

# СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ В ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

**Н.И. Ставрова**

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург  
nata@AS7542.spb.edu

Исследованиями последних десятилетий убедительно доказана обособленность популяционного подхода при изучении структурной организации и динамики растительности. Разнообразие особей в ценотических популяциях по возрасту, размерным параметрам, стадиям онтогенеза, категориям жизненного состояния, а также неидентичность отдельных популяций одного вида в разных экологических условиях в сообществах разных типов и разной степени нарушенности являются базовыми формами биологического разнообразия.

Большой интерес представляет вопрос о закономерностях изменения структуры популяций в процессе восстановительных сукцессий после различных внешних воздействий. Эти исследования создают основу для выявления эколого-фитоценологических особенностей видов и их конкурентоспособности в разных по составу и структуре сообществах, позволяют установить динамику их включения в состав фитоценозов, механизмы самоподдержания, характер внутривидового взаимодействия особей на разных этапах сукцессии. Естественно, что для лесных сообществ особую актуальность имеет исследование структуры популяций древесных растений, являющихся основными ценозообразователями.

Несмотря на то что эта проблема затрагивается в целом ряде отечественных и зарубежных исследований, сведения о структуре популяций древесных растений пока еще очень неполны.

Исследование возрастной структуры по сравнению с размерной, онтогенетической и виталитетной отличается значительными методическими трудностями, в связи с чем этот аспект структурной организации популяций остается наименее изученным. Большую ценность представляют исследования, характеризующие возрастную структуру популяций основных ценозообразователей в субклимаксовых и климаксовых лесах (Корчагин, 1956; Карпов и др., 1983; Зябченко, 1984; Дыренков, 1984; Steijlen, Zackrisson, 1977; Morneau, Payette, 1989; Ågren, Zackrisson, 1990; Пугачевский, 1992; Trefer, 1992; Hönberg et al., 1995; Волков, 1999). В то же время существенным недостатком многих работ является то, что в них не учитываются или не включаются в общее возрастное распределение особи с малыми размерами – высотой менее 0,1–0,2 м или менее 1,3 м (Steijlen, Zackrisson, 1987; Kuuluvainen et al., 2002). Следует особо

подчеркнуть крайнюю ограниченность информации об изменении возрастной структуры популяций древесных растений в зависимости от давности нарушения лесных сообществ (Morneau, Payette, 1989; Пугачевский, 1992; Trefer, 1992).

В связи с этим предполагается рассмотреть следующие основные вопросы:

1. Некоторые методические принципы сбора данных для изучения возрастной структуры популяций древесных растений.

2. Основные типы возрастных распределений особей в популяциях древесных растений.

3. Особенности возрастной структуры популяций древесных растений на разных этапах восстановления после пожаров на примере *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Ehrh. в северотаежных лесах.

### **Принципы сбора данных для изучения структуры популяций древесных растений**

1. Объем выборки, т.е. число особей популяции, у которых устанавливается возраст. Выборка должна включать не менее 100–200 особей в сообществах, находящихся на ранних стадиях сукцессий и до 400 особей – на поздних стадиях.

2. Размер пробной площади. Оптимальный размер определяется с целью обеспечения минимального необходимого объема выборки. Для северотаежных лесов в наших исследованиях площадь составляла в среднем от 0,1 до 0,2 га в зависимости от плотности особей в древесном ярусе и пологе подроста и возобновления, которая поддается примерной визуальной оценке. На начальных стадиях послепожарного восстановления плотность популяций очень высокая, диапазон возраста особей узкий, поэтому площадь, необходимая для выявления структуры, может быть меньше указанной.

3. Учет особей. В пределах пробной площади по квадратам, оптимальный размер которых составляет 5 x 5 м, проводится учет всех особей древесных растений, высота которых превышает высоту травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Учет особей меньшей высоты, которые могут быть пропущены при обычном визуальном осмотре, проводится на специально закладываемых площадках. Оптимальный размер площадок – 1 x 1 м. Количество площадок – не менее 60. В выборку включаются все особи от 1 года и старше. Это необходимое условие получения надежных данных о возрастной структуре и состоянии популяции.

4. Прямое определение возраста, в наибольшей степени соответствующего истинному биологическому возрасту. Предпочтительно на основе данных кернов, спилов или срезов, взятых на уровне корневой шейки или

близко от нее. В реальных условиях на пробных площадях для особей в составе древостоя и подроста – на уровне поверхности подстилки. Для особей небольшого размера и возраста возможным способом является подсчет числа следов почечных чешуй на поверхности ствола от корневой шейки, расположенной, как правило, в слое подстилки, до вершины.

5. Применение калибровочных кривых для оценки возраста при невозможности его прямого определения. Возможно использование кривых связи между возрастом, определенным на высоте 1,3 м и на уровне подстилки, а для подроста и возобновления между диаметром основания ствола и возрастом. В последнем случае осуществляется срезка модельных экземпляров за пределами постоянной пробной площади. Калибровочные кривые не могут быть универсальными для вида в данном районе и строятся для каждой исследуемой популяции отдельно.

### **Основные типы возрастных распределений особей в популяциях древесных растений**

Изучение возрастных распределений особей в популяциях разных видов древесных растений в лесных сообществах, имеющих разную давность нарушения, показывает, что на основе ряда параметров распределений (диапазона возраста, степени дискретности, величин асимметрии и эксцесса) среди них могут быть выделены несколько главных типов.

В результате анализа возрастных распределений сосны обыкновенной, ели сибирской и березы пушистой в лесных сообществах на территории Кольского полуострова была разработана классификация типов возрастной структуры. Базовым признаком для типизации возрастных распределений был выбран диапазон возраста особей. На основе сопоставления диапазона возраста в конкретных популяциях ( $A$ ) со средним максимальным возрастом ели и березы в условиях региона (соответственно 320 и 240 лет) были выделены 4 основных класса распределений: 1) узкого диапазона ( $A < 0,15 A_{\max}$ ) – условно одновозрастные; 2) значительно суженного диапазона ( $0,5 > A > 0,15 A_{\max}$ ) – слабо разновозрастные; 3) умеренно суженного диапазона ( $0,85 > A > 0,5 A_{\max}$ ) – умеренно разновозрастные; 4) нормального диапазона ( $A > 0,85 A_{\max}$ ) – абсолютно разновозрастные.

В пределах классов в соответствии со значениями коэффициента асимметрии и эксцесса распределений различались 4 основных типа:

- тип «А» – унимодальные положительно асимметричные с доминированием особей самых младших классов возраста;
- тип «В» – унимодальные отрицательно асимметричные с доминированием особей старших классов возраста;

- тип «С» – унимодальные симметричные с доминированием особей средних возрастных классов;
- тип «D» – бимодальные симметричные с доминированием особей крайних возрастных классов.

По степени дискретности распределений в пределах типов выделялись три подтипа:

- резко дискретные с разрывом непрерывного возрастного ряда, составляющим более 6–10-летних классов возраста;
- умеренно дискретные с разрывом, составляющим от 3- до 6–10-летних классов возраста;
- условно непрерывные с разрывами, составляющими менее 3–10-летних классов возраста.

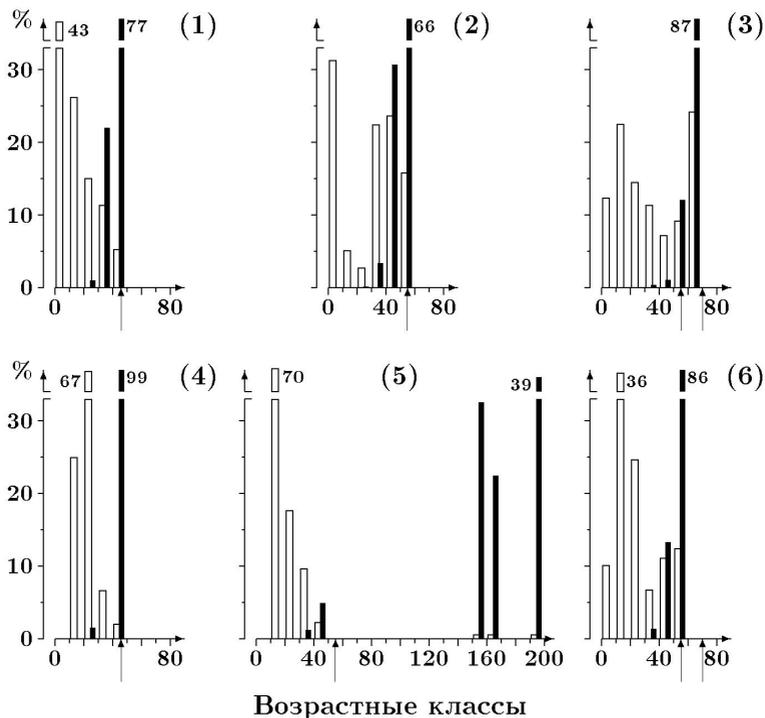
### **Особенности возрастной структуры популяций древесных растений на разных этапах формирования после пожаров на примере ели сибирской и березы пушистой в северотаежных лесах**

На территории Кольского полуострова в лесных сообществах, относящихся к типу ельников зеленомошных и имеющих давность пожара от 45 до > 400 лет, в популяциях основных ценозообразующих видов – ели сибирской и березы пушистой – было выявлено 6 типов и 9 подтипов возрастной структуры: 2А – непрерывные; 2D – непрерывные; 3А – резко дискретные; 3В – умеренно дискретные и непрерывные; 3D – умеренно дискретные и непрерывные; 4А – умеренно дискретные и непрерывные.

Типы возрастных распределений закономерно сменяются в процессе восстановительных послепожарных сукцессий. На основе анализа закономерностей этих смен можно выделить 3 главные стадии послепожарной динамики популяций.

**I стадия.** Отличительный структурный признак стадии: узкий или значительно суженный возрастной диапазон или резкая дискретность возрастного ряда и последовательное возрастание плотности особей от старших возрастных классов к младшим. Такие распределения, относящиеся к типам 1А и 2А (непрерывные) и 3А (резко дискретные), были зарегистрированы для березы в березовых лесах с давностью пожара 45 лет (рис. 1: 1) и ели – в лесах с давностью пожара 45 и 52 года (рис. 1: 4, 5).

Характер возрастной структуры свидетельствует о свободном развитии возобновительного процесса. Факторами, благоприятствующими появлению и выживанию новых поколений древесных растений семенного и вегетативного происхождения, являются: небольшая толщина лесной подстилки, низкое покрытие мохового яруса, высокая освещенность на гари, слабая внутри- и межпопуляционная корневая



**Рис. 1. Возрастная структура популяций березы пушистой (1–3) и ели сибирской (4–6) в лесных сообществах с давностью пожара 45–55 лет. Светлые столбики – плотность особей, черные столбики – запас древесины. Стрелками указана давность пожара**

конкуренция древесных растений. Анализ возрастных распределений свидетельствует о том, что возобновление березы начинается сразу после пожара, возобновление ели – или одновременно с березой или на несколько лет позже. В некоторых случаях регистрируется существенное запаздывание начала семенного возобновления ели (до 5 десятилетий после пожара) в связи с отсутствием достаточно близко расположенных источников семян при обширных пожарах на территориях, удаленных от речных долин и влажных понижений. Необходимость близости таких местообитаний, обеспечивающих выживание деревьев ели, связана с высокой повреждаемостью и практически полной гибелью особей этого вида и других видов ели (Zackrisson, 1977) во время пожаров в северных лесах. В отличие от

ели часть особей березы сохраняет жизнеспособность после пожара, что гарантирует наличие источников семян.

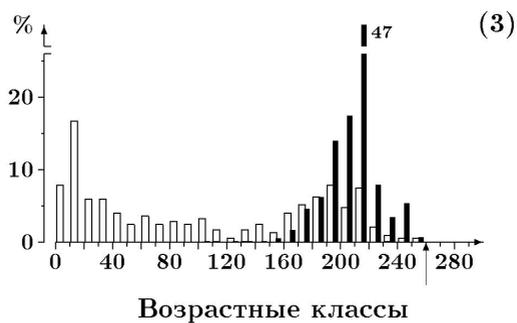
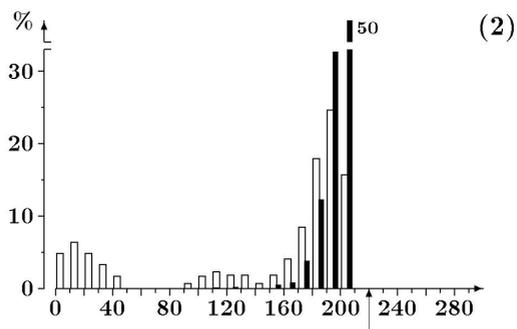
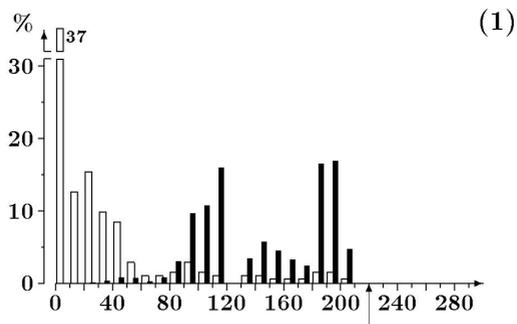
Как показывает анализ распределения запаса древесины, в популяциях березы только особи, появившиеся в первые два десятилетия после пожара в дальнейшем входят в состав древесного яруса березовых лесов. Основу первого послепожарного древостоя еловых лесов (более 80% запаса) также формируют особи очень узкого возрастного диапазона, составляющего 2–3 десятилетия.

**II стадия.** На этой стадии возрастные распределения отличаются значительно или умеренно суженным диапазоном. Характерной особенностью структуры является доминирование особей старших (типы 2В и 3В) или старших и самых младших возрастных классов (типы 2D и 3D).

В популяциях березы пушистой в условиях северной тайги бимодальные возрастные распределения формируются уже через 50–55 лет после пожара (рис. 1: 2, 3). Популяции этого вида продолжают пополняться молодыми особями вегетативного происхождения, имеющими высокую численность. Однако продолжительность жизни значительной их части составляет от 10 до 30 лет, что обусловлено высокой внутриклоновой конкуренцией за свет, влагу и элементы питания. Эти процессы приводят к преобладанию в составе популяции особей крайних возрастных групп, которое поддерживается до начала возрастного распада послепожарного березового древостоя (примерно до 100–150 лет после пожара).

В популяциях ели – вида, отличающегося преимущественно семенным возобновлением, после краткой переходной стадии с центрально-симметричными унимодальными распределениями типа 2С (рис. 1: 6), формируются отрицательно асимметричные распределения типа 3В (рис. 2: 2).

Механизм формирования таких распределений связан с резко выраженным спадом активности семенного возобновления и жестким подавлением роста и выживаемости немногочисленного подроста особями первых послепожарных поколений, формирующих древесный ярус. Семенное возобновление в сообществах с высокой плотностью популяций березы лимитируется уже на стадии прорастания семян и укоренения проростков из-за большого объема листового опада. При более низкой плотности березы семенное возобновление ограничивает высокое проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, в составе которого велика доля участия травянистых растений и злаков. В дальнейшем после перехода к доминированию в древесном ярусе ели лимитирующую роль играют высокий и плотный моховый покров, покрытие которого в еловых лесах восстанавливается примерно через 150 лет после пожара (Баккал, Горшков, 2006), и увеличение толщины лесной подстилки.



Возрастные классы

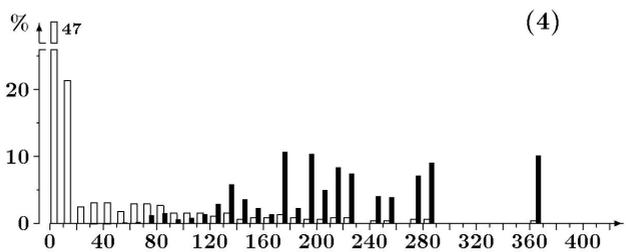
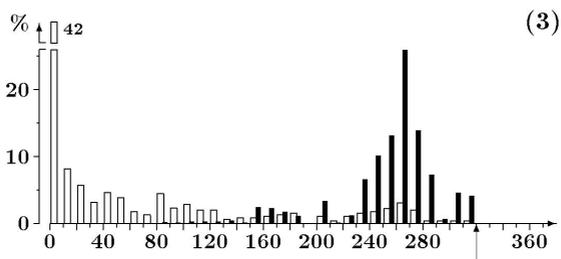
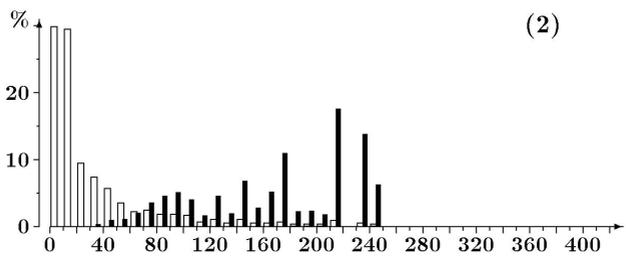
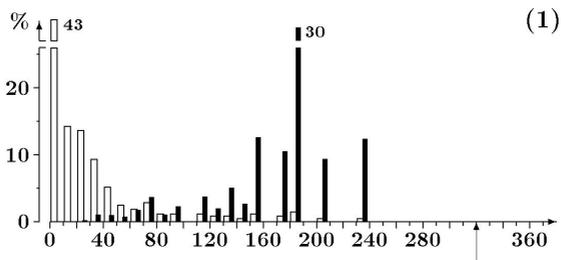
Рис. 2. Возрастная структура популяций березы пушистой (1) и ели сибирской (2, 3) в лесных сообществах с давностью пожара 220–260 лет. Обозначения те же, что на рис. 1.

Вместе с тем восстановление мохового покрова и лесной подстилки создает условия для вегетативного возобновления ели. Это явление хорошо известно для крайне северных популяций *Picea* (Mogneau, Payette, 1989; Kuuluvainen, 1994). Вегетативное возобновление осуществляется за счет укоренения низкоопущенных нижних ветвей при редком расположении деревьев. Этот процесс приводит к преобразованию отрицательно асимметричных возрастных распределений ели в полярно-бимодальные типа 3D (рис. 2: 3) в интервале от 200 до 250 лет после пожара. В условиях южной тайги при отсутствии сомкнутого мохового покрова формирование бимодальных возрастных распределений за счет семенного возобновления в популяциях *Picea abies* Karst. регистрируется через 90–100 лет после пожара (Рубцов и др., 2000).

**III стадия.** Для этой стадии характерен единый тип возрастной структуры популяций (4A). Возрастные распределения отличаются полным диапазоном, непрерывностью и резко выраженной положительной асимметрией с близким к экспоненциальному убыванию плотности особей по мере увеличения возраста. Механизм формирования этого типа структуры связан с постепенным распадом послепожарных условно одновозрастных древостоев.

В северных популяциях березы пушистой распад первых послепожарных поколений приводит к повышению доли молодых особей вегетативного происхождения в возрасте до 30 лет и формированию левосторонней асимметрии возрастных распределений примерно через 150–200 лет после пожара (рис. 2: 1; рис. 3: 1, 2).

Единичный и групповой вывал и слом наиболее старых и ослабленных деревьев ели из первых послепожарных поколений способствуют постепенному увеличению площади местообитаний, благоприятных для прорастания семян и выживания всходов и подроста древесных растений – ветровальных комплексов и разлагающихся стволов. В результате в составе популяций этого вида за счет семенного и вегетативного возобновления так же, как и в популяциях березы, возрастает численность и суммарная доля (до 60–75%) особей младших возрастных групп. Формирование окон в верхнем пологе древостоя и корнеобитаемом слое почвы создает условия для успешного роста и постепенного включения молодых особей в полог подроста и древостой (Kuuluvainen, 1994). Результаты исследований, проведенных в северо-таежных лесных сообществах на территории Кольского полуострова, показывают, что формирование возрастной структуры типа 4A в популяциях ели (рис. 3: 3, 4) занимает гораздо больший промежуток времени, чем в популяциях березы, – примерно 300 лет.



Возрастные классы

Рис. 3. Возрастная структура популяций березы пушистой (1, 2) и ели сибирской (3, 4) в лесных сообществах с давностью пожара 320 и более 400 лет. Обозначения те же, что на рис. 1

Восстановление выровненного возрастного распределения запаса древесины, рассматриваемого в лесоведении как признак абсолютной разновозрастности древостоя, в популяциях ели занимает не менее 400 лет после пожара (рис. 3: 4). В популяциях березы относительная выровненность распределения запаса древесины достоверно регистрируется через 200 лет в сообществах со значительным (более 20%) участием особей этого вида в составе древесного яруса (см. рис. 2: 1). При меньшей доле березы и дискретности возрастного распределения особей (при учете на площади 0,1–0,2 га), распределение запаса древесины может отличаться неравномерностью даже при давности пожара более 250 лет (рис. 3: 1).

Рассматриваемый тип возрастной структуры отражает состояние, при котором восстанавливается и поддерживается стабильный баланс между появлением и отмиранием особей, что является необходимым условием устойчивости популяций во времени и пространстве (Корчагин, 1956; Дыренков, 1984; Hörnberg et al., 1995). Популяции, имеющие возрастную структуру такого типа, предлагается называть «стационарными» в отличие от популяций с иными типами возрастной структуры, не завершивших процесс восстановления и являющихся нестационарными, т.е. направленно изменяющимися во времени.

Предложенная схема последовательной смены типов возрастной структуры популяций подтверждается имеющимися в литературе данными для различных видов древесных растений в разных регионах бореальной зоны. Время наступления и продолжительность стадий послепожарного восстановления, некоторые индивидуальные особенности возрастных распределений могут варьировать в зависимости от биологических и экологических особенностей видов древесных растений (скорости роста, преобладающего типа возобновления, пожароустойчивости, требовательности к световым условиям), почвенно-климатических условий региона, флуктуаций климатических показателей. Однако общий принцип послепожарной динамики и тип возрастной структуры, формирующийся на заключительном этапе восстановления популяций, для разных видов древесных растений в пределах бореальной зоны остается единым. Это свидетельствует о фундаментальном характере выявленных закономерностей.

## ЛИТЕРАТУРА

*Баккал И.Ю., Горшков В.В.* Послепожарное восстановление напочвенного покрова еловых лесов Кольского полуострова // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. Саратов, 2006. Вып 5. С. 74–77.

*Волков А.Д.* Сравнительная оценка экологической роли и биологической специфики коренных и производных лесов северо-запада таежной зоны Европы

// Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения. Петрозаводск, 1999. С. 9–16.

*Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л., 1984. 174 с.

*Зябченко С.С.* Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 247 с.

*Карпов В.Г., А.В. Пугачевский, П.П. Трескин.* Возрастная структура популяций и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С.35–62.

*Корчагин А.А.* Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы (их строение и возобновление) // Учен. зап. ЛГУ. 1956. № 213. Сер. геогр. наук. Вып. 11. С. 111–239

*Пугачевский А.В.* Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск, 1992. 205 с.

*Рубцов М.В., Дерюгин А.А., Никитин А.П.* Возрастная структура популяций ели под пологом березняков южной тайги // Лесоведение. 2000. № 4.С. 28–34.

*Ågren J., Zackrisson O.* Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden // J. Ecol. 1990. Vol.78. P. 1049–1062.

*Hörnberg G., Ohlson M., Zackrisson O.* Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests // J. Veg. Sci. 1995. Vol. 6. P. 291–298.

*Morneau C.S., Payette S.* Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec // Can. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2770–2782.

*Kuuluvainen T.* 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forest in Finland: a review // Ann. Zool. Fenn. Vol. 31. P. 35–51.

*Steijlen I., Zackrisson O.* Long-term regeneration dynamics and successional trends in northern Swedish coniferous forest stand // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 839–848.

*Treter U.* Entwicklung der Vegetation und Bestandsstruktur auf Waldbrandflächen des Flenchten-Fichten-Waldlandes in Zentral-Labrador. Kanada // Die Erde. 1992. Bd. 123. S. 235–250.

*Zackrisson O.* Influence of forest fires on the North Swedish boreal forests // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 22–32.