

УДК 502.211:582.632.1:630*165.3(1-751)

Н. Н. Николаева, В. В. Воробьев
Институт леса Карельского НЦ РАН

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И СТРУКТУРА ГЕНЕТИЧЕСКОГО РЕЗЕРВАТА КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ (НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК «СЕБЕЖСКИЙ», ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Аннотация

По результатам инвентаризации генетического резервата карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahti) на территории национального парка «Себежский» (Псковская область) в 2015 году была подготовлена база данных и создана интерактивная карта. Изученная ценопопуляция карельской березы характеризуется неполным возрастным и правосторонним онтогенетическим спектром. По результатам классификации «дельта-омега» тип популяции определен как «стареющая». Требуется продолжить мониторинг динамики качества структуры ценопопуляции карельской березы для своевременного применения необходимых мер по ее сохранению и развитию.

Ключевые слова:

карельская береза, генетический резерват, онтогенетический спектр

N. N. Nikolaeva, V. V. Vorobiev

THE MODERN CONDITION AND STRUCTURE OF KARELIAN BIRCH GENETIC RESERVE (NATIONAL PARK “SEBEZHISKY”, PSKOV REGION)

Abstract

Interactive map and database of Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahti) in genetic reserve located at National park «Sebezhsky» were prepared as result of inventory work. On the base of study of the demographic structure the coenopopulation is characterized by right-side ontogenetic spectrum and incomplete age spectrum. According to the “delta-omega” classification, the coenopopulation is defined as «aging». It is necessary to monitor the dynamics of the Karelian birch coenopopulation composition in the genetic reserve and carry out the necessary work to preserve and develop this population.

Keywords:

Karelian birch, genetic reserve, ontogenetic spectrum

Введение

В настоящее время, на фоне постоянно растущего антропогенного влияния, необходим мониторинг сокращения, сохранения или увеличения популяций редких и хозяйственно ценных видов. Карельская береза (*Betula pendula* var. *carelica* (Merckl.) Hämet-Ahti) является одним из редких растений РФ, которое ценится за высоко-декоративную аномальную по строению древесину (Novitskaya et al., 2016a,b). Применительно к карельской березе можно говорить о диффузной форме редкости (Злобин и др., 2013): ареал вида обширен, но в его границах встречается редко и со стабильно малой численностью, поэтому природные популяции карельской березы крайне малочисленны и нуждаются в охране и изучении (Соколов, 1950). На территории национального парка (НП) «Себежский» в 1998 г. был создан генетический резерват карельской березы на площади 29 га. В ходе инвентаризации 2015 года

был собран большой объем данных с целью выявления процессов, определяющих динамику развития данной популяции. Наша цель заключалась в анализе современного состояния и структуры резервата карельской березы на территории НП «Себежский», структурировании (создание базы данных) и визуализации (подготовка карт-схем и интерактивной карты) полученных данных.

Материалы и методы

Работы по инвентаризации генетического резервата выполнены маршрутным методом. С помощью GPS-приемников Garmin eTrex Legend Cx в системе координат WGS-84 проведены записи координат местонахождений всех деревьев карельской березы на территории резервата. Для переноса и обработки данных использована прилагавшаяся к приемнику программа Mapsource. Данные многократных измерений, полученные с помощью 3-х приемников в разное время суток, были усреднены, точность определения в итоге оказалась равной трем метрам.

Все учтенные деревья карельской березы промаркированы и пронумерованы. Популяционную плотность растений (D) рассчитывали по формуле $D = N/P$, где N — число растений карельской березы, P — площадь резервата. Категория жизненного состояния растений устанавливалась на основе комплекса индикаторных признаков, характеризующих состояние кроны (протяженность живой части, радиус, доля сухих ветвей): «жизнеспособные» — здоровые растения; «ослабленные» — разреженная структура и меньшая протяженность кроны с остатками отмерших крупных сучьев по стволу; «угнетенные» — наличие на стволе дереворазрушающих грибов, повреждений ствола (морозобоины, затески), крона состоит из нескольких крупных ветвей, плохая очищаемость от сучьев, в базальной части ствола из спящих почек появляются новые побеги, но довольно ослабленные. Высоту растений (H) измеряли с использованием высотомера Suunto PM-5/1520 PC, диаметр в основании ствола (D_0) и на высоте 1.3 м ($D_{1,3}$) определяли в двух перпендикулярных направлениях с помощью мерной вилки Haglof. В случае многоствольного растения последовательно измеряли высоту начала развилки, диаметр $D_{1,3}$ у всех стволов и общий D_0 . Радиус кроны учитывали как длину линии от ствола до точки окончания проекции кроны в четырех направлениях по сторонам света (север, юг, запад, восток), используя лазерный дальномер Bosch. За нижний край живой кроны принимали место, где начиналась компактная живая крона, при этом не учитывались растущие отдельно небольшие ветви или «волчки» (побеги), вырастающие на стволе под кроной. Возраст растений принимали равным значению, определенному в 1997 г., плюс 17 лет. Для контроля возраста на высоте 1,3 м возрастным буровом отбирали керны из стволов пяти растений.

Для определения возрастных состояний руководствовались методикой Т. А. Работнова (1950), базовый возрастной спектр популяции строили согласно рекомендациям Работнова (1950) и А. А. Уранова (1975). При расчете энергетической эффективности популяции и определении индекса возрастности использовали показатели возрастности по Уранову (1975) и эффективности по Л. А. Животовскому (2001). Тип популяции определяли на основе критерия максимума возрастного распределения определялся по Л. А. Жуковой и И. М. Ермаковой (1967).

Кроме того, фиксировали форму рельефа поверхности ствола (Николаева, 2014), количество вершин, отклонение ствола от вертикальной оси, наличие и обилие мужских сережек (по следующей системе баллов: 4 балла — большинство ветвей кроны заканчиваются мужскими сережками, 3 — около 1/2 ветвей заканчиваются мужскими сережками, 2 — менее 50 штук на крону, 1 — единично, 0 — мужские сережки отсутствуют), наличие лишайников, мхов и протяженность занятой ими поверхности ствола. Отмечали наличие и количество капов, сувелей, механических повреждений, морозобойных трещин, дереворазрушающих грибов. Отдельно фиксировали характеристики коры (цвет, тип трещиноватости, протяженность трещин по стволу) (Николаева, Воробьев, 2016).

Каждое дерево карельской березы было сфотографировано с нивелирной рейкой для масштаба и удобства идентификации нужного растения.

Результаты и обсуждение.

Численность и возрастная структура ценопопуляции. На момент выделения генетического резервата карельской березы на территории НП «Себежский» в 1998 году количество деревьев карельской березы, идентифицированных как «узорчатые» (с аномальной по строению древесины), равнялось 611 стволам; популяционная плотность составила 21 растение/га. Возраст деревьев варьировал от 10 до 80 лет, средний возраст оценивался в 36.5 ± 0.7 лет.

В семенном потомстве узорчатой карельской березы при свободном опылении доля особей, способных формировать узорчатую древесину, составляет 6–10% (Любавская, 2006), остальные растения внешне неотличимы от растений типовой разновидности березы повислой. До момента проявления внешних морфологических признаков, которые свидетельствуют о формировании узорчатой древесины, сложно сделать однозначный вывод о принадлежности конкретного растения к варианту карельская береза. Начало формирования узорчатой древесины в значительной степени определяется световым режимом и почвенно-гидрологическими условиями.

Возрастная структура (календарный возраст и возрастное состояние особей) представляет собой один из существенных признаков популяции, она обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость (Заугольнова, Смирнова, 1978). С 1998 по 2015 гг. произошло сокращение ценопопуляции от первоначального количества на 32 %: по результатам инвентаризации 2015 г. были идентифицированы как «живые» 418 деревьев и как «списанные» — 193 растения. Под «списанными» понимаются растения, утерянные в результате браконьерских рубок, ветровалов, снеголомов, пораженные дереворазрушающими грибами и погрызенные бобрами. Средний возраст растений в 2015 г. составил 55.5 ± 0.9 лет, в возрастной структуре имеется значительная правосторонняя асимметрия (табл., рис. 1).

Согласно классификации по спектрам возрастного состава, данная ценопопуляция может быть отнесена к нормальным, так как способна к самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем и не зависит от заноса зачатков извне, характеризуется одновершинным онтогенетическим спектром, в котором максимум располагается в генеративной части (g_3), что объясняет высокую силу энергетической нагрузки (дельта $\Delta=0.68$) и высокую среднюю энергетическую эффективность (омега $\omega=0.82$). Объединение в таблице данных

таксационных измерений в две выборки (группа до 40 лет — период интенсивного формирования узорчатой древесины и старше 40 лет — этап затухания ростовых процессов) условно, так как физиологическая активность растения зависит от многих факторов (конкуренция с окружающими растениями за питательные вещества, освещенность, плодородие почвы и гидрологический режим, комплекс климатических факторов, механические и биологические повреждения и т. д.).

Средние значения морфометрических показателей растений карельской березы в генетическом резервате НП «Себежский» в 2015 году

Возраст	Нраст., %	Возраст, лет	Ср.Д ₀ , см	Ср.Д _{1,3} , см	Высота, м	Нвер., шт.	Нкр., м	Радиус кроны, м			
								С	В	Ю	З
Среднее для популяции		55.5 ±0.9	56.5 ±2.8	27.4 ±0.5	18.8 ±0.2	2.5 ±0.1	7.8 ±0.1	3.5 ±0.1	3.4 ±0.1	3.5 ±0.1	3.4 ±0.1
До 40 лет	26.8	34.9 ±0.2	31.8 ±2.5	20.4 ±0.5	17.2 ±0.4	2.4 ±0.1	7.7 ±0.2	2.6 ±0.2	2.7 ±0.2	3.0 ±0.2	2.6 ±0.2
40-100 лет	73.2	63.0 ±0.9	58.1 ±2.9	30.10 ±0.6	19.3 ±0.3	2.6 ±0.1	7.9 ±0.1	3.9 ±0.1	3.6 ±0.1	3.7 ±0.1	3.7 ±0.1

Примечание. Нраст. – количество растений, Ср.Д₀ – средний диаметр в основании ствола, Ср.Д_{1,3} – средний диаметр на высоте 1.3 м, Нвер. – количество вершин, Нкр. – высота начала кроны, С – север, В – восток, Ю – юг, З – запад.

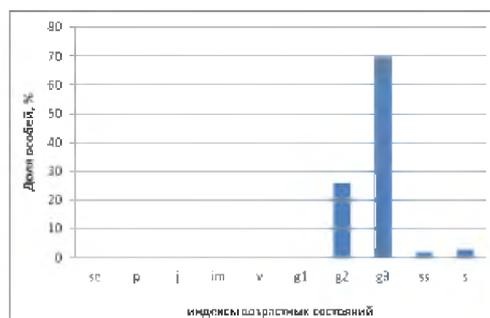


Рис. 1. А – возрастная структура, Б – онтогенетический базовый спектр карельской березы в генетическом резервате НП «Себежский» в 2015 году

Популяционная (физическая) плотность снизилась до 14.4 растений/га и эффективная плотность составила 11.8 растений/га. Преобладание особей зрелого генеративного возраста, наиболее активно потребляющих ресурсы среды, объясняет небольшой разрыв между экологической и физической плотностями.

Отсутствие молодых (виргинильных) особей в возрасте до 35 лет свидетельствует о подавлении процесса возобновления. Размер популяции редких видов является одним из важнейших ее показателей (Leimu, 2006), влияющих на устойчивость. Вместе с тем, большое значение имеет степень процветания или угнетения (жизненность) особей. В изучаемой ценопопуляции

жизнеспособные растения составили 23.9 %, преобладали растения ослабленные и угнетенные: 24.6 и 51.5 %, соответственно.

Отмеченное уменьшение ценопопуляции карельской березы в генетическом резервате было вызвано целым рядом причин (рисков): фитопопуляционными (особенности репродукции и выживание всходов и проростков), ценоотическими (межвидовая конкуренция) и антропогенными (браконьерские рубки). По результатам анализа на весну 2015 г. изучаемая ценопопуляция карельской березы характеризуется популяционной плотностью 14.4 растений/га, неполным онтогенетическим спектром, высоким процентом ослабленных и угнетенных растений и относится к типу «стареющая» по классификации «дельта-омега».

Многолетние исследования посевных качеств семян показали тесную зависимость технической и абсолютной всхожести от биологии цветения, характера опыления и плодоношения карельской березы (Любавская, 2006). Семена карельской березы от свободного опыления, собранные отдельно с деревьев разного возраста в естественных насаждениях разного состава в Карелии и Республике Беларусь, имели сильно варьирующую техническую всхожесть — от 10–15 до 50–60 %. Проведенные А. Я. Любавской (2006) опыты по искусственному опылению молодых деревьев карельской березы пылью старых деревьев березы повислой показали, что в гибридном потомстве доминируют признаки опылителя. Существенное значение имеет тот факт, что у карельской березы наблюдается явление протандрии, когда в пределах одного и того же дерева мужские сережки созревают на 3–4 дня раньше женских. Так как на молодых генеративных деревьях больше женских сережек (Любавская, 2006), а на старых генеративных увеличивается число мужских сережек, что подтверждается полученными нами данными (рис. 2), при осветлении участков с компактным расположением деревьев карельской березы следует начинать с вырубки старых деревьев березы повислой и пушистой, что будет способствовать повышению процента выхода в потомстве особей с узорчатой древесиной.

Обследование резервата проводилось ранней весной 2015 г. и для объективной оценки был доступен только показатель «наличие мужских сережек в кроне». Обращает на себя внимание высокий процент растений карельской березы во всех возрастных группах, у которых отмечено формирование мужских генеративных органов (рис. 2, А). В целом по популяции полное отсутствие сформированных мужских сережек зафиксировано у 30 % растений, тогда как из остальных 70 % деревьев у 22 % и 29 % среднее и обильное количество, соответственно. Единичные мужские сережки отмечены у 13 % деревьев и редкие у 6 %. У растений 35, 45 и 50 лет выше процент особей, вообще не сформировавших мужские сережки, чем в среднем по популяции, тогда как у растений старше 80 лет отмечен высокий процент деревьев с обильным цветением (рис. 2, А). Учитывая, что плодоношение у берез начинается в возрасте 10 (иногда 4–6) лет, имеются перерывы в 1–3 года между годами с обильным плодоношением (Любавская, 2006) и минимальный возраст растений карельской березы в данной ценопопуляции составляет 35 лет (рис. 1), мы полагаем, что большинство учтенных нами растений находятся в генеративном периоде онтогенеза.

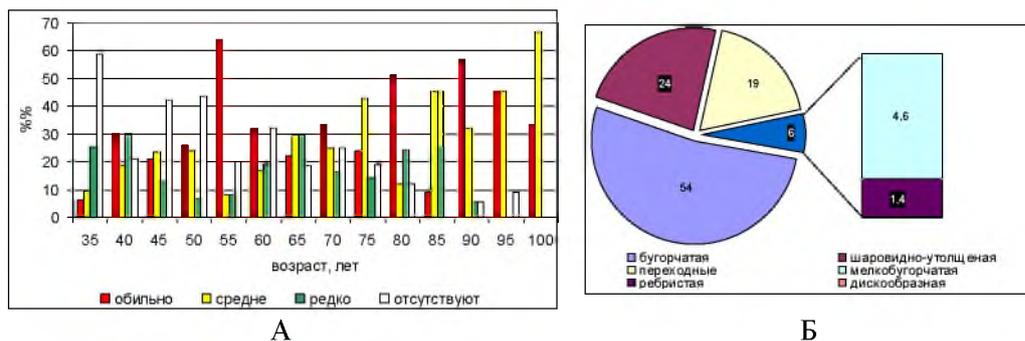


Рис. 2. А — наличие мужских сережек. Б — процентное соотношение форм с различным рельефом поверхности ствола у растений карельской березы в генетическом резервате НП «Себежский», 2015 г.

Вероятно, при наличии большого количества особей, находящихся в генеративном периоде онтогенеза, даже с учетом периодичности обильного плодоношения у березы раз в три года, логично было ожидать наличие виргинильных растений. На обследованной нами территории проростки (р), ювенильные (j), имматурные (im) и виргинильные (v) растения, которые могли быть отнесены к карельской березе с высокой степенью вероятности (по комплексу морфологических признаков), отсутствовали. В ценопопуляции были представлены генеративные (g_2 - g_3), субсенильные (ss) и сенильные (s) растения. Риски, формируемые средой обитания, для растений чаще всего важнее рисков, обусловленных их биологией и структурой популяций (Злобин и др., 2013). Критическим для прорастания семян и роста сеянцев карельской березы является период от набухания семян до семядольной фазы, требующий наиболее благоприятного термогидрологического режима, а также высокая освещенность (Евдокимов, 1989).

По критерию абсолютного максимума (большинства особей того или иного возрастного состояния), согласно данным рис. 1 и по классификации «дельта-омега», тип популяции определен как «стареющая», что связано с доминированием особей, находящихся здесь в старом (позднем) генеративном возрастном состоянии (g_3). Отсутствие проростков и ювенильных особей вызывает опасения, так как подобные популяции могут легко перейти в регрессивное состояние, которое, по Работнову (1950), определяется потерей способности к семенному возобновлению.

Данная территория вплоть до 1990 г. использовалась местным населением для заготовки дров. Зная специфические особенности древесины карельской березы (высокая степень свилеватости, плохая раскалываемость) население заготавливало древесину сопутствующих древесных пород — дуба, осины, березы повислой и пушистой, ольхи и т. д., оставляя нетронутыми растения карельской березы. Периодические вырубki приводили к осветлению территории, нарушению почвенного покрова, удалению конкурентных видов — все это способствовало закреплению здесь карельской березы. С момента выделения этой территории в генетический резерват все хозяйственные мероприятия были прекращены, основной упор был сделан на охрану растений карельской березы от вырубki. Ввиду исключительной требовательности карельской березы к высокому уровню освещенности, плотный напочвенный

покров и насаждение с высокой полнотой, сформированное здесь в результате прекращения любой хозяйственной деятельности, вероятно, сдерживали возможность естественного возобновления карельской березы. В 2007 г. мы проводили рекогносцировочное обследование, которое показало, что полнота данного насаждения (сумма площадей сечений) составила 0.9 при высокой степени сомкнутости крон (0.9–1.0) на территории всего резервата.

В 2013 г. в НП «Себежский» были начаты работы по прореживанию данного насаждения с целью осветления растений карельской березы. Вероятно, это положительно сказалось на обилии мужских сережек, отмеченном нами весной 2015 г. (рис. 2, А).

Морфологические формы карельской березы по рельефу поверхности ствола. Важнейшим морфологическим признаком карельской березы, тесно коррелирующим с узорчатостью древесины, являются неровности и утолщения на стволе, создающие на нем определенный рельеф поверхности. Большинство исследователей, вслед за R. Saarnio (1976) и А. П. Евдокимовым (1978), выделяют следующие основные морфо-формы по рельефу поверхности ствола узорчатых растений карельской березы: мелкобугорчатую, шаровидно-утолщенную, ребристую, дискообразную и большое количество переходных форм на основе различных сочетаний основных типов.

Шаровидно-утолщенный рельеф поверхности ствола отмечен у древовидных и кустарниковых форм роста. На стволе образуется рельефная поверхность в виде шара (продольная и радиальная оси утолщения почти равны) или муфты (продольная ось больше радиальной), охватывающая ствол целиком, чередующаяся с прямыми участками ствола без выраженного рельефа. Формирование шаровидных и муфтообразных утолщений, как правило, приурочено к местам прикрепления крупных ветвей к стволу — зонам, где могут создаваться условия, затрудняющие транспортировку фотоассимилятов (преимущественно в виде сахарозы) по проводящей системе из-за образования зон с повышенным ее содержанием в месте слияния проводящих систем ветви и ствола (Novitskaya et al., 2016a,б). Ранее нами было показано (Николаева, Новицкая, 2007; Nikolaeva, Novitskaya, 2009), что структурные особенности листового аппарата карельской березы способствуют увеличению общего пула притекающих в запасающие ткани сахаров. Повышенное содержание сахаров, которые не успевают утилизироваться в процессе камбиальной деятельности, вызывает образование запасающих клеток паренхимы, избыточное появление которых является началом структурных нарушений во вторичном проводящем цилиндре карельской березы (Новицкая, 2008).

Ребристый рельеф поверхности ствола – ребра различной толщины — идут от основания ствола высоко в крону, часто отмечается тенденция к закручиванию вправо по оси ствола. Дискообразный рельеф поверхности ствола встречается у древовидной жизненной формы, для которой характерны утолщения в виде дисков, как бы нанизанных один за другим по всему стволу. Мелкобугорчатый рельеф поверхности ствола отмечен во всех формах роста, но чаще встречается у высокоствольных деревьев. Многочисленные мелкие (2–4 см в диаметре) утолщения хорошо заметны по всему стволу, с подъемом в крону их количество постепенно снижается.

Среди деревьев карельской березы имеются переходные формы, сочетающие в себе по два и более варианта рельефа поверхности ствола, встречается большой процент растений с крупнобугорчатым (крупные

односторонние вздутия и наплывообразные утолщения) и неравномерно-бугорчатым (наличие по всему стволу крупных односторонних вздутий, перемежающихся с мелкими и средними, до 10 см в диаметре, бугорками) рельефом ствола. Из-за развития тканей коры, с возрастом снижается возможность диагностирования наличия участков ствола с мелкой бугорчатостью. Именно поэтому мы объединили в одну группу неравномерно-бугорчатую и крупнобугорчатую формы и обозначили их как «бугорчатая форма».

Проведенный нами анализ показал, что в резервате преобладают растения карельской березы с бугорчатым типом рельефа поверхности ствола (рис. 2, Б), широко представлены шаровидно-утолщенная и разнообразные переходные формы, редкие формы — мелкобугорчатая (4.6 %) и ребристая (1.4 %) — составили всего 6 %; растения с дискообразной формой рельефа поверхности ствола в резервате отсутствуют.

Морфометрические показатели. При отсутствии естественного возобновления и изреживания, возраст более 70% растений превысил 40 лет (табл., рис. 1, А). В целом по резервату среднее увеличение диаметра составило 5.1 ± 0.4 см и высоты 4.8 ± 0.2 м за 17 лет (сезонов вегетации). Группа растений, которая на момент наблюдений в 1998 г. была в возрасте 35 лет, характеризуется максимальными значениями средних приростов по высоте и диаметру в 2015 г.

Основным лимитирующим фактором для успешного роста карельской березы в условиях резервата, возможно, является освещенность, следовательно, приоритетом развития стал рост в высоту. Это вызвано необходимостью выноса апикальных меристем и ассимилирующей поверхности в условия, благоприятные для фотосинтеза. Оказалось, что по абсолютным максимальным значениям высоты ствола во всех возрастных группах были представлены растения выше 25 м, тогда как диапазон абсолютных минимальных значений был от 7 до 16.5 м. Эти данные свидетельствуют о том, что популяция карельской березы в НП «Себежский» представлена в основном высокоствольной формой роста.

Отметим, что карельская береза в генетическом резервате представлена «древовидной» жизненной формой (Николаева, 2014). По габитусу состав популяции следующий: дерево — 96.9 %, древовидный куст — 2.9 % и кустообразная форма — 0.5 %. Форма роста «древовидный куст» выделяется, когда основу куста представляют древесные стволы диаметром свыше 20 см, распадающиеся на высоте до 2 м на оси второго порядка (более 3 шт.). Кустообразная форма — лидирующий ствол на высоте до 80 см распадается на примерно равноценные ветви второго порядка диаметром до 10 см в количестве более 3 шт., общей высотой до 7 м (Николаева, 2014). Как уже было отмечено, ввиду высокой полноты насаждения и высокой требовательности к режиму освещенности, направление апикального роста растений карельской березы было сопряжено с локальными изменениями плотности полога, появлением «световых окон», что в значительной степени способствовало формированию наклоненного (отклонение от вертикали более чем 10°), а не вертикального ствола у 64.6 % растений. С возрастом процент растений, имеющих наклоненный ствол, возрастает до 90 %. Это происходит, в т.ч., вследствие прикрепленного характера роста деревьев и отклонения ствола от вертикальной оси при попытке вынести точку роста в лучшие условия освещенности и опосредованно свидетельствует об исходной высокой полноте данного насаждения.

Наклоненная форма ствола способствует заселению поверхности дерева мхами, так как создается горизонтальная поверхность или поверхность с углом наклона, достаточным для накопления влаги и частиц субстрата в трещинах коры, что в дальнейшем приводит к закреплению здесь колоний зеленых мхов. Мы выяснили, что на стволах 89 % деревьев карельской березы на территории генетического резервата закрепились и успешно развиваются зеленые мхи. Локализация этих колоний по высоте ствола сильно различается. У отдельных растений протяженность подъема по стволу колоний мхов составляет более 3 метров.

Зеленые мхи успешно развиваются не только на стволах, имеющих наклоненную форму, но и на прямостоящих растениях, также нет прямой положительной корреляции с возрастом растений. Однако в случае прямостоящих растений мхи, как правило, не поднимаются по стволу выше 30–50 см, чаще встречаются на стволах, в комлевой части которых кора характеризуется выраженной трещиноватостью.

Для карельской березы характерным является формирование мощных ветвей первого порядка и активное их ветвление (Евдокимов, 1989). В ряде случаев четко прослеживается периодичность повторения модулей (развилки) по стволу. Такая «вилчатая» форма ствола (наследуемый признак) отмечена у 5 % растений. В случае, когда угол расхождения осей более 50°, формируется площадка, на которой, как и в случае с наклоненным стволом, идет накопление влаги и частиц субстрата в трещинах коры и самой развилки, что в дальнейшем приводит к поселению здесь различных растительных организмов, вплоть до высших растений.

Вместе с тем необходимо отметить, что на архитектуру растений карельской березы существенное влияние оказывают локальные условия произрастания. В генетическом резервате у 28% деревьев мы зафиксировали наличие более одной вершины. В данном случае речь идет о фактах, когда ствол растения распадается на примерно одинаковые по мощности оси первого порядка, выносящие точку роста на одну высоту, но дальнейшего повторения таких модулей по стволу не происходит. Это может быть вертикальная или наклоненная форма ствола (не вилчатая) более чем с одной вершиной. По количеству растений в популяции, имеющих более одной вершины, можно составить следующий ряд: 2 вершины — 18 %; 3 вершины — 7 %; 4 вершины — 2,2 %; 5 вершин — 0,8 %.

Таким образом, данная популяция представлена средневозрастными и старыми генеративными деревьями высокоствольной формы роста, больше половины из которых имеет наклонный ствол; почти треть всех растений характеризуется многовершинностью и почти 90 % заселены зелеными мхами.

Характеристика кроны растений карельской березы. На характер развития и архитектуру кроны растений карельской березы определяющее влияние оказали конкурентные отношения с окружающими породами.

Практически для всех растений рассматриваемой популяции характерна высокоподнятая крона. Протяженность кроны по стволу составила в среднем по резервату около 6.7 ± 1.3 м. Однако необходимо учитывать, что качество кроны (густота ветвления, плотность заполнения пространства ассимилирующей листвой, форма кроны) очень неодинаково. Параметр «высота начала кроны» (табл.) определяет высоту прикрепления живых ветвей первого порядка к стволу

и косвенно подтверждает факт высокой полноты данного насаждения. На светолюбивых березах не сохраняются ветви по стволу ниже семи метров, так как условия для эффективного функционирования здесь отсутствуют.

Форма кроны определяется наследственной природой деревьев и отражает адаптацию растений к условиям существования (свету, теплу, влаге и другим факторам среды). Форма кроны зависит от типа ветвления (моноподиального или симподиального), расположения, конфигурации, мощности и скорости роста ветвей, а также и от других причин. Мы выделили четыре основных формы кроны у деревьев карельской березы в резервате: неправильную, флаговидную, округлую и вытянутую.

Неправильная крона формируется, когда только часть ветвей в некоторых участках кроны удлиняется интенсивно, а рост в длину у других ветвей подавлен, в результате получается крона неправильных очертаний как бы состоящая из отдельных участков. Это наиболее распространенная форма кроны практически во всех возрастных группах (рис. 3, А).

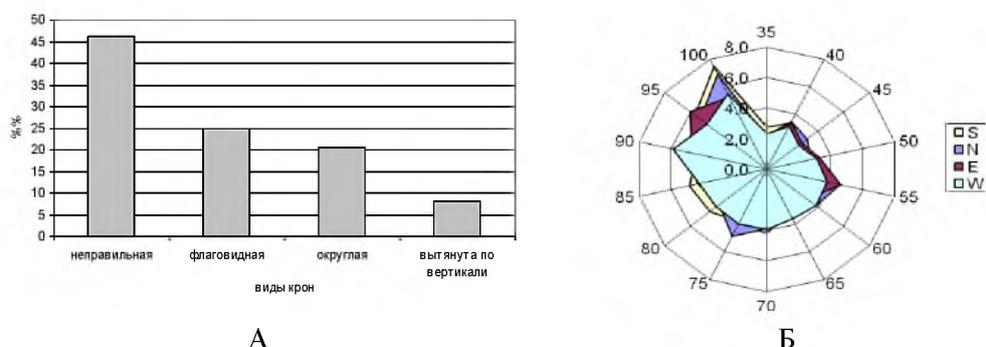


Рис. 3. А – процентное соотношение растений карельской березы с разной формой кроны в генетическом резервате НП «Себежский».

Б – средний радиус кроны по сторонам света (N – север, E – восток, S – юг, W – запад) по группам возраста, 2015 г. По окружности отложен возраст (35–100 лет), радиус окружностей – это средний радиус кроны (0–8 м) в заданном направлении по группе возраста

Четверть всех растений карельской березы сформировали крону флаговидной формы (рис. 3). Вероятно, угнетающее действие крон соседних деревьев и наличие «окон в пологе» стали определяющими факторами для развития этого типа кроны.

Округлая форма кроны характеризуется примерно равной мощностью развития во всех направлениях (север, запад, юг, восток) и короткой протяженностью по стволу; она представлена у 20 % деревьев (рис. 3). Для вертикально вытянутой формы кроны свойственна большая протяженность по вертикальной оси (вдоль ствола), при этом радиус кроны в три-четыре раза меньше чем протяженность. Данная форма кроны отмечена лишь у 8 % растений карельской березы.

В целом по ценопопуляции значение среднего радиуса кроны примерно одинаково во всех направлениях (табл., рис. 3, Б). Однако большое количество деревьев с флаговидной и неправильной формой кроны свидетельствует

об ослабленном и угнетенном состоянии большей части растений карельской березы в целом по резервату, что подтверждает и высокий процент угнетенных растений (51.4 %). Растения старшего возраста (85–100 лет) характеризуются более развитой кроной во всех направлениях. Вероятно, это обусловлено более низкой полнотой данного насаждения в период активного формирования структур кроны и переходом растений карельской березы в первый ярус из-за интенсивной эксплуатации данного насаждения местным населением.

По итогам инвентаризации генетического резервата карельской березы в НП «Себежский» подготовлена база данных в программе Excel, где представлены результаты подеревных измерений и описаний: координаты местонахождений, 18 таксационных параметров и морфологических характеристик, в т. ч. для списанных растений — данные о высоте, диаметре и возрасте на момент инвентаризации 1998 г., а также средние значения для деревьев при различных типах группировки данных.

Пространственная структура ценопопуляции. Важной характеристикой любой популяции является ее пространственная структура, состоящая в особенностях расположения особей по площади популяционного поля. Для создания карты-схемы по усредненным полевым трекам были отрисованы контуры дорожно-тропиночной сети и контуры леса (рис. 4).

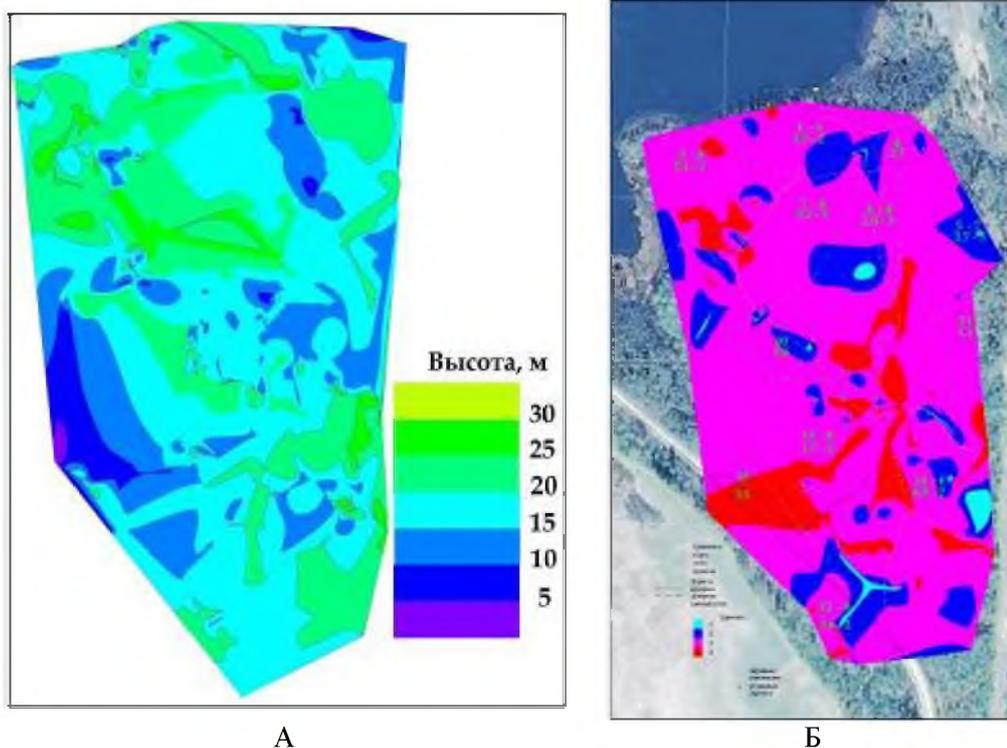


Рис. 4. Карта-схема распределения деревьев карельской березы в НП «Себежский», А – по интервалам высот, Б – по наличию мужских сережек

Отдельно стоящие растения карельской березы обозначены точечными объектами под индивидуальными инвентарными номерами. Используя возможности программы Mapsource, подготовлена интерактивная карта, где к каждому объекту прикреплены наборы фотоснимков в разных проекциях и степени детализации и таблицы с данными по 18 характеристикам. При обращении к конкретному объекту на карте идет переадресация к базе данных. Дополнительно с помощью программ Autodesk AutoCAD и Pithagoras были созданы карты-схемы распределения деревьев на территории резервата по интервалам высот (рис. 4, А), диаметру стволов, наличию формирования генеративной сферы (рис. 4, Б) и т. д.

Это один из способов визуализации имеющегося табличного списка сотен параметрических измерений и морфологических наблюдений, проведенных при очередной инвентаризации насаждения. Практика показала: визуализация данных помогает выявить приуроченность растений к конкретным участкам с определенным рельефом и почвенными условиями, «двойные» номера и многие другие особенности развития популяции.

Заключение

Значительное сокращение размера ценопопуляции карельской березы в НП «Себежский» и отсутствие проростков и ювенильных особей обусловлено увеличением общей полноты насаждения и ухудшением светового режима, что было вызвано сменой режима эксплуатации данной территории. Изучаемая ценопопуляция карельской березы характеризуется неполным онтогенетическим спектром, высоким процентом ослабленных и угнетенных растений и относится к типу «стареющая» по классификации «дельта-омега». В резервате преобладают растения карельской березы с бугорчатым типом рельефа поверхности ствола, широко представлены шаровидно-утолщенная и разнообразные переходные формы, редкие формы – мелкобугорчатая и ребристая — составили всего 6 %; в резервате отсутствуют растения с дискообразной формой рельефа поверхности ствола. Данная популяция представлена средневозрастными и старыми генеративными деревьями высокоствольной формы роста, больше половины из которых имеет наклонный ствол, почти треть всех растений характеризуется многовершинностью и почти 90 % заселены зелеными мхами.

Современное состояние данной стареющей ценопопуляции карельской березы в целом благополучное, однако, требуется ее длительное изучение и мониторинг в целях сохранения. В настоящее время реализуется комплекс мер по содействию естественному возобновлению карельской березы в резервате. Проводятся выборочные рубки, направленные на улучшение светового режима деревьев карельской березы, на участках с компактным расположением средневозрастных растений проводится удобрение почвы. В сезон вегетации 2016 г. мы провели контролируемое опыление и получили гибридные семена карельской березы. Полученные из данных семян сеянцы планируется высаживать на территории резервата.

Систематическое проведение повторных обследований, дополнение базы данных и генерирование новых карт обеспечат мониторинг динамики качественного состава ценопопуляции карельской березы в генетическом резервате и своевременное применение необходимых мер по ее сохранению и развитию.

Литература

- Евдокимов А. П. Эколого-биологические свойства и обоснование методов выращивания карельской березы: Автореф. дисс. канд. с/х наук. Л., 1978. 20 с.
- Евдокимов А. П. Биология и культура карельской березы. Л., 1989. 228с.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология, 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л. А., Ермакова И. М. Изменение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав цветковых растений. М., 1967. С. 114–131.
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журнал общей биологии, 1978. Том 39, № 6. С. 849–858.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методы изучения. Сумы, 2013. 439 с.
- Любавская А. Я. Карельская береза. М., 2006. 128 с.
- Николаева Н. Н., Новицкая Л. Л. Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирование аномальной древесины карельской березы // Лесоведение, 2007. № 1. С. 70–73.
- Николаева Н. Н. Морфологические формы карельской березы // Modern Phytomorphology, 2014. Vol. 6. С.161–166.
- Николаева Н. Н., Воробьев В. В. Роль тканей коры в создании рельефа поверхности ствола *Betula pendula* var. *carelica* // Вестник МГУЛ – Лесной вестник, 2016. Т. 20. № 4. С. 25–28.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск., 2008. 144 с.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники, 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск. 1950. 114 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки, 1975. № 2. С. 7–33.
- Leimu R., Mutikainen P., Koricheva J., Fisher M. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? // J. Ecol., 2006. Vol. 94. P. 942–952.
- Nikolaeva N. N., Novitskaya L. L. Influence of assimilative apparatus on birch wood formation // Acta Horticulture, 2009. № 835. P. 109–116.
- Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N., Tarelkina T. V. Endogenous variability of the figured wood of Karelian birch // Wulfenia, 2016a. № 23. P. 175 –188.
- Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N., Galibina N. A., Tarelkina T. V., Semenova L. I. The greatest density of parenchyma inclusions in Karelian birch wood occurs at confluences of phloem flows // Silva Fenn., 2016b. № 50(3): article id 1461. <http://dx.doi.org/10.14214/sf.1461>
- Saarnio R. The quality and development of cultivated curly-birch (*Betula verrucosa* f. *carelica* Sok.) stands in southern Finland // Folia Forestalia, 1976. Vol. 263. P. 1–28.

Сведения об авторах

Николаева Надежда Николаевна,

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского НЦ РАН, Петрозаводск; nnnikol@krc.karelia.ru

Воробьев Виталий Владимирович,

младший научный сотрудник лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса Карельского НЦ РАН

Nikolaeva Nadezhda Ivanovna,

PhD (Biology), Senior Researcher of the Forest Research Institute of Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk; nnnikol@krc.karelia.ru

Vorob'ev Vitraly Vladimirovich,

Junior researcher of the Forest Research Institute of Karelian Research Centre of RAS, Petrozavodsk