

ДИНАМИКА СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В ПРОЦЕССЕ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ СУКЦЕССИЙ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ

© 2012 Н.И. Ставрова, В.В. Горшков

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

Поступила 15.03.2012

Исследовано изменение распределения особей в ценопопуляциях *Picea obovata* по величине диаметра основания ствола в период от 45 до 500 лет после пожара. Доказано, что полная стабилизация размерной структуры ценопопуляций ели сибирской происходит не ранее, чем через 500 лет после пожара.

Ключевые слова: ель сибирская, ценопопуляции, распределение по диаметру, послепожарная динамика, Европейский Север

Вопросы размерной дифференциации особей основных лесообразующих видов бореальных лесов изучаются уже более ста лет. За последние 50–60 лет был охарактеризован общий характер изменения размерной структуры хвойных древостоев в процессе длительных (вековых) восстановительных сукцессий европейских бореальных еловых лесов [1, 2, 4, 7]. Ряд исследований этого направления был выполнен на субценопопуляционном и ценопопуляционном уровне [3, 5, 6]. Однако существенным пробелом является отсутствие во многих работах точных датировок давности инициального нарушения и характеристики типов размерной структуры на основе количественных параметров.

Целью данного исследования являлся анализ динамики распределения особей в ценопопуляциях и древостоях ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) по диаметру основания ствола в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в центральной части Кольского п-ова (67°30'–68°10' с.ш., 33°57'–34°21' в.д.). Ценопопуляции ели сибирской были изучены в березовых, елово-березовых и еловых лесах с давностью пожара от 45 до более 500 лет, представляющих стадии восстановительных послепожарных сукцессий северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных.

Древесный ярус изученных лесных сообществ образован елью сибирской и березой пушистой. Их отличительными зональными особенностями являются низкие значения средней высоты, диаметра и суммы площадей сечений (при давности нарушения более 200 лет соответственно $11,7 \pm 0,5$ м, $13,8 \pm 0,6$ см и 16 ± 1 м² га⁻¹). В составе подроста представлены те же виды, что и в древостое, плотность подроста ели варьирует от 0,2 до 3 тыс. экз./га в зависимости от давности нарушения.

Давность пожара устанавливалась по кернам, ко-

торые отбирались у живых деревьев с пожарными повреждениями стволов (не менее 5 особей). При их отсутствии давность пожара оценивалась на основе анализа возрастного распределения особей в древостое, по максимальному возрасту деревьев, выросших на вывалах, по наличию или отсутствию остатков обгоревшей древесины и углей в почве.

Работа выполнена на 14 постоянных пробных площадях размером 0,1–0,15 га. На каждой из них были учены все особи ели высотой более 0,15 м. Численность особей меньшего размера (всходы не учитывались) определялась на 40–100 квадратах, размером 1 x 1 м, регулярно расположенных в пределах пробной площади.

В работе анализировалось распределение особей по величине диаметра, измеренного у основания ствола (на границе с поверхностью подстилки), поскольку это позволяет объективно охарактеризовать весь размерный диапазон особей в составе ценопопуляции. На каждой пробной площади было измерено 600–1400 особей древесных растений.

Типизация размерной структуры ценопопуляций проводилась на основе индикационных статистических параметров распределений: диапазона диаметров (Dd), коэффициентов асимметрии и эксцесса. На основе соотношения диапазона диаметров основания ствола (Dd_i) особей в конкретных ценопопуляциях со средним максимальным диапазоном (Dd_{max}) в условиях региона были выделены 4 класса распределений: 1 – узкого диапазона ($Dd_i < 0,2 Dd_{max}$); 2 – значительно суженного диапазона ($0,5 > Dd_i > 0,2 Dd_{max}$); 3 – умеренно суженного диапазона ($0,85 > Dd_i > 0,5 Dd_{max}$); 4 – полного диапазона ($Dd_i > 0,85 Dd_{max}$). Форма размерных распределений оценивалась по величине коэффициентов асимметрии и эксцесса. Были выделены следующие основные формы распределений:

А – положительно асимметричные – с преобладанием особей низших размерных градаций;

В – отрицательно асимметричные с преобладанием особей высших размерных градаций;

С – унимодальные симметричные с преобладанием особей средних размерных градаций;

Д – бимодальные симметричные – с преобладанием особей двух размерных градаций;

Ставрова Наталья Игоревна, к.б.н., с.н.с. лаб. экологии растительных сообществ, e-mail: nstavrova@gmail.com; Горшков Вадим Викторович, д.б.н., в.н.с. лаб. экологии растительных сообществ, e-mail: Vadim-V-Gorshkov@yandex.ru

Е – симметричные выровненные – без выраженного преобладания особей каких-либо размерных градаций.

Тип размерной структуры ценопопуляции определялся с учетом масштаба и формы размерного распределения, подтипы положительно асимметричных распределений – по доле участия особей двух низших градаций диаметра, варианты – на основе степени дискретности размерного ряда.

Для типизации размерной структуры господствующего компонента ценопопуляций (древостоя) и оценки формы кривой распределения диаметров в ценопопуляциях ели на стадии стабилизации (в климаксовых сообществах с давностью пожара более 500 лет) использована аппроксимация гамма-распределением с двумя (2) и тремя (3) параметрами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе исследований на основе нового подхода и новых эмпирических данных были существенно ревизованы результаты разработанной ранее периодизации [5] и выделены следующие основные типы размерных распределений и соответствующие им стадии динамики структурной организации ценопопуляций ели сибирской.

I стадия (≤ 50 лет после пожара). Характерное распределение диаметров (рис. а) отличается узким диапазоном (5 см), резко выраженной положительной асимметрией и островершинностью: в составе ценопопуляции ели сибирской абсолютно доминируют (99 %) особи с диаметром основания ствола менее 4 см, т.е. практически вся ценопопуляция состоит из мелкого подроста.

II стадия (50 – ~ 120 лет после пожара). Переход ко II-ой стадии связан с расширением диапазона диаметров особей в составе ценопопуляций ели (до 20 см) и существенным (до ~ 60–75 %) уменьшением доли особей двух низших градаций диаметра (рис. б, в). Это влечет за собой снижение асимметричности и островершинности распределений (табл. 1).

III стадия (>120 – ~200 лет после пожара). Особенностью стадии является минимальная за весь период сукцессии доля особей низших раз-

мерных градаций (15–20 %). Характерное размерное распределение имеет умеренно суженный диапазон (32 см), является симметричным, плосковершинным (табл. 1) и отличается высокой степенью выравненности (рис. г), что свидетельствует о размерной хаотичности ценопопуляций в этот период сукцессии.

IV стадия (~200 – 250 лет после пожара). В составе ценопопуляций ели сибирской выделяются по своему участию особи нескольких средних (10–20 см) размерных градаций диаметра (рис. д). Распределения характеризуются умеренно суженным диапазоном и относительной симметричностью (табл. 1). Элемент бимодальности им придает повышенная (20 %) доля особей низшей градации диаметра (рис. д).

V стадия (>250 – 300 лет после пожара). Характерные размерные распределения отличаются полным диапазоном, умеренной положительной асимметрией и умеренной островершинностью, доля особей двух низших размерных градаций возрастает до 35–40 % (табл. 1). Происходит сглаживание бимодальности (рис. е), характерной для IV-ой стадии динамики: доминирующим по численности компонентом вновь становится мелкий подрост.

VI стадия (>300 лет после пожара). Размерные распределения этой стадии отличаются выраженной положительной асимметрией и островершинностью (табл. 1). В составе ценопопуляций доминируют (70–90 %) особи низшей размерной градации с диаметром основания ствола менее 2 см (рис. ж, з). Диапазон значений диаметра достигает максимальных для региона значений (более 40 см). Распределения имеют форму, обычно определяемую биологами как «J-обратная» [3]. В сообществах с давностью пожара более 300 лет размерные распределения особей в ценопопуляциях ели сибирской с достаточно высокой степенью точности ($p=0,35-0,41$) аппроксимируются гамма-распределением (3). Это позволяет дать количественную оценку формы характерного для субклимаксовых и климаксовых сообществ «J-обратного» распределения диаметров: величина коэффициента формы гамма-распределения (3) составляет 0,19–0,28, коэффициента масштаба – 0,04–0,06.

Таблица 1. Стадии динамики и характерные типы распределений особей в ценопопуляциях ели сибирской по диаметру основания ствола в северотаежных темнохвойных лесах

Давность пожара, лет	M	Dd	As	Ex	F ₂	Тип, подтип	Вариант	Стадия динамики
45	1,2	5	4,43	20,26	99	1A ₃	Непрерывное	I
82	4,5	21	1,23	0,83	58	2A ₂	Непрерывное	II
144	13,0	32	0,36	- 0,82	17	3E	Непрерывное	III
220	12,7	38	0,42	0,03	24	3C-(D)	Непрерывное	IV
260	9,1	38	1,06	0,11	48	3A ₁	Непрерывное	V
320	5,6	45	2,25	4,38	70	4A ₂	Непрерывное	VI
376	2,5	41	4,45	20,94	92	4A ₃	Непрерывное	
>500	4,5	49	2,90	8,95	74	4A ₂	Умеренно дискретное	

Примечание: M – среднее арифметическое, см; Dd – диапазон, см; As – коэффициент асимметрии; Ex – коэффициент эксцесса; F₂ – суммарная доля особей двух низших размерных градаций, %.

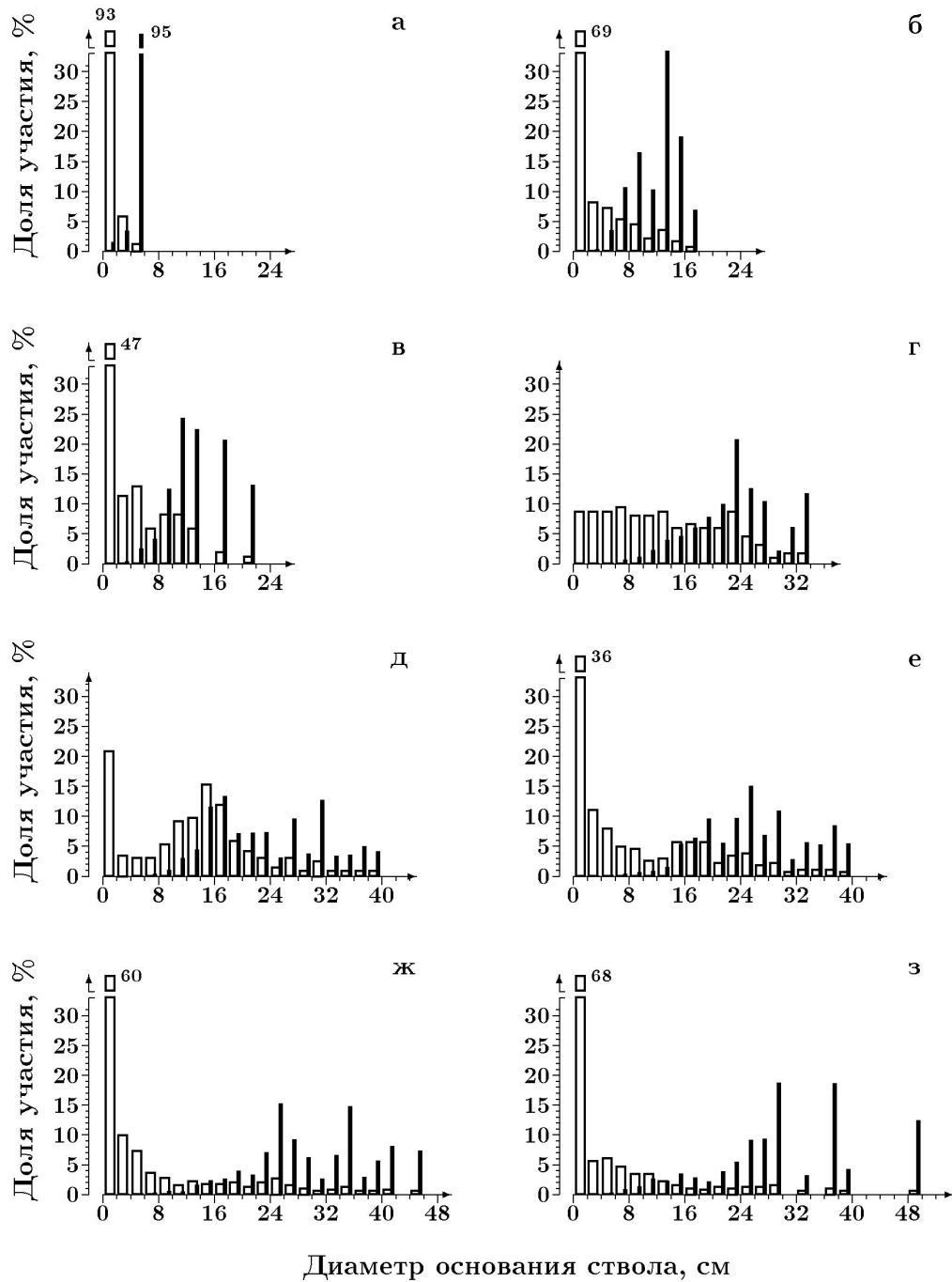


Рис. Распределение особей (светлые столбики) и запаса древесины (черные столбики) *Picea obovata* по градациям диаметра основания ствола в кустарничково-зеленомошных еловых лесах Кольского полуострова с давностью пожара 45 лет (а), 54 года (б), 82 года (в), 144 года (г), 220 лет (д), 260 лет (е), 320 лет (ж) и более 500 лет (з).

Анализ динамики распределений диаметров в древостоях ели сибирской, выполненный на основе их аппроксимации гамма-распределением (2), показал (табл. 2), что параметры размерной структуры древостоев существенно и неоднонаправленно изменяются по градиенту давности пожара (критерий Краскелла-Уоллиса, $p=0,02-0,03$). При этом наблюдаемые изменения соотносятся со стадиями динамики, выделенными на основе изучения размерной структуры ценопопуляций ели сибирской (табл. 1). Однако исследование структуры древостоев свидетельствует, что в интервале от 300 до

500 лет после пожара еще наблюдается ее направленное изменение (табл. 2), в то время как размерные распределения ценопопуляций относятся к одному типу (табл. 1) и имеют очень близкие значения параметров формы и масштаба гамма-распределения (3). По параметрам структуры древостоев граница между V-ой и VI-ой стадиями динамики и время стабилизации размерной структуры ценопопуляций ели сибирской сдвигаются на более позднее время (соответственно >350 и 500 лет после пожара).

Таблица 2. Стадии динамики и характерные типы распределений особей в древостоях ели сибирской по величине диаметра основания ствола в северотаежных темнохвойных лесах

Давность пожара, лет	M	Dd	Md	V	Коэффициенты гамма-распределения (2)		Диапазон распределения запаса ¹	Стадия динамики
					Параметр формы	Параметр масштаба		
82	10,3	17	10	0,34	9,29	0,91	5	II
144	16,0	29	7	0,44	4,91	0,31	9	III
220	16,4	35	15	0,39	7,02	0,43	12	IV
260	18,2	35	17	0,44	5,08	0,28	11	V
320	19,5	41	25	0,46	4,48	0,23	11	
376	19,6	37	9	0,48	4,15	0,21	12	VI
>500	16,5	45	9	0,62	3,21	0,19	9	

Примечание: ¹ число 2-сантиметровых градаций диаметра, на которые приходится 85–90% запаса древесины. Md – мода, см; V – коэффициент вариации. Остальные обозначения те же, что в таблице 1.

ВЫВОДЫ

1. Динамика размерного распределения особей в ценопопуляциях *Picea obovata* в процессе послепожарных сукцессий северотаежных лесов представляет собой непрерывно-дискретный процесс, в котором выделяется 6 стадий. Выделенные стадии достоверно различаются по характеру размерной структуры ценопопуляций, а также их господствующего компонента – древостоя.

2. Распределение величин диаметров основания ствола особей в ценопопуляциях ели сибирской относительно стабилизируется через ~ 300 лет после пожара, полностью – через 500 лет после пожара – после стабилизации размерной структуры древостоев.

3. Основные параметры «J-обратной» кривой распределения диаметров ели сибирской в климаксовых северотаежных еловых кустаничково-зеленомошных лесах с давностью пожара более 500 лет, установленные на основе моделирования гамма-распределением с тремя коэффициентами, в

среднем составляют: коэффициент формы – 0,22, коэффициент масштаба – 0,05.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воропанов П.В. Ельники Севера. М., Л.: Гослесбумиздат, 1950. 179 с.
2. Волков А.Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск: Карел.НЦ РАН, 2003. 250 с.
3. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
4. Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с.
5. Ставрова Н.И., Горшков В.В., Катютин П.Н. Динамика распределения особей в популяциях ели сибирской и березы пушистой по величине диаметра ствола в процессе послепожарных сукцессий северотаежных еловых лесов // Лесоведение. 2010. №3. С. 21–31.
6. Linder P., Elfving B., Zackrisson O. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden // For. Ecol. Manag. 1997. Vol. 98. P. 17–33.
7. Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. Helsinki: SKSKO, 1955. 408 p.

DYNAMICS OF THE STRUCTURAL ORGANIZATION OF *PICEA OBOVATA* COENOPOPULATIONS IN PROCESS OF POSTFIRE SUCCESSIONS IN NORTHERN TAIGA

© 2012 N.I. Stavrova, V.V. Gorshkov

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

Change of distribution of individuals on size of trunk basis diameter in coenopopulations of *Picea obovata* during the period from 45 till 500 years after a fire is investigated. It is proved that full stabilization of coenopopulations dimensional structure of *Picea obovata* occurs not earlier than in 500 years after a fire.

Key words: *Picea obovata*, coenopopulations, diameter distribution, postfire dynamics, European North

Stavrova Natalia Igorevna, Candidate of Biology, Senior researcher of the Laboratory of ecology of plant communities, e-mail: nstavrova@gmail.com; Gorshkov Vadim Victorovich, Doctor of Biology, Leading researcher of the Laboratory of ecology of plant communities, e-mail: Vadim-V-Gorshkov@yandex.ru