

УДК 630*561.24

ПРИМЕНЕНИЕ ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ РОСТА ЕСТЕСТВЕННЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ*

© 2006 г. А. В. Бенькова, В. В. Тарасова, А. В. Шашкин

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

E-mail: institute@forest.akadem.ru

Поступила в редакцию 11.03.2005 г.

Разделение деревьев одной возрастной категории на группы по скорости радиального роста характеризует изменение неоднородности популяции как в искусственном, так и в естественном древостое через различия в реакции на погодные условия у разных групп деревьев. Использование ширины годичного кольца для изучения гетерогенности древостоя перспективно при анализе динамики роста и процессов дифференциации деревьев в популяциях хвойных различного происхождения.

Географические культуры, популяция, древостой, хвойные, ширина годичного кольца, дендрохронология, экологические факторы.

Каждая природная популяция растений имеет свой специфический генотипический состав, адаптированный к тем условиям среды, на фоне которых под давлением отбора происходит ее развитие. Любая популяция древесных растений через ширину годичного кольца отражает адаптивные свойства особи, проявляющиеся в характере ее роста и устойчивости [7].

Ширина годичного кольца весьма изменчива и зависит от многих как внешних, так и внутренних факторов [1], одним из которых следует считать конкурентные отношения между деревьями [6, 8, 9].

Конкурентные взаимоотношения в любом древостое проявляются через наличие доминантных и угнетенных деревьев [4]. Совершенно не очевидно, что деревья разные по скорости роста при одинаковых начальных условиях роста в естественных, а также искусственных насаждениях, где конкуренция за свет и питание проявляется очень сильно, будут реагировать одинаково на изменения климатических факторов. Поэтому задача дифференциации деревьев в насаждении по их отклику на воздействие климатических факторов остается до сих пор нерешенной. В дендрохронологических работах объектами исследования служат отдельно стоящие деревья, максимально чувствительные к воздействию климатических факторов и редко ставится задача исследования гетерогенности популяции под воздействием факторов внешней среды [2, 12, 13]. Применение

дендрохронологического метода позволяет изучить особенности неоднородного роста деревьев в различных популяциях (искусственных и естественных). Поэтому цель работы - показать специфичность реакции радиального прироста деревьев различных групп (от доминантных до угнетенных) на погодные изменения как в естественном, так и в искусственном насаждении.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследований послужили естественные и искусственные насаждения. Пробная площадь в естественных насаждениях была заложена в пихтарнике чернично-зеленомошном с примесью ели (5ПЗЕ1С1Б), произрастающем на правом берегу р. Енисей вблизи пос. Ворогово (средняя тайга). Средний возраст деревьев пихты и ели 90-130 лет, средняя высота деревьев 18-20 м, средний диаметр 15 см.

Искусственные насаждения - географические культуры 33-летнего возраста (10С), созданные в Красноярской лесостепи (Емельяновский лесхоз), представлены пятью различными популяциями сосны обыкновенной (Ленской, Мухоршибирской, Ольхонской, Саянской, Большемуруинской). Средняя высота культур 15-17 м, средний диаметр соответственно 5,5, 8,4, 7,5, 10,9 и 11,3 см. Их материнские популяции произрастают в климатических условиях, отличающихся от условий Красноярской лесостепи, как по среднегодовой температуре воздуха, так и по сумме осадков за год (табл. 1). Материнская Мухоршибирская по-

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (02-04-49423, 04-04-48417) и Красноярского краевого научного фонда ККФН (14G170).

Таблица 1. Характеристика мест происхождения климатипов сосны обыкновенной и места произрастания географических культур

| Физико-географическая провинция | Лесхоз | Координаты | Период с температурами выше 5°C, дни | Средне-годовая температура воздуха, °C | Сумма осадков за год, мм |
|---------------------------------|------------------|--|--------------------------------------|--|--------------------------|
| Приленская | Ленский | $\frac{60^{\circ}43'}{114^{\circ}53'}$ | 124 | -6.3 | 458 |
| Приселенгинская | Мухоршибирский | $\frac{51^{\circ}02'}{107^{\circ}49'}$ | 147 | -2.4 | 264 |
| Байкальская | Ольхонский | $\frac{53^{\circ}03'}{106^{\circ}54'}$ | 135 | -1.0 | 197 |
| Восточно-Саянская | Саянский | $\frac{55^{\circ}15'}{94^{\circ}53'}$ | 148 | -1.3 | 491 |
| Предсаянская | Большемуртинский | $\frac{56^{\circ}51'}{93^{\circ}08'}$ | 146 | -1.4 | 465 |

Примечание. В числителе - с.ш., в знаменателе - в.д.

Таблица 2. Характеристика мест сбора образцов

| Место | Координаты | Средняя температура, °C | | Среднегодовые осадки, мм год ²¹ | Период с температурами выше 5°C, дни | Среднегодовая температура, °C | Исследованный вид |
|---|---------------------------------------|-------------------------|-------|--|--------------------------------------|-------------------------------|--|
| | | январь | июль | | | | |
| Среднее течение р. Енисей | $\frac{61^{\circ}01'}{89^{\circ}46'}$ | -23.0 | +19.3 | 600-700 | 120 | -3.6 | <i>Picea obovata</i> Ledeb., <i>Abies sibirica</i> Ledeb. |
| Красноярская лесостепь (Емельяновский лесхоз) | $\frac{56^{\circ}}{92^{\circ}}$ | -16.8 | +18.2 | 410 | 149 | -1.3 | <i>Pinus sylvestris</i> L. |

Примечание. В числителе - с.ш., в знаменателе - в.д.

пуляция генетически адаптирована к более прохладному сезону роста, определяющему более низкую среднегодовую температуру воздуха (на 1.1°C ниже), чем в Красноярской лесостепи, и к существенно более засушливому климату. Сумма осадков за год в районе естественного произрастания этого климатипа в 1.8 раз меньше. Для Ольхонской популяции разница в среднегодовой температуре места роста ее материнского древостоя невелика, всего на 0.3°C ниже, но различие по сумме осадков за год еще более существенно: там их выпадает в 2.4 раза меньше, чем в условиях Красноярской лесостепи. Материнский древостой Ленской популяции произрастает в районе с очень холодным климатом (среднегодовая температура воздуха на 5.0°C ниже, чем в Красноярской лесостепи), разница же в осадках незначительна.

Характеристика места сбора образцов древесины представлена в табл. 2. Анализ пробных площадей выявил неоднородность каждой популяции. При оценке динамики неоднородности

каждой популяции использовался численный критерий гетерогенности популяций - диаметр, который является объективной характеристикой состояния дерева.

В исследуемых древостоях четко выделяются три группы деревьев (каждая группа представлена деревьями одного возраста): господствующие, средние и угнетенные. В соответствии с этим все деревья были разделены на группы по диаметрам. Группу с наибольшими диаметрами в исследуемых популяциях составляют крупные или господствующие деревья, затем идут средние, наконец, группу мелких по диаметру составляют угнетенные деревья.

Таким образом, в естественном насаждении к господствующим относятся деревья с диаметрами $D > 20$ см, к средним - с $D = 11-19$ см и угнетенным - с $D < 10$ см. В группу с наименьшими диаметрами вошло 6 деревьев пихты и 4 - ели, в группу со средним - 7 и 6 особей соответственно и с наибольшим диаметром - по 6 деревьев.

В искусственном насаждении деревья были разбиты на более мелкие группы по диаметру по сравнению с естественным насаждением, но, несмотря на это, в географических культурах четко выделяются также три группы деревьев: угнетенные ($D < 8.0$ см), средние ($D = 8.1-16.0$ см) и господствующие ($D > 16.1$ см). Для каждой популяции число деревьев в выделенных группах варьирует. В среднем в группу с наименьшими диаметрами вошло не менее 15 деревьев, в группу со средним - 15 и с наибольшим диаметром - не менее 4 деревьев.

Методом сплошной выборки у деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) для измерения ширины годичного кольца возрастным буровом были взяты керны.

Измерение ширины годичных колец проведено на полуавтоматической установке LINTAB-V 3.0 со стандартным для дендрохронологии пакетом программного обеспечения TSAP-V 3.5. Точность измерения 0.01 мм. Значения ширины годичных колец каждой группы деревьев были стандартизированы и усреднены (переведены в индексные ряды прироста) [12].

Для исследования влияния климатических факторов на прирост деревьев разных групп по диаметрам использовались функции отклика [2, 10, 12, 13], которые представлены коэффициентами множественной линейной регрессии между индексами радиального прироста и среднемесячными значениями климатических факторов. Коэффициенты множественной линейной регрессии (R) являются значимыми при $R > 0.36$ для $N = 28$ и $R > 0.25$ для $N = 60$ ($P = 0.05$), где N - число лет.

Для анализа влияния погодных факторов на радиальный прирост деревьев в пихтовом древостое был взят период с 1940 по 2000 г., для которого имеются метеорологические данные. Ближайшая метеостанция находится в 90 км от места сбора образцов в пос. Бор. В географических культурах исследовался период с 1967 по 1995 г. Ближайшая метеостанция находится в 20 км от места сбора в пос. Сухобузимо.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У деревьев всех популяций наблюдается типичный ход радиального роста: подъем - в молодом возрасте, затем наступает период интенсивного роста и спад роста. Но по динамике радиального роста деревья разных групп по диаметрам у различных популяций отличаются. Группы деревьев наименьших диаметров раньше замедляют свой рост по сравнению с деревьями больших диаметров, и постепенно происходит их элиминация.

Господствующие деревья у всех популяций естественного и искусственного древостоев характеризуются наиболее широкими годичными кольцами, а угнетенные деревья - наиболее узкими. Замедление радиального роста у деревьев с наименьшими диаметрами происходит в среднем в три раза быстрее, чем у деревьев с наибольшими диаметрами.

Так, в географических культурах у всех популяций наибольшая ширина годичного кольца отмечена в 1971 г. в возрасте 7 лет. У Большемуртинской и Мухоршибирской популяций наибольшая ширина годичного кольца у крупных деревьев наблюдалась с 1971 по 1977 г. (5.52 и 4.70 мм соответственно). У остальных популяций ширина годичного кольца постепенно уменьшается, начиная с 1971 г.

В естественном древостое у популяции пихты сибирской в возрасте 50 лет у угнетенных деревьев ширина годичного кольца в 2.5 раза (0.32 ± 0.15 мм), а у ели в 2.3 раза (0.38 ± 0.13 мм) меньше, чем у крупных по диаметру деревьев (0.82 ± 0.04 и 0.89 ± 0.04 мм соответственно).

С учетом неоднородности каждой популяции в естественных и в искусственных древостоях были построены функции отклика радиального прироста каждой группы деревьев на воздействие погодных факторов (рис. 1, 2).

В искусственном насаждении (географические культуры) зависимость ширины годичного кольца от температуры воздуха и осадков в течение сезона роста для разных групп деревьев пяти популяций, свидетельствует, что наиболее чувствительными к изменению погодных факторов являются угнетенные и средние деревья по диаметру в пределах популяций (рис. 1).

Рассмотрим влияние температурного фактора на прирост каждой популяции (рис. 1, б).

Ольхонская популяция: температура мая отрицательно влияет на прирост угнетенных деревьев, а температура сентября положительно - на прирост крупных для этой популяции деревьев.

Мухоршибирская популяция: температура июня-июля сказалась отрицательно, а температура августа положительно на приросте угнетенных деревьев.

Саянская популяция: температура воздуха в сезон роста несущественно сказалась на радиальном приросте всех групп деревьев (коэффициент регрессии незначимый).

Большемуртинская популяция: температура июля отрицательно сказалась на радиальном приросте угнетенных по диаметру и крупных для этой популяции деревьев, а температура сентября положительно - на приросте всех трех групп деревьев.

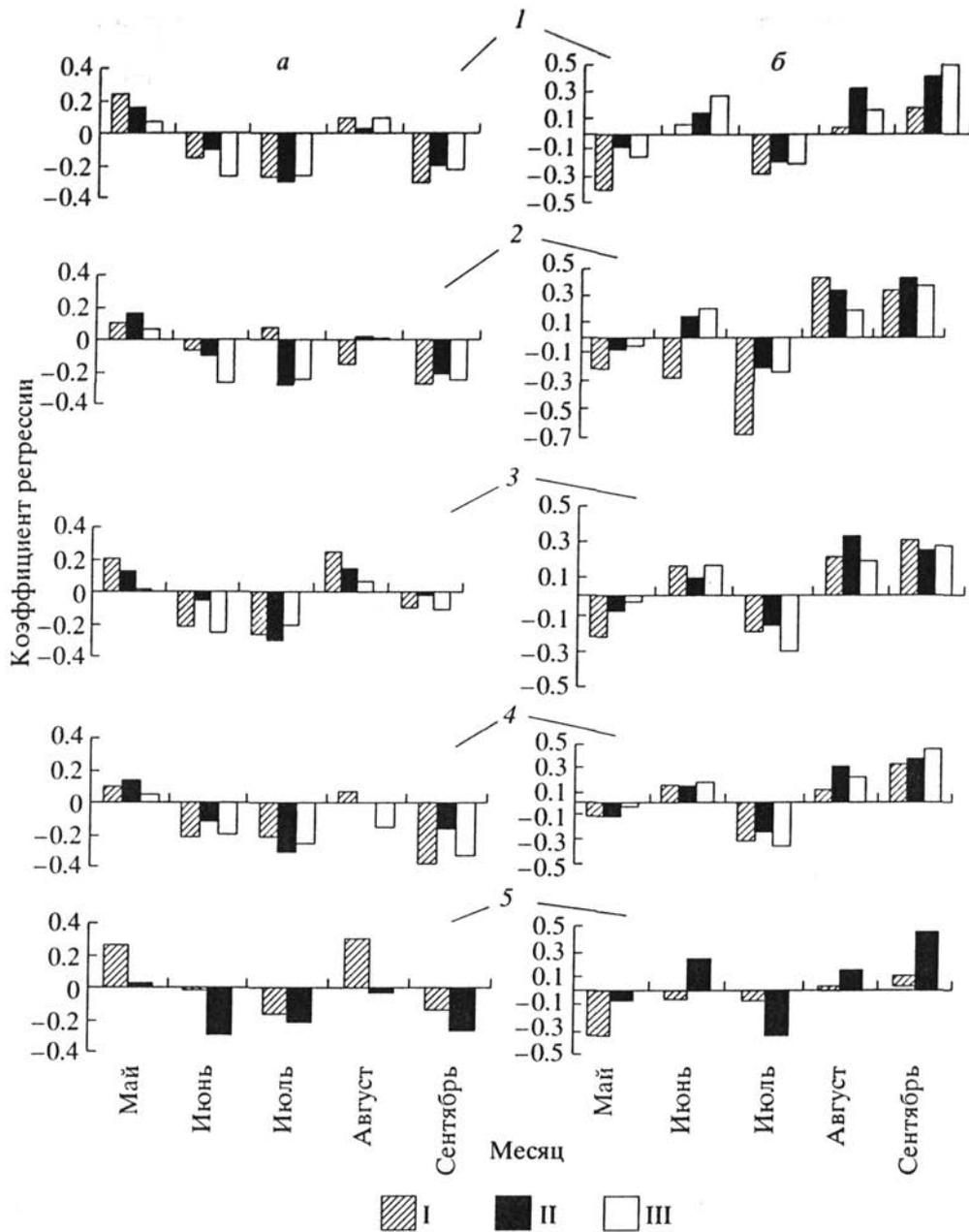


Рис. 1. Влияние осадков (а) и температуры (б) на индекс радиального прироста сосны обыкновенной в географических культурах популяций: 1 - Ольхонской, 2 - Мухошибирской; 3 - Саянской; 4 - Большемуртинской; 5 - Ленской. D - диаметр деревьев, см: I - угнетенные 0-8.0; II - средние 8.1-16.0; III - господствующие > 16.

Ленская популяция: температура мая отрицательно влияет на прирост угнетенных деревьев, а температура июля - на прирост средних по диаметру деревьев.

Таким образом, радиальный прирост угнетенных по диаметру деревьев у всех популяций наиболее чувствителен к весенне-летней температуре воздуха, а прирост средних и крупных по диаметру деревьев наиболее чувствителен к температуре конца сезона роста.

Относительно влияния фактора увлажнения на радиальный прирост деревьев, можно отме-

тить следующее (рис 1, а): для Большемуртинской популяции осадки в июле отрицательно влияют на все группы деревьев, а в сентябре неблагоприятно сказываются на угнетенных и крупных по диаметру деревьях. Для Ленской популяции наиболее чувствительными к осадкам в августе оказались угнетенные деревья. Влияние же осадков в середине сезона роста (июнь-июль) на радиальный прирост деревьев остальных популяций статистически незначимо.

В естественном насаждении на примере популяции пихты сибирской и ели сибирской в зависи-

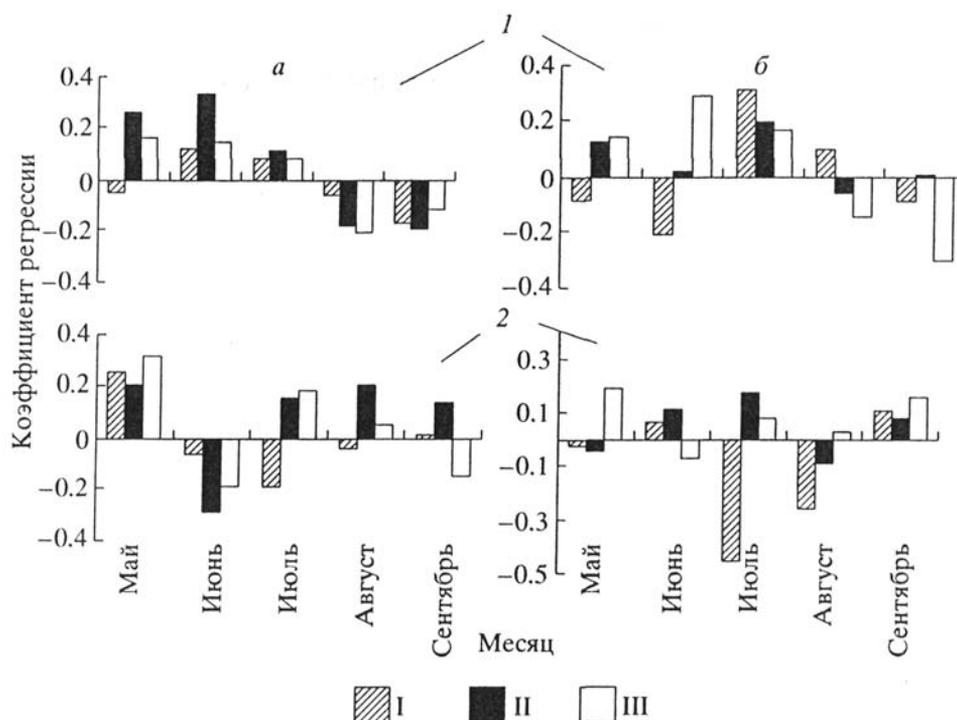


Рис. 2. Влияние осадков (а) к температуры (б) на индекс радиального прироста ели сибирской (1) и пихты сибирской (2). D - диаметр деревьев, см: I - угнетенные < 10; II - средние 11-19; III - господствующие > 20.

мости от условия роста в определенные периоды сезона вегетации температура и осадки по-разному сказываются на радиальном приросте разных групп деревьев. Однако необходимо отметить, что у деревьев ели сибирской наибольшая чувствительность к изменению погодных факторов проявляется у угнетенных и средних деревьев, а у пихты сибирской - у угнетенных и господствующих (рис. 2).

Для популяции пихты сибирской (рис. 2, б) температура июля и августа отрицательно влияет на прирост угнетенных по диаметру деревьев (коэффициент регрессии $R = -0.45$ и -0.27 соответственно). Влияние температуры воздуха на остальные группы деревьев статистически незначимо.

Наиболее чувствительными к влаге оказались угнетенные и господствующие деревья пихты сибирской. Так, увеличение количества осадков в июне способствует приросту по диаметру крупных деревьев ($R = 0.27$), в июле - приросту угнетенных ($R = 0.35$), а сентябре отрицательно сказывается на приросте крупных деревьев пихты ($R = -0.32$) (рис. 2, а).

Вероятно, угнетенные деревья пихты, имея слабо развитую корневую систему [3], испытывают стресс из-за сильной конкуренции за питательные элементы и влагу [5], а жаркий и сухой июль (равно как и жаркий август) еще более усугубляет стресс [11]. Поэтому увеличение количества среднемесячных осадков позитивно

сказывается на их радиальном росте, а повышенные среднемесячной июльской температуры - отрицательно, за счет повышенной транспирации.

Для популяции ели сибирской в начале сезона роста температура мая положительно влияет на прирост угнетенных и крупных деревьев ($R = 0.27-0.31$ соответственно), а июня отрицательно - на прирост средних по диаметру деревьев ($R = -0.28$) (рис. 2, б).

Наиболее чувствительными к влаге (в весенне-летний период) оказались деревья средней группы: осадки, накопленные с осени, благоприятно сказываются на приросте средних деревьев ($R = 0.28-0.32$) (рис. 2, а). При активизации ростовых процессов усиливается и транспирация, в результате чего деревья испытывают повышенную потребность в увлажнении.

По-видимому, повышенная температура мая вызывает быстрое таяние снега и поэтому ранее начинается сезон роста, активизируются процессы метаболизма в живых тканях и стартует формирование годичного кольца. Увеличение же средней июньской температуры только обостряет конкуренцию между средними и крупными по диаметру деревьями, усиливая потребность средних деревьев в воде и питательных веществах.

Во время интенсивного роста и сравнительно высокой транспирации увеличивается потребность в воде средних и крупных по диаметру деревьев как пихты, так и ели в естественном древес-

тое, что приводит к уменьшению влажности почвы и увеличивает конкуренцию за влагу.

Таким образом, анализ функций отклика радиального прироста позволяет заключить, что в течение сезона роста хвойные, растущие в разных климатических условиях (средняя тайга или лесостепь), реагируют на локальные внешние условия по-разному. Наблюдается сходство в реакции на температуру и осадки у групп угнетенных деревьев: приросты угнетенных деревьев как искусственных, так и естественных насаждений оказались наиболее чувствительными к изменению погодных условий в течение сезона роста. Увеличение фотосинтетической активности и фитомассы у господствующих деревьев при более высокой температуре приводит к тому, что мелкие деревья испытывают дефицит водного питания.

Необходимо также отметить, что дифференциация по росту обусловлена различным характером влияния факторов внешней среды на отдельные деревья при совместном произрастании. Однако причины возникновения гетерогенности могут быть различны. Вероятно, как в искусственно созданных насаждениях, выращиваемых с достаточно высокой плотностью и без проведения рубок ухода, так и в естественных насаждениях влияние на ход радиального роста деревьев оказывают индивидуальные наследственно обусловленные особенности роста каждой особи.

Заключение. В дендрохронологии при нивелировании такого фактора, как конкуренция объектами исследования служат отдельно стоящие деревья (как правило, доминантные), максимально чувствительные к воздействию климатических факторов. Метод выявления специфичности в реакции климатических факторов на изменчивость радиального прироста отдельных групп деревьев как в естественном, так и в искусственном насаждениях показал, что разные группы деревьев реагируют на погодные условия по-разному. Выявлено сходство в реакции на температуру и осадки у групп угнетенных деревьев: приросты угнетенных деревьев как искусственных, так и естественных насаждений оказались наиболее чувствительными к изменению погодных условий в течение сезона роста.

Применение дендрохронологического метода к изучению популяций независимо от их происхождения показало, что наиболее чувствительными к изменению погодных условий умеренной зоны являются угнетенные деревья.

Использование дендрохронологического метода позволяет выявить закономерности радиального роста у различных популяций искусственного и естественного происхождения с учетом особенностей структуры древостоев и погодных изменений комплекса факторов среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Арсеньева Т.В., Чавчавадзе Е.С.* Эколого-анатомические аспекты изменчивости древесины сосновых из промышленных районов европейского Севера. СПб.: Наука, 2001. 109 с.
2. *Ваганов Е.А., Мазепа В.С., Шиятов С.Г.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 244 с.
3. *Казимиров Н.И.* Ель. М.: Лесн. пром-сть, 1983. С. 200.
4. *Комин Г.Е.* Влияние климатических и фитоценологических факторов на прирост деревьев в древостоях // *Экология*. 1973. № 1. С. 74-83.
5. *Куркин К.А.* Фитоценологическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // *Ботан. журн.* 1984. Т. 69. № 4. С. 437-446.
6. *Маслаков Е.Л.* Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть. 1984. 168 с.
7. *Некрасов В.И.* Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 275 с.
8. *Сеннов С.Н.* Уход за лесом. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 126 с.
9. *Сукачев В.Н.* О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. // *Сообщ. Ин-та леса*. М.: Изд-во АН СССР, 1953. Вып. 1. С. 5-44.
10. *Шиятов С.Г.* Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
11. *Fischer D.G., Hart S.C., Whitham T.G., Martinsen G.D., Keim P.* Ecosystem implications of genetic variation in water-use of a dominant riparian tree // *Oecologia* 2004. V. 139. P. 288-297.
12. *Fritts H.C.* Tree-rings and climate. London; N.Y.; San Francisco: Acad. Press, 1976. 576 p.
13. *Schweingruber F.H.* Tree ring: Basics and applications of dendrochronology. Dordrecht: Reidel. Publ., 1988. 276 p.

The Use of Dendrochronological Method for Studies of Specific Growth Features in Natural and Artificial Forest Stands

A. V. Ben'kova, V. V. Tarasova, and A. V. Shashkin

The division of trees of one age category into groups according to the rate of radial increment characterizes a pattern of changes in heterogeneity of any population during its life in both natural and artificial stands through a response of different tree groups to weather conditions. The use of tree ring width for studying the heterogeneity of a stand is prospective when analyzing the dynamics of growth and differentiation of coniferous populations.