обильноветный | $61,5 \pm 1,22$ | 4,04 | 11 | 0 | Груша обильновет. | $55,7 \pm 0,40$ | 1,50 | 22 | 0,662 |
| Клен остролистный | $62,8 \pm 0,52$ | 2,60 | 8 | 0,575 | Дуб черешчатый | $55,8 \pm 0,42$ | 2,06 | 24 | 0,168 |
| Клен полевой | $67,5 \pm 0,89$ | 2,68 | 9 | <u>3,444</u> | Клен остролистн. | $56,6 \pm 0,42$ | 2,08 | 24 | 1,312 |
| Ясень обильноветный | $68,2 \pm 1,47$ | 2,55 | 4 | 0,373 | Осина | $56,7 \pm 0,25$ | 1,31 | 30 | 0,150 |
| Вяз перьявый | $68,8 \pm 1,46$ | 4,41 | 9 | 0,707 | Береза бородавч. | $56,7 \pm 0,48$ | 2,25 | 23 | 0 |
| Липа сердцевидная | $73,6 \pm 0,80$ | 2,25 | 8 | <u>2,136</u> | Вяз перьявый | $58,8 \pm 0,52$ | 2,25 | 19 | <u>4,301</u> |
| Береза бородавчатая | $75,6 \pm 1,38$ | 3,64 | 7 | 1,172 | Черешня | $60,1 \pm 0,16$ | 0,76 | 22 | 0,541 |
| Ива козы | $77,0 \pm 0,50$ | 2,85 | 10 | 0,800 | Липа сердцевидн. | $60,1 \pm 0,41$ | 1,93 | 24 | 0 |
| Осина | $82,5 \pm 0,50$ | 0,86 | 3 | <u>4,914</u> | Клен полевой | $62,2 \pm 0,33$ | 1,43 | 20 | <u>3,989</u> |
| | | | | | Ясень обильновет. | $63,6 \pm 0,23$ | 1,02 | 19 | <u>3,373</u> |

Приложение 3.

Некоторые показатели отношения подроста лиственных деревьев к водообеспеченности.
Подрост вырос под пологом грабового леса Каневского заповедника.

| Виды | Возрастные | | состояния | | |
|----------------|--|---|--|---|---|
| | \bar{d} | | m_1 | | $m_2 - d$ |
| | Содержание во- ды в листьях в состоянии на- сыщения, % | Дефицит насы- щения листьев водой, % | Содержание во- ды в листьях в состоянии на- сыщения, % | Дефицит насы- щения листьев водой, % | Содержание воды в листьях в состоя- нии насыщения, % |
| Клен татарский | 63,9 \pm 2.25 | 19.5 | 69.3 \pm 2.04 | 11.4 | 67.1 \pm 1.60 |
| Дуб | 68.3 \pm 1.45 | 14.0 | 64.7 \pm 1.17 | 11.9 | 64.9 \pm 2.08 |
| Граб | 69.0 \pm 0.80 | 17.4 | 68.5 \pm 0.70 | 5.9 | 68.4 \pm 0.78 |
| Клен острол. | 69.6 \pm 0.73 | 26.4 | 69.4 \pm 0.72 | 8.9 | 70.7 \pm 1.64 |
| Клен ползвой | 70.2 \pm 0.64 | 6.8 | 69.9 \pm 1.00 | 7.6 | 71.3 \pm 0.64 |
| Вяз | 72.3 \pm 0.55 | 23.2 | 77.3 \pm 1.51 | 15.5 | 73.9 \pm 2.25 |
| Ясень | 78.2 \pm 0.36 | 28.2 | 77.9 \pm 0.34 | 11.9 | 76.2 \pm 0.92 |
| Липа- | 80.6 \pm 0.85 | 12.9 | 78.9 \pm 0.98 | 12.0 | 78.6 \pm 0.70 |
| Осина | 81.6 \pm 1.64 | 14.1 | 81.3 \pm 1.93 | 6.5 | - |
| Береза | - | - | 70.6 \pm 1.17 | 6.1 | - |

Приложение 3

Численность лесной обмороженной в разных участках грабового леса.

Канонский государственный заповедник, кв. № 4

| В о з р а с т н о с о с т о я н и е | | | | | | | | | | | | | | Общая численность на га |
|---|---|------|----|------|----|------|----|------|----|------|---|------|-----|-------------------------|
| j | | l | | lm | | v | | ! | | g | | q/s' | | |
| abs. | % | abs. | % | abs. | % | abs. | % | abs. | % | abs. | % | abs. | % | |
| П о л о в л е с а (основная ассоциация) | | | | | | | | | | | | | | |
| - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 271 | 100 | 271 |
| "О к н о" л е с а (основная ассоциация) | | | | | | | | | | | | | | |
| 34 | 5 | 170 | 25 | 305 | 45 | 68 | 10 | 102 | 15 | 679 | | | | |
| Смешанные "о к н о" (основная ассоциация) | | | | | | | | | | | | | | |
| 16 | 2 | 97 | 14 | 97 | 14 | 16 | 2 | 454 | 67 | 680 | | | | |

Коэффициент корреляции продуктивности с некоторыми показателями
фотосинтетического аппарата растений

| Виды | Показатели | | | | Удельная плотность листьев (УПЛ) . мг/дм ² |
|--|--------------------|------------------------------------|--|------------|--|
| | Органические | | Субординированные | | |
| | Масса листьев г | Площадь листьев см ² | Чисто-ассимиляционная мг/см ² .год | !мг/мг.год | |
| В в с н е л ь н ы е растения | | | | | |
| Клен остролистный | 0,90 | 0,90 | -0,29 | -0,33 | |
| Клен полевой | 0,99 | 0,99 | -0,71 | -0,72 | |
| Клен татарский | 0,99 | 0,99 | -0,01 | -0,08 | |
| И м м а т у р н ы е особи первой подгруппы | | | | | |
| Клен полевой | 0,97 | 0,92 | 0,13 | 0,09 | -0,32 |
| Дуб | 0,89 | 0,96 | -0,21 | -0,41 | 0,52 |
| Вяз | 0,99 | 0,99 | -0,12 | -0,39 | 0,08 |
| Береза | 0,99 | 0,99 | -0,24 | -0,32 | 0,22 |
| И м м а т у р н ы е особи второй подгруппы | | | | | |
| Клен полевой | 0,92 | 0,96 | -0,06 | -0,23 | 0,36 |
| Дуб | 0,99 | 0,98 | -0,32 | -0,56 | 0,35 |
| Вяз | 0,80 | 0,95 | -0,46 | -0,36 | -0,25 |
| Береза | 0,99 | 0,99 | 0,07 | -0,28 | 0,29 |
| В п р е г н и л ь н ы е растения | | | | | |
| Клен полевой | 0,98 | 0,98 | -0,20 | -0,20 | 0,20 |
| Вяз | 0,96 | 0,91 | 0,36 | 0,34 | 0,12 |
| Береза | 0,85 | 0,81 | 0,61 | 0,63 | 0,66 |