

## **ВЗАИМОСВЯЗЬ ВОЗРАСТА И ВЕЛИЧИНЫ ДИАМЕТРА ОСОБЕЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ**

© 2012 П.Н. Катютин, Н.И. Ставрова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук

Поступила 16.03.2012

В статье рассмотрена связь между возрастом и диаметром основания ствола и приведены калибровочные кривые для определения возраста ели сибирской в северотаежных лесах с разной давностью пожара.

**Ключевые слова:** ель, сукцессия, давность пожара, возраст, диаметр.

Ценопопуляции ели сибирской являются одним из основных компонентов северотаежных лесов. Участие ели в формировании сообщества изменяется в процессе послепожарного восстановления, и в значительной степени определяется временем, прошедшим с момента последнего нарушения.

Ценопопуляции древесных растений включают особи различного размера и возраста. Возрастная структура является наиболее трудоемкой частью исследований, поскольку возраст дерева далеко не всегда может быть установлен для каждой особи на пробной площади. С одной стороны это обусловлено распространением гнилей, повреждающих центральную часть стволов деревьев. Доля таких гнилей может составлять от 5 до 50 % [5]. С другой стороны, в тех случаях, когда на пробной площади присутствует более 1000 особей, измерение возраста каждой невозможно чисто технически. Корректный анализ возрастной структуры требует детальных исследований определения возраста всех особей в составе ценопопуляций. Во многих исследованиях при определении возраста исследователи опираются на собственный опыт и пользуются внешними признаками растений [3, 6, 7]. Такой подход при определении возраста может являться источником ошибки.

Целью данной работы является строгая оценка возраста ели сибирской при невозможности его прямого измерения.

### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Исследования выполнены на территории Кольского полуострова в кустарничково-зеленомошных еловых лесах, находящихся на разных стадиях послепожарного восстановления (табл. 1). Давность пожара устанавливалась на основе анализа спилов и кернов живых деревьев, имеющих пожарные повреждения, а также по характеру возрастной структуры ценопопуляций ели сибирской. В исследованных сообществах для учета древесных растений закладывались постоянные пробные площади (ППП). На ППП у всех деревьев проводили сбор кернов у основания ствола. Срезка подроста прово-

дилась за пределами ППП. Керны и спилы тщательно зачищались мелкой наждачной бумагой при помощи шлифовальной машинки. Возраст ели определялся по кернам и спилам под микроскопом МБС-10. Образцы древесины, у которых было невозможно определить возраст от коры до сердцевины, исключались из дальнейшего анализа. Для оценки возраста всех особей на ППП выполнялась калибровка его по диаметру у основания ствола. При регрессионном анализе связи возраста и диаметра использовались линейное уравнение и уравнение затухающей экспоненты.

### **РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

Северотаежные еловые леса характеризуются большой разреженностью и низкополнотностью (табл. 1), и в связи с этим кроны деревьев опущены намного ниже [2], чем в южнотаежных и хвойно-широколиственных лесах [1, 4]. Поэтому на севере даже при низовом пожаре ель погибает практически полностью. Выживают лишь отдельные экземпляры, растущие по большим мочажинам и заболоченным местообитаниям.

На Европейском Севере заселение гарей елью может запаздывать из-за отсутствия генеративных особей после пожара либо в связи с волнообразным характером возобновительного процесса. Поэтому на начальной стадии восстановления еловых лесов древесный ярус сформирован березой пушистой (табл. 1, ППП 1) или березой и сосной. Ель присутствует в основном в составе мелкого подроста и характеризуется небольшими значениями диаметра ствола (до 2 см). Возраст небольших особей с достаточной высокой точностью можно определить как по годичным кольцам на спилах, так и в полевых условиях по внешним признакам – вертикальным годичным приростам ствола. Вся ценопопуляция является одним поколением, диапазон возраста ели составляет 10 лет (рис. 1а).

Связь между возрастом и диаметром была аппроксимирована уравнением затухающей экспоненты (табл. 2). Максимальный возраст ели (27 лет) имеют растения с диаметром ствола 1,5–2 см.

Присутствие растений одного возраста с разным диаметром указывает на начало дифференциации особей ели по морфометрическим характеристикам в результате различий условий микрорестообита-

*Катютин Павел Николаевич*, к.б.н., н.с., e-mail: paorussia@yandex.ru; *Ставрова Наталья Игоревна*, к.б.н., с.н.с., e-mail: nstavrova@gmail.com

Таблица 1. Таксационная характеристика древесного яруса

ППП	Давность пожара, лет	Состав	Возраст, лет	h, см	d <sub>1,3</sub> , см	Число стволов, шт./га	$\sum G$ , м <sup>2</sup> /га
1	45	100Б	42	4,7	4,5	2800	4,4
2	54	81Б19Е	53	6,2	7,6	2750	13,7
3	220	89Е11Б	184	9,7	11,6	1850	15,1
4	260	97Е3Б	183	14,1	15,7	800	14,1
5	320	91Е9Б	239	12,3	14,5	800	12,6
6	> 500	59Е41Б	184	11,6	12,9	1200	15,2

Примечание: h – высота; d<sub>1,3</sub> – диаметр на высоте груди;  $\sum G$  – сумма площадей сечений; Е – ель сибирская; Б – береза пушистая; С – сосна обыкновенная.

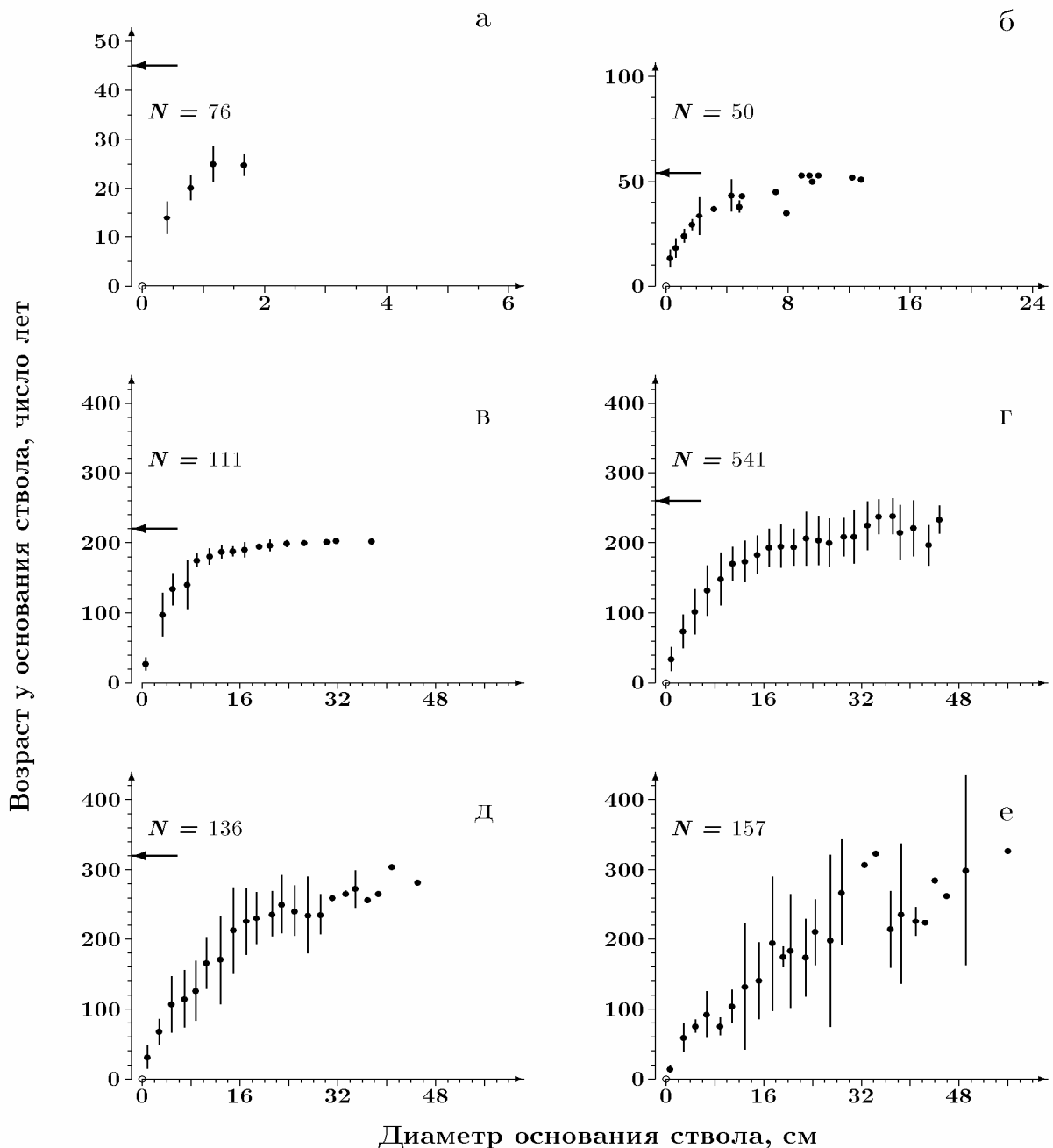


Рис. 1. Взаимосвязь возраста и диаметра ствола ели сибирской в северотаежных лесах с давностью пожара 45 (а), 54 (б), 220 (в), 260 (г), 320 (д) и более 500 (е) лет.

Примечание: Вертикальными линиями приведено стандартное отклонение от среднего. Стрелкой показано ограничение возраста, соответствующее давности пожара. N – число кернов и спилов.

**Таблица 2.** Результаты регрессионного анализа зависимости возраста от диаметра у основания ствола в ценопопуляциях ели сибирской на Кольском полуострове

Давность пожара, лет	Тип зависимости	<i>R</i>	<i>n</i>	<i>I</i>	<i>M</i>	<i>S<sub>e</sub></i>	<i>t</i>
45	$y=y_m(1-e^{-\lambda x})$	0,99	5	$\lambda$ $y_m$	1,90 27	0,25 1,19	7,8*** 22,3***
54	$y=y_m(1-e^{-\lambda x})$	0,95	15	$\lambda$ $y_m$	0,45 51	0,054 1,39	8,3*** 36,5***
220	$y=y_m(1-e^{-\lambda x})$	0,98	16	$\lambda$ $y_m$	0,21 200	0,009 1,8	23*** 109***
260	$y=y_m(1-e^{-\lambda x})$	0,95	24	$\lambda$ $y_m$	0,14 214	0,013 4,47	10,5*** 47,8***
260	$y = ax + b$	0,98	6	<i>a</i> <i>b</i>	16,15 17	1,72 8,80	9,4*** 1,9
260	$y = ax + b$	0,81	18	<i>a</i> <i>b</i>	1,53 163	0,27 8,13	5,6*** 20***
320	$y=y_m(1-e^{-\lambda x})$	0,97	22	$\lambda$ $y_m$	0,082 284	0,0063 7,30	12,9*** 39***
320	$y = ax + b$	0,99	4	<i>a</i> <i>b</i>	21,66 7	1,97 5,42	11** 1,23
320	$y = ax + b$	0,90	18	<i>a</i> <i>b</i>	4,01 129	0,47 12,78	8,6*** 10***
> 500	$y=y_m(1-e^{-\lambda x})$	0,98	26	$\lambda$ $y_m$	0,032 374	0,0071 40,76	4,5** 9,2***
> 500	$y = ax + b$	1,00	3	<i>a</i> <i>b</i>	20,42 0,22	0,17 0,29	119,5*** 0,75
> 500	$y = ax + b$	0,88	23	<i>a</i> <i>b</i>	4,66 76	0,54 16,82	8,7*** 4,5***

Примечание: *R* – коэффициент корреляции; *n* – объем анализируемой выборки; *I* – коэффициенты уравнения; *M* – значения коэффициентов; *S<sub>e</sub>* – ошибка коэффициентов регрессии; *t* – расчетное значение статистики Стьюдента; \*, \*\*, \*\*\* – коэффициенты регрессионных уравнений и корреляции отличны от нуля при уровнях значимости  $\alpha$  соответственно 0,05, 0,01, 0,001.

ний еще на начальной стадии сукцессии.

В сообществах с давностью пожара ~50 лет ель появляется в древесном ярусе (табл. 1, ППП 2). Связь возраста и диаметра аппроксимирована уравнением затухающей экспоненты с высокой значимостью коэффициентов уравнения и большой величиной коэффициента корреляции, составляющей 0,95 (табл. 2). Предельный возраст ели сибирской в данном сообществе составляет 51 год. Первая послепожарная генерация ели характеризуется большим варьированием диаметра ствола, что и является причиной выхода кривой на плато (рис. 1б). На начальных этапах послепожарной сукцессии наличие предела возраста особей определяется давностью пожара.

На промежуточном этапе послепожарного восстановления (табл. 1, ППП 3, 4, 5) взаимосвязь между возрастом особей и диаметром основания ствола может быть описана уравнением затухающей экспоненты (табл. 2; рис. 1в, г, д). Использование такого типа уравнения оправдано для ели сибирской в сообществе с давностью нарушения 220 лет. В этом сообществе заселение гари елью шло с запаздыванием в 20 лет, поскольку максимальный измеренный возраст деревьев составляет 200 лет, что совпадает с максимальным возможным, рассчитанным по уравнению. В случае использования уравнений для давности 260 и 320 лет

будет происходить занижение возраста у деревьев с большими диаметрами. У таких деревьев возраст будет ограничен величинами 214 и 284 лет соответственно, что несколько ниже измеренного по кернам. В результате каждая ценопопуляция была разделена на две части, и связь возраста и диаметра аппроксимирована линейными уравнениями (табл.2).

Различный характер связи между возрастом и диаметром указывает на подавление со стороны первой послепожарной генерации ели последующих в течение 200–250 лет после нарушения. После 250 лет начинается постепенный распад древесного яруса и более активный рост новых генераций.

На терминальной стадии сукцессии в сообществах с давностью пожара более 500 лет взаимосвязь возраста и диаметра была аппроксимирована уравнением затухающей экспоненты (табл. 1, ППП 6). При достаточно высоких и достоверных значениях коэффициента корреляции ( $R=0,98^{**}$ ) использование этого уравнения также приводит к искажению реального возраста особей, как и в предыдущих случаях. Так, на основании экспоненциального уравнения полный выход возраста на плато происходит при диаметре ствола ели 95 см, что в 2 раза превышает фактически измеренный (табл. 2, рис. 1е).

Анализ полученных данных показал целесообразность разделения ценопопуляции ели на 2 группы с границей по диаметру ствола 4 см (или по высоте 1,3 м) и использования для каждой отдельных линейных уравнений. Степень соответствия расчетных и эмпирических данных при этом составляет 0,88–1,00 (табл. 2). У особей высотой до 1,3 м (или до 76 лет) изменение возраста по мере увеличения диаметра ствола происходит в 5 раз быстрее ( $a=20,42$ ), чем у деревьев высотой от 1,3 м и больше ( $a=4,66$ ). Это различие между группами является отражением динамичности ценоотической среды, которая создается непрерывно идущими локальными процессами оконной динамики и является характерной особенностью климаксовых сообществ.

### ВЫВОДЫ

1) Тип связи между возрастом и диаметром особей в ценопопуляциях ели сибирской определяется давностью последнего нарушения (пожара).

2) В сообществах с давностью последнего нарушения до 250 лет связь возраста и диаметра ствола ели сибирской описывается уравнением затухающей экспоненты. В сообществах с давностью нарушения более 250 лет связь между возрастом и диаметром и может быть адекватно охарактеризована системой двух линейных уравнений.

3) На основании статистического анализа прямых измерений возраста ели сибирской в климаксовых сообществах установлено, что предельный возраст данного вида в среднем составляет 374 года.

4) Полученные уравнения можно использовать в северной тайге для определения возраста ели на временных пробных площадях и при геоботанических описаниях. При стационарных исследованиях для достоверного определения возраста нужно брать образец (кern или спил) и возраст определять индивидуально для каждого растения.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров А.В., Артюхина В.В. Динамика ельников на территории лесопаркового защитного пояса Москвы // Динамика хвойных лесов Подмосковья. М., Наука. 2000. С. 86–115.
2. Горшков В.В., Катютин П.Н., Ставрова Н.И. Связь характеристик кроны и возраста особей в популяциях березы пушистой и ели сибирской в лесах Европейского Севера с разной давностью пожара // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества). Материалы конференции (26–30 сентября 2005 года, г. Петрозаводск). Петрозаводск, 2005. Ч. I (А-Л). С. 99–102.
3. Дырников С.А. Внешние признаки для определения возраста ели в восточно-европейской части средней тайги // Лесоведение. 1970. №2. С. 98–101.
4. Пугачевский А.В. Ценопопуляции ели. Структура, динамика, факторы регуляции. Минск, Наука и техника. 1992. 206 с.
5. Стороженко В.Г. Объемы гнилевого поражения перестойных еловых лесов различного происхождения // Лесоведение. 1998. №2. С. 30–37.
6. Хрустов Л.В. Определение возраста ели по виду коры // Лесное хозяйство. 1955. №8. С. 82–84.
7. Шавнин А.Г. Определение возраста ели и пихты по внешним признакам // Лесное хозяйство. 1967. №3. С. 33–35.

## CORRELATION OF AGE AND DIAMETER OF INDIVIDUALS IN *PICEA OBOVATA* POPULATIONS AT DIFFERENT STAGES OF POSTFIRE SUCCESSION

© 2012 P.N. Katjutin, N.I. Stavrova

Institution of the Russian Academy of Sciences Komarov Botanical Institute of RAS

Correlation between age and diameter of the basis of a trunk is discussed and calibration curves for definition of age of *Picea obovata* in Northern taiga are given.

**Key words:** *Picea obovata*, successional dynamic, age, diameter