РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ

ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИЕ ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА



МОСКВА
"НАУКА"
1994

почки на ксилоризоме или придаточном корне и развивается подобно особи семенного происхождения. В пределах клональной колонии одновременно существуют раметы разного возрастного состояния и абсолютного возраста.

Для возможности сравнения основных особенностей популяционного поведения лиственных деревьев в качестве счетной единицы в данной работе используется или особь семенного происхождения (генета) или одноствольное парциальное образование (рамета).

Описанная выше поливариантность онтогенеза лиственных деревьев представляет собой основу устойчивого существования популяционных единиц на конкретной территории. Следует заметить, что исследования поливариантности онтогенеза лиственных деревьев нельзя считать законченными. Первые результаты наблюдения за маркированными особями на постоянных площадях показали, что отмирание не всегда связано с понижением жизненности. Анализ причин быстрой смерти внешне нормально развитых растений является первоочередной задачей биогеоценотических исследований. Ближайшей перспективой таких исследований можно считать сопоставление описанных уровней жизненности, оценок фитопатологического состояния популяций и их реакций на загрязнение промышленными выбросами.

3.2. Дифференциация деревьев широколиственных лесов по отношению к свету

Организация зональных широколиственных лесов во многом определяется спецификой отношения древесных растений к свету. Недаром это свойство растений находится в центре внимания лесной науки с момента ее зарождения до настоящего времени (Любименко, 1909, 1924; Алексеев, 1975; Цельникер, 1978). Однако, несмотря на разносторонние исследования, в литературе не существует однозначных критериев оценки этого свойства растения, что привело к необходимости поисков интегральных показателей светопотребностей лиственных деревьев. Основные итоги векового

опыта сведены к трем положениям, которые целесообразно учитывать при анализе световых возможностей видов.

1. Иерархичность структуры фотосинтетического аппарата. Представление об иерархической организации фотосинтетического аппарата (Мокроносов, 1981; Фотосинтез..., 1987) дает возможность, с одной стороны, объяснить противоречивое положение одних и тех же видов в шкалах светолюбия разных авторов, а с другой - найти интегральный показатель отношения растений к свету. Анализ шкал показывает, что признаки положенные в их основу, относятся к разным уровням организации фотосинтетического аппарата: к листу (Сураж, 1891; Нестерович, Маргайлик, 1969; Малкина и др.,1970), к ветви и к особи в целом (Вальтер, 1974; Цельникер, 1978). Таким образом, противоречивое положение видов в шкалах светолюбия разных исследователей объясняется тем, что они разработаны на основе анализа структур разных уровней фотосинтетического аппарата. В поиске интегрального критерия отношения растений к свету мы остановились на характеристиках всего организма, поскольку он является функциональной единицей сообщества.

2. Дифференцированный подход к изучению реакции растений на количество света. Он предусматривает раздельную оценку теневыносливости, светолюбия и диапазона продукционных возможностей видов. Правомерность такого подхода обусловлена тем, что основой жизнедеятельности растений в сообществе является продукционный процесс, характеризующейся определенным диапазоном. Верхний предел этого диапазона отражает светолюбие растений, нижний - теневыносливость.

3. Онтогенетическая изменчивость отношения растений к свету. Оценка светопотребностей растений должна проводится отдельно для особей разного возраста, поскольку потребности в свете и способность выдерживать затенение существенно меняются в онтогенезе (Алексеев, 1975; Малкина, 1982, 1983; Малкина и др., 1983).

С учетом этих положений мы поставили перед собой задачу разработать шкалы светолюбия, теневыносливости и диапазонов продукционных возможностей видов, а также показать возможность

их использования для предсказания популяционного поведения видов.

Предложенный подход обозначил круг параметров, необходимых для познания световых возможностей видов. В качестве ведущего показателя выбран признак организменного уровня - среднегодовой прирост биомассы (или продукция), который является результатом работы всех уровней организации фотосинтетического аппарата. В работе определяли также другие показатели организменного и суборганизменного уровней, от которых зависит продукция: площадь и массу листьев, удельную плотность листьев (УПЛ) и величину нетто - ассимиляции. Показатель УПЛ - абсолютно сухая масса единицы площади листа тесно связан с интенсивностью фотосинтеза (Цельникер, Казанов, 1971; Каллис и др., 1974; Ничипорович, 1982). Нетто - ассимиляция - это скорость накопления органического вещества в растительных тканях, рассчитанная на единицу площади листьев за год. Все весовые параметры определяли в воздушно-сухом состоянии. Особи подбирали в контрастных по световому режиму условиях - на полном свету и под пологом леса в наиболее темных местообитаниях. Светопотребности растений оценивали также по световому минимуму подроста (Алексеев, 1975).

Шкалы теневыносливости. Теневыносливость лиственных деревьев оценивалась по минимальному значению продукции, которую определяли у сублетальных особей, выросших в условиях светового голода. Значение этого показателя, отражающего нижний предел продукционных возможностей растений, позволяет выделить группы видов, имеющих близкую теневыносливость и сходный механизм ее выработки (табл. 3.2). В продукционном континууме подроста достоверные различия обнаружены между двумя группами видов. Первую группу образуют наиболее продуктивные виды: береза, осина, ива и дуб. В физиологических работах отмечается, что представители этой группы обладают высокой интенсивностью дыхания (Цельникер, 1978). При таком уровне "потребления" существование особей в лесных сообществах возможно только при их высокой продукции, которая может поддерживаться лишь в светлых местообитаниях. Вторую группу составляют граб, липа,

Таблица 3.2

Среднегодовая продуктивность сублетальных особей (1) и их световые минимумы (2) в разных возрастных состояниях

Вид	Продуктивность (в г) и световые минимумы (в % от полного света)								
	j		im1		im2		v1	v2	
	1	2	1	2	1	2	1	1	2
Береза повислая	0,79	3,1	4,20	4,5	38,2	10,7	115	897	30,0
Осина	0,82	2,7	3,90	4,3	40,2	9,9	110	522	27,7
Ива козья	1,05	1,5	3,50	2,8	35,3	6,7	107	432	23,0
Дуб черешчатый	0,87	1,2	2,61	2,6	47,3	5,0	96	301	15,1
Граб обыкновенный	0,05	0,7	1,89	1,5	12,0	1,5	45	185	2,0
Ясень обыкновенный	0,05	0,4	0,96	0,5	9,4	0,9	34	162	3,8
Ильм	0,05	0,5	1,71	0,6	11,4	0,7	59	285	1,6
Клен татарский	0,11	0,6	2,03	0,9	10,3	1,5	71	-	3,2
Липа сердцевидная	0,15	0,6	1,63	0,7	8,5	0,8	21	62	1,3
Клен полевой	0,07	0,5	1,61	0,5	6,7	0,6	34	85	1,1
Клен остролистный	0,06	0,3	1,26	0,4	7,1	0,5	20	78	0,6

ясень и клены. Им свойственна относительно низкая продукция в условиях светового голода. Представители этой группы отличаются низкой интенсивностью дыхания (Цельникер, 1978). Небольшие энергетические затраты позволяют им длительно существовать под пологом леса, довольствуясь небольшими приростами биомассы.

В пределах каждой группы для более тонкой диагностики видов по степени теневыносливости использовали данные о световом минимуме подроста (табл. 3.2). По значениям этот минимум близок к освещенности в точке компенсации на световой кривой продуктивности организма (Алексеев 1975; Цельникер, 1978). На основании статистически достоверных значений продукции и освещенности получены ряды видов для пяти возрастных состояний по ослаблению теневыносливости (табл. 3.3).

Сопоставление этих рядов показывает, что в первой группе наиболее теневыносливы на всех этапах онтогенеза дуб, за ним в порядке уменьшения теневыносливости следуют ива, осина и береза. Наибольшей теневыносливостью среди видов второй группы характеризуются клен остролистный, клен полевой и вяз, наименьшей - граб и клен татарский. В возрастных шкалах

Таблица 3.3

Шкалы теневыносливости лиственных деревьев

Возрастные состояния				
j	im1	im2	v1	v2
Клен остролистный	Клен остролистный	Клен остролистный	Клен остролистный	Клен остролистный
Ясень	Клен полевой	Клен полевой	Клен полевой	Клен полевой
Клен полевой	Ясень	Ильм	Ильм	Липа
Ильм	Ильм	Липа	Липа	Ильм
Клен татарский	Липа	Ясень	Клен татарский	Граб
Липа	Клен татарский	Клен татарский	Ясень	Клен татарский
Граб	Граб	Граб	Граб	Ясень
Дуб	Дуб	Дуб	Дуб	Дуб
Ива	Ива	Ива	Ива	Ива
Осина	Осина	Осина	Осина	Осина
Береза	Береза	Береза	Береза	Береза

Примечание. Виды в колонках расположены в порядке ослабления теневыносливости сверху вниз.

теневыносливости граб и клен татарский изменяют свое положение относительно друг друга: если в j - v1 - возрастных состояниях наиболее теневынослив клен татарский, то в v2 - граб. Для ясеня и липы свойственны более резкие изменения теневыносливости с возрастом. В группе j-особей теневыносливость ясеня сходна с теневыносливостью клена остролистного. На последующих этапах онтогенеза его потребности в свете резко увеличиваются и в шкалах теневыносливости в возрастном состоянии v2 ясень стоит рядом с дубом. Относительная теневыносливость липы меняется противоположным образом (табл. 3.3).

Предложенные шкалы теневыносливости можно использовать для предсказания размеров "окон", при которых особи нормальной жизненности успешно развиваются и проходят полный онтогенез.

Шкалы светолюбия. Светолюбие растений оценивалось по максимальным значениям продукции, которая определялась у растений, выросших в условиях свободного роста на питомнике при достаточном водоснабжении. На основании этих данных разработаны шкалы по убыванию светолюбия лиственных деревьев для шести возрастных состояний (табл. 3.4). Многочисленными

Таблица 3.4

Шкалы светолюбия лиственных деревьев

Возрастные состояния					
j	im1	im2	v	g1	g2-g3*
Клен остролистный	Ильм	Ива	Осина	Осина	
Ясень	Клен остролистный	Ильм	Ильм	Береза	Дуб
Дуб	Ясень	Осина	Ива	Ильм	Ясень
Ильм	Береза	Береза	Береза	Ива	Липа
Липа	Дуб	Дуб	Дуб	Дуб	Клен остролистный
Клен татарский	Ива	Клен остролистный	Ясень	Ясень	Ильм
Клен полевой	Липа	Ясень	Клен остролистный	Липа	Граб
Граб	Граб	Липа	Граб	Граб	Клен полевой
Береза	Осина	Граб	Липа	Клен остролистный	
Ива	Клен полевой	Клен полевой	Клен полевой	Клен полевой	
Осина	Клен татарский	Клен татарский	Клен татарский	Клен татарский	

* Ко времени достижения широколиственными деревьями g2-g3-возрастных состояний осина, ива, береза и клен татарский стареют и выпадают из сообщества. Виды в колонках расположены в порядке уменьшения светолюбия сверху вниз.

исследованиями установлено, что у большинства лиственных деревьев в разных эколого-географических условиях максимальное накопление биомассы достигается при полной освещенности (Карманова, 1969; Мишнев, 1973). Следовательно, максимальная величина продукции отражает потенциальные возможности растений в использовании полного света.

В рядах светолюбия можно выделить три группы видов с разными тенденциями возрастной изменчивости светолюбия:

1. Виды, занимающие лидирующее положение в шкалах светолюбия на начальных этапах онтогенеза: клен остролистный, ясень, вяз (табл. 3.4). Первенство в использовании света у клена остролистного обусловлено ранним прорастанием его семян (проростки появляются на 2-3 месяца раньше других видов), что позволяет к началу летнего, относительно сухого сезона сформировать достаточно крепкую корневую систему, а затем направить основное усилие на развитие поверхности листьев. Лидерство у вяза связано с быстрым наращиванием ассимилирующей поверхности, а у ясеня - с высокими значениями

Таблица 25

Некоторые характеристики продукционного процесса у подроста лиственных деревьев, выросших в питомнике Каневского заповедника

Вид	Показатели продукционного процесса в возрастных состояниях									
	(1-3 года)					v (11-20 лет)				
	Среднегодовая продукция, г/год	Масса листьев, г	Площадь листьв, см2	Удельная плотность листьев, мг/дм2	Нетто-ассимиляция мг/см2 в год	Среднегодовая продукция г/год	Масса листьев г	Площадь листьев м2	Удельная плотность листьев, мг/дм2	Нетто-ассимиляция мг/см2 в год
Клен остролистный:	18,2	6,03	922	654	20,8	4,74	2,26	35,6	774	13,4
Ясень обыкновенный	14,2	4,03	406	975	36,5	6,54	3,11	50,0	855	13,1
Дуб черешчатый	14,2	2,77	392	750	39,3	7,78	3,40	41,2	939	18,9
Ильм	11,1	3,93	581	707	20,5	20,53	9,70	159,3	882	12,9
Липа сердцевидная	8,4	2,79	515	507	15,9	2,01	1,05	24,5	692	8,2
Клен татарский	8,1	2,18	324	712	25,6	0,75	0,50	8,0	671	9,3
Клен полевой	4,7	1,69	257	666	18,4	1,67	0,77	16,4	696	10,2
Граб обыкновенный	1,3	0,50	74	650	29,8	3,86	1,49	26,7	850	14,4
Береза повислая	1,1	0,40	71	569	14,5	10,11	5,30	81,0	871	12,5
Ива козья	0,8	0,50	115	440	7,1	17,80	7,83	141,0	1078	12,2
Осина	0,4	0,20	45	492	7,5	23,27	8,00	84,2	950	27,6

УПЛ и нетто-ассимиляции (табл. 3.5). Этот пример показывает, что сходная результативность в использовании света может достигаться разными способами.

2. Виды, являющиеся аутсайдерами по светолюбию в начале жизни и лидерами в несколько позднем возрасте: береза, осина, ива. На первых этапах онтогенеза эти виды характеризуются минимальной продукцией и замыкают ряды светолюбия. Однако к 10-летнему возрасту их продукция и, соответственно, светолюбие становятся максимальными среди видов древесной синузии (табл. 3.4). Причина быстрого перемещения этих видов в шкалах светолюбия кроется в способности направлять основной поток ассимилятов в листья (до 70%). У других видов этот поток гораздо меньше: от 19% у дуба до 35% у клена полевого. В ювозрастных состояниях осина, ива и береза отличаются относительно высокими значениями УПЛ и площади листьев, что позволяет им сохранить лидирующее положение в шкалах светолюбия до конца жизни (табл. 3.4, 3.5).

3. Виды с относительно постоянным светолюбием: дуб, липа, граб, клен полевой и клен татарский. В этой группе наибольшим светолюбием на всех этапах онтогенеза характеризуется дуб. Оно у дуба достигается за счет больших значений УПЛ и нетто-ассимиляции (табл. 3.5). После старения и выпадения из сообщества осины, березы, ивы и вяза дуб становится абсолютным лидером по светолюбию в древесной синузии. Остальные виды на протяжении почти всей жизни замыкают ряды светолюбия.

Разработанные ряды светолюбия можно использовать для предсказания популяционного поведения видов при их совместном произрастании в окнах. Так, многолетние наблюдения за развитием древесных растений на групповых вывалах широколиственных лесов выявили соответствие между сукцессивной динамикой видов в окне и онтогенетической изменчивостью их светолюбия. В первые три года после образования вывалов преимущество в развитии получают наиболее светолюбивые виды на первых этапах онтогенеза: клен остролистный, ясень и вяз. К 7-10-летнему возрасту лидерство по мощности развития в этих окнах переходит к иве, осине и березе, которые в этом возрасте эффективнее других видов используют

свет для образования продукции. Остальные виды, отличаясь меньшим светолюбием, занимают подчиненное положение в окнах (граб, липа, клены полевой и татарский).

Шкалы диапазонов продукционных возможностей. На основе сравнения положения видов в шкалах светолюбия и теневыносливости разработаны ряды видов по убыванию их диапазонов продукционных возможностей (ДПВ) (табл. 3.6).

Таблица 3.6

Характеристика лиственных деревьев по уменьшению диапазонов продукционных возможностей

Возрастные ряды деревьев					
j	im1	im2	v	g1	g2-g3*
Клен остролистный	Клен остролистный	Ильм	Ильм	Ильм	
Ясень	Ильм	Клен остролистный	Клен остролистный	Клен остролистный	Клен остролистный
Ильм	Ясень	Ива	Осина	Липа	Липа
Липа	Липа	Ясень	Ива	Осина	Дуб
Клен полевой	Клен полевой	Липа	Ясень	Клен полевой	Ясень
Дуб	Дуб	Клен полевой	Клен полевой	Ясень	Вяз
Клен татарский	Ива	Дуб	Липа	Ива	Клен полевой
Граб	Граб	Осина	Дуб	Дуб	Граб
Ива	Береза	Береза	Береза	Береза	
Береза	Клен татарский	Граб	Граб	Граб	
Осина	Осина	Клен татарский	Клен татарский	Клен татарский	

* Ко времени достижения широколиственными деревьями g2-g3-возрастных состояний осина, ива, береза и клен татарский стареют и выпадают из сообщества.

Анализ рядов показывает, что у большинства видов нет четкой зависимости между светолюбием и теневыносливостью. Виды с широким ДПВ отличаются большим светолюбием и значительной теневыносливостью (клен остролистный, вяз). Это позволяет им успешно осваивать самые разные по световым условиям местообитания: от небольших прогалин в кронах взрослых деревьев до крупных окон. Узкий ДПВ видов может быть как в высоких, так и в низких значениях освещенности. В первом случае виды, имеющие узкий диапазон (береза, осина, ива, дуб), обладают значительным светолюбием и малой теневыносливостью, во втором - большой теневыносливостью и слабым светолюбием (клен

полевой, липа). Первые из них получают преимущество при освоении крупных окон, вторые - при колонизации окон небольших размеров.

Проведенные исследования показывают, что при решении задач прогнозирования устойчивого существования и развития древесной синузии в разных по режиму освещенности элементах мозаично-ярусной структуры сообщества, необходимо среди различных реакций на свет выделять теневыносливость, светолюбие и диапазон продукционных возможностей видов. Теневыносливость отражает нижний предел продукционных и световых возможностей видов. Оценка этого свойства растений позволяет определить минимальный размер вывалов (окон), необходимых для нормального завершения их онтогенеза. Светолюбие характеризует способность видов максимально полно использовать свет для образования продукции. Положение видов в шкалах светолюбия позволяет предсказать сукцессивную смену видов в окне. Диапазон продукционных возможностей определяет набор местообитаний, различающихся освещенностью, которые может успешно осваивать вид. Постоянное изменение реакции растений на свет в течение онтогенеза, неодинаковое у разных видов, обусловливает перераспределение видов в популяционных локусах по мере их развития.

Таким образом, видовая и возрастная изменчивость светопотребностей лиственных деревьев позволяет объяснить направление демографических процессов в популяциях разных видов при различных изменениях пространственной структуры лесного полога.

3.3. Популяционное поведение лиственных деревьев

Совокупности биологических свойств, проявляющихся на организменном и популяционном уровнях, определяют способность видов занимать определенное положение в синузии или в ценозе в целом и характеризуют его популяционное поведения. Это понятие отличается от представления о стратегии жизни (Работнов, 1975; Grime, 1979) только в том отношении, что охватывает не все