

Лекция 5. Методы изучения роста и развития лесных сообществ

1. Методы изучения биологической продуктивности древесного яруса, полога подроста и подлеска.
2. Методы изучения биологической продуктивности нижних ярусов лесных сообществ.
3. Методы изучения ценопопуляций растений.
4. Диагностические признаки жизненного состояния деревьев в условиях атмосферного загрязнения.
5. Принципы и методы анализа давности и периодичности пожаров.

1. Методы изучения биологической продуктивности древесного яруса, полога подроста и подлеска.

Создание и отмирание органической массы в растительных сообществах протекает с различной интенсивностью во времени. Скорость продукционного процесса зависит от фазы вегетационного периода, погодных условий, давности последнего значительного нарушения (рубки, пожара, ветровала и др.), а также от наличия хронических антропогенных воздействий (атмосферного загрязнения, рекреации и др.). Это определяет необходимость динамического подхода к изучению биологической продуктивности растительных сообществ.

Ниже представлен комплекс методов учета органической массы древесного яруса, полога подроста и подлеска, который применялся Андреевой Е. Н. с соавторами (2002 г.) при исследовании состояния и динамики Европейских бореальных сосновых лесов.

Выбор пробных площадей. Для учета фитомассы и динамики органического вещества древесного яруса лесных биоценозов в каждом изучаемом типе леса следует закладывать серию постоянных пробных площадей, охватывающих, по возможности, сообщества с древостоями разных классов возраста (т. е. сообщества с разной давностью последнего катастрофического нарушения). В каждом классе возраста желательно иметь не менее двух пробных площадей. Одна предназначается для проведения статистических учетов, другая — для дальнейших наблюдений (мониторинга). Особенно важно охарактеризовать первые три-четыре класса возраста древостоя (20-80 лет), т. к. в течение этого периода происходит наиболее существенное изменение величины фитомассы и годичной продукции эдификаторного яруса. В соответствии со временем восстановления основных параметров древесного яруса после полного разрушения контрольные значения запаса фитомассы древостоя для соответствующего типа леса могут быть определены в сообществах с давностью последнего нарушения ≈ 200 лет.

Для получения точных данных первостепенное значение имеет правильный подбор пробных площадей. Закладываемые пробные площади служат для выбора модельных деревьев, для учета отпада растений разных ярусов лесных сообществ. Пробная площадь должна быть окружена

защитной полосой шириной не менее 50 м, которая используется как рабочая зона для отбора модельных деревьев и учета фитомассы подчиненных ярусов сообществ.

Определение фитомассы древесного яруса. На каждой пробной площади производят сплошной пересчет и нумерацию (масляной краской или при помощи специальных металлических пластинок) деревьев, а также определяют основные морфометрические параметры (диаметр, высоту, высоту прикрепления кроны) всех растущих деревьев каждой породы и отдельно — параметры сухостоя. При помощи мерной вилки измеряют диаметр с точностью до 1 см на высоте 1,3 м от корневой шейки в двух взаимно перпендикулярных направлениях. В древостоях первых двух классов возраста измерения проводятся, начиная со ступени толщины 2 см с интервалами через 1 см, третьего класса возраста и выше, — начиная со ступени толщины 6 см с интервалом 2 см, а при менее детальных исследованиях — 4 см. Деревья, имеющие в формуле <5 %, в дальнейшем в расчет не принимаются.

Одновременно с пересчетом производят измерение высоты деревьев и высоты прикрепления кроны (высоты прикрепления первой живой ветви) с помощью высотомера (точность замеров — 0,1 м); для каждой ступени толщины выполняется по три замера. На основе этих данных строится график зависимости высот деревьев от их диаметров (кривая высот). Далее по вычисленному среднему диаметру и кривой высот находят среднюю высоту деревьев и среднюю высоту прикрепления кроны для господствующей части древостоя и для подчиненного компонента (для каждой породы отдельно).

Выбранные по этим показателям (среднему диаметру, средней высоте и средней высоте прикрепления кроны) модельные деревья служат основой для учета фитомассы древостоя на пробной площади. Для господствующего и подчиненного компонентов каждой породы берется по 2-3 модельных дерева. Чтобы не нарушать пробной площади, модельные деревья следует выбрать на территории окружающей ее рабочей зоны. Не рекомендуется брать модельные деревья с края выделов.

Сроки взятия модельных деревьев определяются временем завершения формирования прироста текущего года. Обычно это середина августа и даже начало сентября, однако в различных зонах и районах эти сроки могут изменяться.

Модельные деревья спиливают у самого основания, измеряют их длину, возраст деревьев определяют по числу годичных колец. Со ствола обрубая все ветви, разделяют их на живые и отмершие и складывают на брезент. Крону при этом желательно разделить на три равные части и ветви каждой трети сложить отдельно.

Определение массы ствола. Из ствола выпиливают по два кружка на высоте 1, 1,3, 3, 5 м и т. д. через каждые два метра вплоть до вершины. В дальнейшем одна серия кружков служит для изучения хода роста, вторая — для определения химического состава и влажности. Не следует брать пробы

на анализ во время дождя, а также в первые 3-4 дня после дождя.

Анализ хода роста следует проводить на невысушенных спилах во избежание их деформации. Распиленный на указанные выше отрезки ствол взвешивают и к полученной массе прибавляют массу кружков.

Определение массы листьев (хвои) и ветвей деревьев. Из каждой трети кроны молодых деревьев (до 60 лет) отбирается по 1 средней по размеру ветви из каждой мутовки для последующего отделения листьев или хвои и других учетов. У деревьев старше 60 лет отбирают по 1-2 ветви из каждой трети кроны. Отобранные средние ветви немедленно взвешивают. После этого с них удаляют листья (хвою) и взвешивают снова. Таким образом определяют сырую массу каждой из модельных ветвей. Иногда средние ветви, очищенные от листьев (хвои), сортируют на две группы: мелкие ветви (<1 см в диаметре) и крупные ветви. Затем ветви взвешивают отдельно по указанным группам, а после этого измельчают. Крупные ветви распиливают на отрезки по 10-15 см. Из каждой группы берут средние пробы (0,5-1,0 кг) для химического анализа и для определения влажности.

Сухие ветви учитываются отдельно, из них также берется средняя проба для определения влажности и для химического анализа.

По разности массы облиственных (охвоенных) и безлистных ветвей определяют общую массу листьев (хвои) на модельной ветви. Этот способ предпочтительнее, чем непосредственное взвешивание листьев (хвои), которые за время работы по обрыванию теряют много влаги. Зная общее число ветвей в соответствующей мутовке или в соответствующей трети кроны, определяют общую сырую массу ветвей (или сырую массу крупных и мелких ветвей) и хвои для всего модельного дерева. Масса побегов и хвои текущего года учитывается отдельно. С этой целью с модельных ветвей отделяются приросты текущего года и взвешиваются с хвоей и без хвои. Зная общее количество ветвей на дереве, путем расчета получают сырую массу побегов и хвои текущего года для всего дерева.

Листья (хвою) рассыпают на брезенте и берут из них средние пробы (0,5 кг) для химического анализа и для определения влажности (для хвои текущего года отдельно). Для определения влажности рекомендуется сушить среднюю пробу листьев (хвои) целиком.

Определение площади поверхности листьев (хвои). Для определения площади поверхности листьев из разных частей кроны каждого модельного дерева соответствующей породы собирают в пачки по 50-100 штук черешками в разные стороны (повторность 10-20-кратная). С помощью остро заточенной цилиндрической высечки (удобны специальные высечки для пыжей) вырубается столбик на всю толщину пачки (из крупных листовых пластинок можно высечь 2-3 образца). Высечки из каждой пачки помещаются в бюксы и взвешиваются в сыром виде и после высушивания до абсолютно сухого состояния. Зная число высеченных кружков, площадь одного кружка, среднюю массу, можно вычислить площадь листьев, приходящуюся в среднем на единицу их массы. Далее, имея данные об общей массе листьев данной породы на пробной площади, можно рассчитать

площадь их поверхности на единицу площади растительного сообщества (листовой индекс).

Определение площади поверхности хвои можно проводить различными методами, например по методу, описанному И. В. Гулидовой (1959). Из разных частей кроны модельных деревьев отбирается не менее 100 хвоинок, у каждой из которых определяется длина. Далее у 30-50 хвоинок определяется величина периметра на поперечном срезе под микроскопом с малым увеличением. Периметр рассчитывается как средний из трех измерений, выполненных в середине и с разных концов хвоинки. После соответствующих измерений вычисляется площадь поверхности хвоинки путем перемножения средней длины и периметра. Далее следует установить корреляцию между площадью поверхности и массой хвоинок. Для этого берут навески хвои от 0,2 до 1-2 г и подсчитывают число хвоинок в навеске. Зная площадь поверхности хвоинки, рассчитывают площадь поверхности, приходящуюся на единицу массы. Затем полученную величину пересчитывают на массу хвои модельного дерева и массу хвои древостоя на 1 га.

Определение массы генеративных органов. Для учета генеративных органов могут быть использованы те же ветви, которые были взяты для определения количества листьев или хвои. При стационарных исследованиях учет должен производиться дважды: во время цветения (или формирования мужских и женских стробилов у хвойных) и в период созревания плодов и семян (у хвойных учитываются двухлетние женские шишки).

На модельных ветвях определяется число генеративных органов (у хвойных отдельно учитываются женские шишки текущего года и предшествующих лет). При взвешивании собранных с ветвей шишек (или плодов у лиственных пород) берутся образцы на влажность.

Определение фитомассы подроста и подлеска. Для определения фитомассы производят пересчет растений подроста и подлеска (кустарникового яруса) с определением средней высоты растений. Учет можно производить на площадках размером 1 м² (1 x 1 м) или 4 м² (2 x 2 м) или на профилях шириной 2 м, регулярно расположенных на территории пробной площади.

Затем для каждого из основных видов, формирующих полог подроста и подлесок, выбирают средние по высоте и развитию экземпляры (по 10 штук), которые срезают под корень. У срезанных экземпляров определяют массу ствола, ветвей (с выделением побегов текущего года), листья (хвои с разделением на хвою текущего года и старших возрастов), берут образцы для химического анализа и определения содержания влаги. Найденные величины пересчитывают на число экземпляров данной породы на площади 1 га. Затем определяют общую фитомассу всех видов подроста и подлеска для данного типа леса при данной давности последнего нарушения.

Определение фитомассы подземных органов.

Учет корней растений древесного яруса, полога, подроста и подлеска. У каждого спиленного модельного дерева господствующего яруса

выделяют площадку для сбора и учета корней. Размер площадки надлежит устанавливать, исходя из средней площади питания одного дерева, которую определяют путем деления величины пробной площади (в м²) на число растущих на ней деревьев господствующего компонента древесного яруса. Затем площадки найденного размера закладывают вокруг модельных деревьев каждой породы, относящихся к господствующему компоненту древостоя, таким образом, чтобы модельное дерево находилось в центре.

Для сбора корней по наружной стороне площадки копают траншею шириной около 0,5 м и глубиной в зависимости от строения корневой системы (1,0-1,5 м или больше). Почву из траншеи откидывают на наружную сторону на подстеленный брезент. Затем поверхность площадки очищают от растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Далее снимают на разостланный брезент слой лесной подстилки, последовательно один за другим минеральные горизонты почвы и выбирают корни деревьев, растений подлеска и кустарничков. В месте прохождения стержневого корня или глубоко идущих якорных корней производят дополнительное углубление, чтобы полностью извлечь все глубоко проникающие корни. Обычно корни учитывают до глубины 1,5-2 м. Учет корней в более глубоких горизонтах почвы представляется очень сложной задачей, которую, однако, следует решать в тех случаях, когда количество корней, проникающих на большую глубину значительно. Живые и мертвые корни учитываются отдельно. Полуразложившиеся остатки корней учитывают вместе с мертвыми корнями.

Корни, собранные на брезент, отряхивают от частиц почвы и промывают водой. Корни диаметром <10 мм промывают на ситах, верхнее — с ячейками 3 мм, нижнее — 0,25 мм. Извлеченную почву после выбора из нее корней тщательно перемешивают и определяют ее объем, используя, например, ведро. Затем берут одно ведро почвы и отмывают оставшиеся мелкие корни на сите с ячейками 0,25 мм. Полученную массу корней пересчитывают на объем всей почвы и прибавляют к массе корней, непосредственно выбранных из почвы. Сначала извлечение корней производят из половины площадки. Это делается для зарисовки схемы распределения корней по генетическим горизонтам. Для этого на стенку траншеи, проходящей через середину площадки, в центре которой находится модельное дерево, накладывают металлическую сетку с квадратными ячейками размером 10x10 см, после чего на миллиметровой бумаге фиксируют распределение корней. Затем приступают к выбору корней из второй половины площадки.

После сбора всех корней извлекают из ямы комель. Комель тщательно очищают от приставшей к нему почвы (в необходимых случаях обмывают), взвешивают и выпиливают или вырубают из него образцы для химических анализов и определения влажности.

Для химического анализа корни отбирают отдельно по видам растений и не отмывают их водой во избежание выщелачивания химических элементов. Для очистки их ополаскивают спиртом на ситах (0,25 мм)

Каждый образец для анализа должен быть массой около 0,5 кг.

Второй способ (модификация метода, предложенного А. А. Молчановым и В. А. Губаревой, 1965) состоит в следующем. Вычислив площадь питания дерева определенного возраста, нужно очертить вокруг его основания круг, соответствующий площади питания. Далее необходимо обозначить сектор равный $1/5$ площади питания и в пределах сектора до глубины распространения основной массы корней (1-1,5 м) извлечь послойно (по генетическим горизонтам) почву с корнями. Затем из вынутой почвы отобрать все корни с разделением на живые и мертвые и почву вновь засыпать в шурф, соблюдая последовательность генетических горизонтов. С поверхности сектор обозначить системой колышков или ограничить проволокой. На одной из таких площадок через два года (на другой — через три и т. д.) вновь произвести раскопку и определить массу живых и отмерших корней. Получив данные по массе прироста корней (а также их отмирания) за 2, 3, 4, 5 и т. д. лет для деревьев разных классов возраста, можно выявить закономерности роста и отмирания корневых систем деревьев.

2. Методы изучения биологической продуктивности нижних ярусов лесных сообществ

Лесные сообщества являются многокомпонентными системами, которые характеризуются сложной вертикальной и горизонтальной структурой. В составе травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов лесных сообществ наблюдается большое разнообразие жизненных форм: кустарнички, полукустарнички, многолетние и однолетние травы, мхи и лишайники. В связи с этим изучение биологической продуктивности различных компонентов нижних ярусов требует применения разных подходов и вариантов методик.

На каждой учетной площадке проводят геоботаническое описание с определением общего проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, проективного покрытия отдельных видов растений и измеряют высоту ярусов.

Травяно-кустарничковый ярус. Для определения надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса наиболее часто используют площадки размером 1 x 1 м или 0,5 x 0,5 м, границы которых отмечают при помощи рамки соответствующего размера. На каждой площадке срезают все особи растений (на уровне поверхности подстилки) и их части, попадающие в отграниченную рамкой площадь. Срезанные растения разбирают по видам и взвешивают. Для кустарничков отдельно определяют массу листьев и стеблей. Листья и побеги текущего года учитывают отдельно. Определение массы отмерших растений каждого вида проводят отдельно.

Учет массы подземных органов растений травяно-кустарничкового яруса производится методом монолитов. Для этого закладывают площадки размером 25 x 25 см, на которых проводят отмывку корней из разных почвенных горизонтов на ситах с ячейками 0,25 мм. Площадки закладывают в 3-кратной повторности. Корни древесных растений при отмывке

отбрасывают. Луковицы, клубни и корневища следует учитывать отдельно, не соединяя их с корнями. Если необходимо проводить химические анализы корней, то их следует собирать вручную, механически очищая от почвы, а затем ополаскивать на ситах спиртом.

Мохово-лишайниковый ярус. При определении фитомассы мохово-лишайникового яруса размер учетных площадок составляет от 0,25 x 0,25 м до 1 x 1 м и зависит от состава и структуры мохово-лишайникового покрова. Необходимое число площадок определяется исходя из характера мохового покрова и заданной точности определения.

Мхи и лишайники срезают на уровне подстилки, разбирают по видам и взвешивают. Как правило, определяют массу каждого из основных доминантных видов и суммарную массу остальных видов отдельно для мхов и лишайников. В некоторых случаях можно ограничиться определением суммарных масс мхов и лишайников. Стебли мхов и талломы лишайников рекомендуется разделять на верхнюю (живую и растущую) и нижнюю (отмирающую и отмершую) части, которые следует взвешивать отдельно.

Определение годичной продукции. Травяно-кустарничковый ярус. Определение годичной продукции проводят после завершения роста побегов в текущем году одновременно с учетом общей фитомассы растений травяно-кустарничкового яруса на учетных площадках. С этой целью надземную фитомассу кустарничков, срезанную на учетной площадке, разбирают по видам, у каждого растения разделяют однолетнюю (текущего года) и многолетнюю части. Годичную продукцию составляют побеги текущего года с листьями. У кустарничков граница побега текущего года определяется по морфологическому признаку: круговому рубцу в месте прикрепления чешуи верхней боковой почки, дающей начало побегу текущего года. Дополнительным признаком может служить наличие у основания побега текущего года концевой части прироста предшествующего года (например, у черники).

Величина годичной продукции может быть выражена в единицах массы в сыром и (или) абсолютно сухом состоянии на единицу площади, обычно 1 м². Побеги текущего года с листьями каждого вида, собранные с каждой учетной площадки, взвешивают в сыром виде. Для определения абсолютно сухой массы пробы высушивают в сушильном шкафу при температуре 105 °С и снова взвешивают. Зная сырую и абсолютно сухую массу проб, рассчитывают среднюю величину годичной продукции каждого вида кустарничков на единицу площади в изучаемом фитоценозе.

Годичная продукция травянистых растений принимается равной запасу фитомассы надземных органов.

Мохово-лишайниковый ярус. Для определения величины годичной продукции мхов необходимо знать среднее число побегов на единицу площади, массу отрезка побега длиной 1 см и величину годичного линейного прироста побегов каждого вида. При учете общей фитомассы мхов отбирают средние пробы побегов каждого вида и определяют их сырую массу. В лабораторных условиях в пробе подсчитывают количество стеблей

определенного вида и от каждого побега отделяют верхнюю часть длиной 1 см. Пробы высушивают до абсолютно сухой массы при температуре 105 °С. Таким образом, для каждого вида определяют массу отрезков побегов длиной 1 см и общую массу пробы в абсолютно сухом состоянии, а также рассчитывают число стеблей на единицу массы. Соотношение данных сырой и абсолютно сухой массы пробы позволяет оценить содержание влаги в ней.

Для определения линейного годового прироста мхов разработаны различные методы. Выбор метода обусловлен сроками исследования и анатомо-морфологическими особенностями мхов. Следует отметить, что величина годового линейного прироста мхов существенно варьирует в пределах синузий, поэтому для более точной оценки роста особей необходимо брать образцы как из центральной, так и из периферической зон синузий (Тархова, 1971).

Метод перевязок. Метод перевязок заключается в перевязывании стеблей мхов белой ниткой на конце побега или на 10-20 мм ниже верхушек стеблей (Корчагин, 1960), или на нижней границе ассимилирующей (зеленой) части побега (Тархова, 1969). Последнее позволяет учитывать не только прирост, но и отмершую за сезон часть стебля. Обычно перевязывают от 20-40 до 50-100 шт. стеблей (Грабовик, Антипин, 1982; Максимов, 1982; Кошкарева, 1988; Грабовик, 1994). Для перевязки стеблей можно использовать капроновую или другую синтетическую нитку, концы которой закрепляют на леске, натянутой между двумя колышками.

Метод имеет ряд недостатков, т. к. во время перевязки стеблей может быть повреждена верхушка побега или нарушена естественная сомкнутость моховой дерновинки (особенно у видов, имеющих жизненную форму с высокой плотностью дерновинки), что приводит к остановке роста главного побега и формированию латеральных побегов (Солоневич, 1966). Небольшая синузия при изучении динамики роста с использованием этого метода может быть полностью уничтожена или необратимо повреждена. При проведении многолетних наблюдений на одних и тех же площадках неизбежно происходит небольшое смещение перевязок с одних стеблей на другие, поэтому метод перевязок можно использовать только при изучении достаточно больших по площади однородных участков синузий мхов с ортотропным ростом. Кроме того, этот метод нельзя использовать при изучении ритма прироста мхов в течение вегетационного периода.

Метод окрашивания. Метод окрашивания сходен с методом перевязок и заключается в окрашивании стебля на определенном расстоянии от верхушки мха (обычно 10 или 20 мм) (Корчагин, 1960). При помощи тонкой стальной проволоки наносится точка красной нитрокраской, которая сохраняется на стебле не менее двух лет. Для определения прироста стебля через определенный период времени измеряется расстояние между верхушкой и намеченной точкой. Метод окрашивания менее трудоемок, более точен и при его использовании меньше повреждаются верхушки стеблей по сравнению с методом перевязок. Метод окрашивания чаще используют для измерений прироста водных и полуводных мхов (Илометс,

1981).

Метод отметки положения кончика стебля на субстрате. При использовании этого метода фиксируется положение кончика растущего стебля: у эпилитных видов — несмывающейся краской, у эпифитных и эпиксильных видов — зарубками на древесине или вбитыми небольшими гвоздиками или булавками. Изменение положения конца стебелька за год относительно сделанной отметки покажет величину годового прироста (Корчагин, 1960). Этот метод наиболее пригоден для измерения прироста у мхов и печеночников с плагиотропным ростом.

Метод реперов. Измерения линейного прироста проводят на трансектах (линиях), проходящих через участки болота с различными растительными сообществами. На каждом выбранном участке, на расстоянии 10 см один от другого устанавливают 20 реперов (Корчагин, 1960; Слупо, 1970). Репер представляет собой коленчатую проволоку высотой 20 см с находящимся посередине коленом длиной 2 см. Колено (горизонтальная часть колышка) устанавливают вровень с верхушкой мха.

Замеры прироста (в мм) проводят ежемесячно в течение всего вегетационного периода. При невозможности проводить постоянные наблюдения число измерений прироста можно сократить до трех (весной, летом и в конце осени). Следует помнить, что длительность периода вегетации мхов зависит от среднесуточной температуры воздуха в конкретные годы, например, сфагновые мхи начинают развитие уже при температуре +4 °С.

Морфологический метод. Для использования этого метода необходимо иметь практический навык анатомо-морфологического анализа побегов у представителей различных таксономических групп мхов. Существуют виды с четкой морфологической границей годовых побегов. Например, для *Hylacomium splendens* характерно симподиальное ветвление, когда рост верхушки главной оси сильно отстает, а ее место занимает боковая ветвь, растущая в направлении главной оси (Словарь ботанических терминов, 1984); ежегодное образование нового этажа происходит в верхней части прошлогоднего побега. У некоторых видов листостебельных мхов и печеночников годовые побеги можно различать по величине и форме листьев, развивающихся в различное время вегетационного периода.

Методика определения линейного годового прироста лишайников слабо разработана, и оценка этой величины может быть выполнена лишь с определенной степенью приближения. Для определения годового линейного прироста кустистых лишайников, у которых в верхней части каждого подеция ежегодно образуется только одно новое ветвление, используется морфологический метод (Салазкин, 1937, Игошина, 1939; Андреев, 1954; Корчагин, 1960). Возраст живой части подеция и всей его сохранившейся части, включая отмершую, но еще не разложившуюся, может быть определен по числу основных ветвлений (или колен, заключенных между ними). Величина среднего ежегодного линейного прироста каждого подеция кустистых лишайников рода *Cladonia* может быть оценена путем

деления длины живой части главной оси подеция на число составляющих ее колен.

Линейный годичный прирост как кустистых, так и других форм лишайников оценивают методом повторных измерений. Для определения прироста кустистых или бокальчатых форм лишайников проводят перевязку подециев ниткой на некотором расстоянии от верхушки (0,5-1 см). Нитка должна закрепляться на подеции, находящемся во влажном состоянии, и располагаться в месте разветвления подеция для того, чтобы она не смещалась. Учитывая наличие интеркалярного роста, следует закреплять не одну, а 2-3 нити на каждой подеции. У одной из ниток оставляют длинные концы, к которым прикрепляют заметную бирку с номером экземпляра.

3. Методы изучения ценопопуляций растений

В последние годы при проведении экологического мониторинга стали широко использовать популяционный подход, который заключается в изучении ценопопуляций отдельных видов растений, слагающих растительное сообщество. Ценопопуляционный анализ позволяет наиболее полно выявить специфичность реагирования растений на различные экологические факторы, как на уровне отдельных особей, так и на уровне популяций.

Ценопопуляция (ЦП) — это совокупность особей одного вида в пределах однородного экотопа (Петровский, 1961). В связи с тем, что однородный экотоп занят одним фитоценозом, границы ценопопуляции совпадают с границами фитоценоза.

В ценопопуляционных исследованиях используется много признаков, характеризующих ценопопуляцию. Наиболее важными и реактивными из них являются плотность — количество особей на единице площади, и гетерогенность, т. е. наличие в составе ценопопуляции особей, различающихся по возрасту и жизненности (виталитету) (Куркин, Матвеев, 1981; Злобин, 1984). Именно эти признаки наиболее полно отражают связь ценопопуляции растений с экологическими факторами. Для оценки их варьирования в пределах контуров ценопопуляции используют комплексно-статистический подход (Рысин, Казанцева, 1975).

Выбор счетной единицы. Изучение ценопопуляции растений требует анализа образующих их особей, и для растений ряда биоморф очень важен вопрос выбора счетной единицы. Этот вопрос относительно легко решается, если особи растений генеративного происхождения, т. е. формируются из семян, и четко отграничены друг от друга. У растений, возникающих в процессе вегетативного размножения, за особь принимается система парциальных кустов, связанная между собой подземными органами. В таких случаях за счетную единицу принято считать отдельный парциальный куст (Злобин, 1961; 1984; Смирнова, 1976; Куркин, Матвеев, 1981). Существует немалое число видов, у которых первичная особь со временем распадается на вторичные особи. Учет численности этих видов А. А. Уринов с соавторами (1970) предлагает проводить двумя способами. 1) учитывать только первичные особи; 2) считать каждую особь, в том числе вторичную.

Любая особь растений характеризуется определенным набором качественных и количественных признаков, которые выступают в качестве параметров ее морфологического статуса. Количественные признаки используют при исследовании онтогенетических адаптации, при оценке жизненного состояния и построении виталитетных спектров.

Возрастное состояние — это совокупность возрастных признаков, характеризующих этап онтогенетического развития особи. Онтогенез особи — это генетически обусловленная последовательность всех этапов ее развития от возникновения до старения и отмирания.

Возрастной состав ценопопуляции. Распределение особей в ценопопуляции по возрастным состояниям называется возрастным спектром или спектром возрастных состояний. Спектр может быть выражен в абсолютных числах или процентах от общего числа особей и представлен в виде таблицы, гистограммы или графика.

По соотношению разных возрастных групп растений различают 3 типа ценопопуляции: инвазионную, нормальную и регрессивную, — которые характеризуют позицию и жизнеспособность вида в среде исследуемого фитоценоза (Работнов, 1950).

Инвазионная ценопопуляция — это ценопопуляция, не способная к самоподдержанию и зависимая от внесения зачатков извне. Такая ценопопуляция состоит преимущественно из молодых (виргинильных) особей: 1) только из семян, занесенных извне; 2) из семян и проростков; 3) из семян, проростков, имматурных и виргинильных растений. Гистограмма возрастного спектра таких популяций обычно имеет левостороннюю асимметрию.

Нормальная ЦП способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем, либо тем и другим одновременно. В возрастном спектре таких ЦП содержатся особи всех возрастных состояний (ЦП нормальная, полночленная) или особи какого-либо возрастного состояния отсутствуют (ЦП нормальная, неполночленная). Неполночленность ЦП может быть следствием влияния экзогенных (внешних по отношению к ЦП) и эндогенных (биологических свойств вида) факторов.

Регрессивная ЦП имеет повышенную долю субсенильных и сенильных растений при почти полном отсутствии виргинильных особей и не способна к самоподдержанию. Такие ЦП недолговечны и со временем полностью выпадают из сообщества. В гистограммах возрастных спектров таких популяций отмечается правосторонняя асимметрия.

Различные стрессовые воздействия (например, атмосферное промышленное загрязнение) на ценопопуляции вполне четко проявляются в характере возрастных спектров. Они становятся неполночленными и/или правосторонними.

4. Диагностические признаки жизненного состояния деревьев в условиях атмосферного загрязнения

Воздействие атмосферного загрязнения на растение — сложное биохимическое явление, затрагивающее в первую очередь метаболические и

физиологические процессы и разрушающее ультраструктуру клеток листа. По мере разрушения внутриклеточных структур начинают проявляться внешние, визуально наблюдаемые повреждения и отклонения от нормы у ассимиляционных органов и других частей растений. Степень воздействия загрязнителя на растение зависит не только от его концентрации и продолжительности действия, но и от видовой принадлежности и толерантности растений к загрязнителю, от стадии онтогенеза, сезона года и состояния окружающей среды (температуры, влажности воздуха и почвы, условий освещенности, ветра, условий минерального питания и пр.).

В процессе многолетних исследований жизненного состояния лесных фитоценозов были выявлены следующие диагностические признаки повреждения деревьев промышленным загрязнением:

- 1) хлорозы и некрозы ассимиляционных органов;
- 2) снижение продолжительности жизни хвои;
- 3) снижение охвоенности крон с нарушением распределения фитомассы хвои по высоте крон;
- 4) ускоренное отмирание ветвей основной кроны; снижение линейного прироста оси ствола и ветвей;
- 5) ослабление побегообразования вследствие отмирания ветвей основной кроны с одновременным усилением образования короткоживущих побегов из спящих почек;
- 6) снижение радиального прироста древесины ствола и скелетных ветвей;
- 7) изменение габитуса молодых деревьев, превращение их в кустообразную или псевдостланиковую форму;
- 8) гибель деревьев с полной деградацией древостоя.

Для целей полевой индикации загрязнения и оценки жизненного состояния деревьев наиболее часто используют первые пять признаков.

Поскольку различия в химическом составе загрязнителей, их концентрации, длительности разовых, эпизодических, систематических или постоянных воздействий вызывают неодинаковые ответные реакции растений, при этом их внешнее отображение часто неспецифично (или недостаточно специфично), без специальных химических анализов не всегда возможно отличить влияние одного загрязнителя от другого. Кроме того, атмосферные выбросы промышленных предприятий представляют собой, как правило, сложные смеси различных по химическому составу газов и твердых частиц. Их совместное действие на растение бывает синергическим (взаимно усиливающим), просто суммарным или антагонистическим, а симптомы повреждения листьев несколько отличаются от симптомов влияния главного загрязняющего агента, действующего в одиночку. Все это предопределило описание повреждений листьев не для одиночных загрязнителей, а для их смесей, типичных для тех или иных промышленных предприятий.

Диагностические признаки повреждения ассимиляционных органов деревьев при воздействии различных типов загрязнения

Основным диагностическим признаком повреждения

ассимиляционных органов растений атмосферным загрязнением является наличие хлорозов и некрозов на хвое или листьях. Однако этот признак недостаточно специфичен, поскольку хлорозы и некрозы могут возникать в результате действия других факторов: недостатка или избытка питательных веществ почвы, высоких и низких температур, засухи, подтопления корневых систем, а также в результате деятельности вредителей и различных патогенов. Для выявления воздействия фактора атмосферного загрязнения необходимо проводить обследование участков леса на разном удалении от источника загрязнения.

Далее рассматриваются диагностические признаки повреждений ассимиляционных органов растений для наиболее распространенных источников загрязнения: металлургических комбинатов, предприятий по производству минеральных удобрений и тепловых электростанций, работающих на угле.

На медно-никелевых комбинатах основными загрязнителями являются диоксид серы и тяжелые металлы (Ni, Си, Со).

Возрастная чувствительность листьев. Наименьшей чувствительностью обладают растущие хвоя и листья, наибольшей — полностью закончившие рост. Старая хвоя обладает промежуточной чувствительностью, однако из-за усиливающихся с возрастом нарушений в структуре кутикулы и покрывающих ее волосков происходит зимнее и ранневесеннее иссушение хвоинок, и они преждевременно опадают. Более сильные повреждения хвои прежних лет связаны также с большей длительностью воздействия на нее загрязнителей.

Характер повреждений хвои и листьев. У хвои сосен и елей хлорозы желтоватого, желтого и оранжевого цвета в виде точек, поясков, пятен и сплошных участков, охватывающих обычно верхнюю часть хвоинок. Некрозы белесоватого, коричневого или бурого цвета появляются сначала на кончиках хвоинок и распространяются к основанию. У сосен может наблюдаться деформация и неравномерный рост хвоинок. Лиственницы более устойчивы к хроническому загрязнению, но весьма чувствительны к высоким концентрациям выбросов. Хлорозы, переходящие в некрозы, возникают менее чем через сутки после аварийных выбросов.

У лиственных пород хлорозы желтого, кофейного или красноватого цвета, межжилковые и краевые. При длительном загрязнении переходят в некрозы красно-бурого, бурого или черного цвета. Крупные жилки листьев и часть прилегающего к ним мезофилла повреждаются позже других тканей.

Подрост хвойных и лиственных пород и невысокий подлесок, защищенные пологом взрослого древостоя, повреждаются меньше, что особенно справедливо для экземпляров, находящихся зимой под снегом.

На заводах по получению алюминия основными загрязнителями являются соединения фтора, преимущественно фтористый водород, и диоксид серы.

Возрастная чувствительность листьев. Наибольшей чувствительностью обладают растущие хвоя и листья, наименьшей —

закончившие рост.

Характер повреждений листьев. Типичные формы некрозов при воздействии фтора — верхушечные и краевые, т. е. места наиболее активных процессов функционирования ассимиляционных органов. У хвойных пород некроз приурочен к верхней части хвоинки и имеет буровато-красный цвет, за что получил название «ожога верхушки хвои». Повреждение может охватывать треть, половину и даже всю хвоинку. При нескольких сублетальных фумигациях некроз распространяется порциями к основанию хвоинок, причем число эпизодов загрязнения можно определить по более темным поясам, отделяющим некротические участки друг от друга. Пораженная фтором ткань отделяется от зеленых, неповрежденных частей хвои четкой, резкой границей, иногда с грязно-зеленой каймой.

Низкие концентрации при их повторном или продолжительном действии приводят к накоплению фтора в многолетней хвое, вызывают ее повреждение и опадание. В первую очередь страдают старые и ослабленные деревья. Сосны, ели и лиственницы относятся к чувствительным видам к данному типу загрязнения.

У лиственных пород возникновению некрозов обычно предшествуют верхушечные и краевые светло-зеленые хлорозы, меняющие затем окраску на красно-коричневую, коричневую или бурую. У листьев сложной конфигурации некрозы захватывают выемки и доли листа. Расширение повреждения идет вглубь и к основанию листьев, так что впоследствии остаются нетронутыми несколько главных жилок с незначительной частью зеленого по цвету мезофилла листа. Сухие некротированные части листьев выкрашиваются, оставляя на дереве живые остатки листьев.

На предприятиях по производству минеральных удобрений основными загрязнителями являются диоксид серы, оксиды азота (в основном диоксид азота), аммиак, фтор.

Возрастная чувствительность листьев. Фтор повреждает растущие листья, диоксид серы — закончившие рост, таким образом, повреждаются хвоя и листья различного возраста и фаз роста.

Характер повреждений листьев довольно пестрый из-за участия нескольких загрязнителей. Диоксид азота при одиночном действии — слабый токсикант, вызывающий неспецифический, порой временный хлороз. В смеси с диоксидом серы дает синергический, усиливающий повреждение эффект. При умеренных воздействиях загрязнителей хвоя старых возрастов приобретает тусклый грязно-зеленый цвет, при повторных эпизодах желтеет и преждевременно опадает. При выбросах высокой концентрации на старой хвое и листьях возникают хлорозы, тогда как на молодых наблюдаются некрозы оранжевого, красно-коричневого или бурого цвета. Хлорозы и некрозы краевые, верхушечные, межжилковые. На хвоинках наблюдаются точечные повреждения, пятна, темноокрашенные пояски. Характерна частичная или полная дефолиация деревьев. У лиственных пород отмечается более раннее пожелтение и опадание листьев.

Многолетние выбросы оксидов азота и аммиака вызывают изменения в

почвенном содержании азота и приводят к бурьянистому разрастанию нитрофильных растений.

Работающие на угле электростанции выбрасывают в основном диоксид серы, оксиды азота, кальций, калий, магний и различные микроэлементы.

Возрастная чувствительность листьев. Более чувствительны закончившие рост хвоя и листья.

Характер повреждения листьев. Точечные или пятнистые хлорозы желто-зеленого или желтого цвета, порой имеющие временный характер и исчезающие после прекращения воздействия (например, при перемене направления ветра) или благоприятного изменения погоды (например, дожди после засушливого периода).

Следует отметить, что в отличие от синергического или аддитивного (суммарного) действия диоксида серы в совокупности с тяжелыми металлами или фтором, приводящего к полному распаду растительных сообществ и эрозии почвенного слоя, примесь частиц щелочных металлов, необходимых для питания растений (кальция, магния, калия) имеет антагонистический характер и снижает неблагоприятное для деревьев действие избыточных количеств диоксида серы.

Леса вокруг небольших по мощности, а также крупных, но работающих на низко сернистом топливе электростанций, в течение многих лет не обнаруживают признаков внешних повреждений хвойных и лиственных пород. Угнетению и гибели подвергаются чувствительные к диоксиду серы лишайники и мхи. При хроническом загрязнении несколько сокращается продолжительность жизни хвои. Полное улавливание твердых частиц из труб электростанций приводит к созданию более жесткого воздействия оксидов серы и азота на растения. Неблагоприятные метеорологические условия усиливают действие этого, довольно мягкого для древесных растений типа загрязнения.

Сопоставление рассмотренных выше сведений о специфике повреждений дает возможность убедиться, что, несмотря на некоторые отличия, атмосферные выбросы разных промышленных предприятий вызывают сходные симптомы. В ряде случаев различия в повреждениях нечетки и без дополнительных химических анализов невозможно точно установить, какой именно фитотоксикант вызвал повреждение.

Оптимальное время обследования состояния деревьев

Обследование древостоев хвойных пород с целью определения их жизненного состояния возможно в любое время года, если деревья не покрыты снегом. Наименьшее количество хвои отмечается весной, незадолго перед распусканием почек, наибольшее — после завершения роста побегов и хвои. В таежной зоне в естественных условиях (фон) наблюдаются два максимума некрозов: ранней весной, при переходе от отрицательных к положительным температурам и в конце вегетационного периода. Оптимальное время для наблюдений и проведения исследований — от второй половины июля до первой половины августа, когда закончен рост

побегов и вновь образовавшаяся хвоя становится восприимчивой к воздействию большинства загрязнителей. Оценку жизненного состояния лиственных древостоев в условиях загрязнения целесообразно проводить во вторую половину лета, примерно за 2-3 недели до появления первых признаков пожелтения фоновых (контрольных) древостоев. В первую половину вегетации, когда листья еще не закончили рост, они редко обнаруживают некротические повреждения (исключение составляют случаи очень высоких концентраций загрязнителей и воздействие фтористых соединений). Обследование деревьев в этот период может привести к неправильной, заниженной оценке воздействия промышленных выбросов на лесные сообщества.

5. Принципы и методы анализа давности и периодичности пожаров

Во время пожаров в результате воздействия высоких температур часто наблюдается частичное или полное повреждение и отмирание камбиального слоя стволов деревьев. По краям поврежденного участка происходит образование каллусной ткани, которая в процессе последующего периода жизни дерева постепенно наплывает на поврежденный участок, закрывая его полностью или частично.

В случае полного зарастания поврежденного участка его наличие может быть выявлено только на спиле, при неполном зарастании след повреждения (пожарный шрам) регистрируется при визуальном осмотре ствола.

Метод определения давности повреждений на стволах деревьев основан на том, что на участках с отмершим в результате термического воздействия или механически уничтоженным камбиальным слоем прекращается образование клеток древесины. Давность повреждения определяется как разность числа годовых слоев древесины, сформировавшихся на неповрежденном и поврежденном участках ствола.

Анализ признаков пожарного происхождения повреждений стволов деревьев. Существующая неопределенность при определении причины возникновения повреждений стволов деревьев: температурное повреждение во время пожара или механическое повреждение непожарного происхождения вызывает необходимость анализа дополнительных признаков (Молчанов, 1954; Arno, Sneck, 1977; Zackrisson, 1977; Madany et al., 1982; Dieterich, Swetnam, 1984; Payettes et al., 1989).

Совпадение давности повреждения у большого числа особей. Одним из важных признаков пожарного происхождения повреждений является точное совпадение давности их возникновения у нескольких деревьев.

Анализ частоты повреждений, выполненный на 260 поврежденных деревьях в условиях Кольского полуострова, показал, что на каждые 100 лет жизни дерева приходится в среднем ≈ 1 повреждение, т. е. вероятность повреждения дерева в течение конкретного года составляет $\approx 10^{-2}$. Вероятность случайного совпадения давности повреждения нескольких деревьев равна произведению вероятностей и для 5 деревьев составляет 10^{-10} ,

Таким образом, случайное совпадение повреждений у 5 деревьев является практически невероятным за время существования биосферы, которое составляет 10^9 лет.

Приведенные данные показывают, что точное совпадение давности повреждения даже у 5 деревьев всегда означает неслучайность их повреждения и позволяет с высокой вероятностью предполагать, что причиной этих повреждений является пожар.

Наличие обугленных участков на: а) прилегающей к месту повреждения части корки (при первом повреждении) или б) открытой древесине шрама (при повторном и следующих повреждениях) однозначно указывает на наличие пожара. По мнению многих исследователей, достаточно даже одного измерения (модельного дерева) для установления давности пожара при наличии обугленных участков корки или древесины вблизи поврежденной области (Fritts, 1972; Zackrisson, 1977; Dieterich, Swetnam, 1984; Brown, Swetnam, 1994).

В лесах Кольского полуострова участки обугленной корки сохраняются до 90 лет после пожара, при этом их относительная площадь не превышает долей процента. Уже через 60 лет после пожара у основания деревьев относительная площадь обугленной корки составляет $\approx 2\%$, а в областях ствола, близких к пожарному шраму, обугленная кора практически не встречается. Поэтому наличие участков обугленной корки позволяет установить причину повреждения ствола (при первом повреждении дерева пожаром) только при небольшой давности пожара (до 40-60 лет). При значительной давности пожара, обугленные участки сохраняются только на древесине шрамов от предшествующих пожаров.

Овальная (яйцевидная) или треугольная форма повреждения, при этом широкая часть расположена в основании ствола. Этот признак многие исследователи лесов на территории Северной Америки рассматривают как характерный для повреждения стволов деревьев пожарами (Arno, Sneek, 1977; Barret, Arno, 1988; Kaennel, Schweingruber, 1995). В европейских сосновых лесах из сосны обыкновенной форма пожарного шрама с расширением к основанию дерева регистрируется, по данным И. С. Мелехова (1948), приблизительно в 50-60 % случаев, а в условиях Кольского полуострова — менее чем в 50 %. Таким образом, форма повреждения не всегда является признаком, однозначно свидетельствующим о причине возникновения повреждения. Следует отметить, что треугольная форма пожарных шрамов наблюдается обычно при большой сбежистости ствола, когда диаметр ствола у основания дерева на 30-50 % больше, чем диаметр на высоте 1,3 м.

Наличие резкого изменения радиального прироста деревьев после пожара. На примере сосновых лесов (*Pinus sylvestris*, *P. resinosa* Ait., *P. banksiana* Lamb.) европейского и американского Севера было показано, что может наблюдаться любой из вариантов изменения прироста после пожара: увеличение, уменьшение или отсутствие изменений (Мелехов, 1948; Молчанов, 1954; Курбатский, 1970; Dieterich, Swetnam, 1984; Bergeron,

Bnsson, 1990; Арбатская, Ваганов, 1996; Горшков, 2001).

Анализ факторов, вызывающих повреждения стволов деревьев в бореальных сосновых лесах, позволяет заключить, что главными признаками, которые должны использоваться при идентификации происхождения шрамов на стволах деревьев, являются: 1) наличие обугленных участков корки (при первом повреждении) и обугленных участков древесины (при втором повреждении) и 2) совпадение давности повреждения у нескольких деревьев. Отсутствие обугленных участков на открытой поверхности мертвой древесины шрамов поврежденных деревьев — признак отсутствия пожаров в течение периода с момента возникновения повреждения до момента регистрации. Это утверждение обосновано тем, что открытые участки древесины всегда обугливаются во время пожаров, т. к. интенсивность и продолжительность горения в непосредственной близости от стволов деревьев в 1,5-2 раза выше, чем на остальной территории из-за повышенной сухости и более значительного запаса опада и подстилки.

Причины непожарных повреждений стволов деревьев

Повреждения камбия на стволах деревьев могут быть вызваны не только пожарами, но и другими причинами: деятельностью крупных животных, единичными и групповыми ветровалами (Формозов, Исаков, 1963; Zackrisson, 1977, Kaennel, Schweingruber, 1995). Однако анализ встречаемости крупных животных (лосей, медведей) в лесах Севера показывает, что животные, как правило, являются причиной повреждения единичных деревьев.

Массовые ветровалы приводят к полной гибели древесного яруса на значительной территории, но вызванные падением деревьев повреждения других особей регистрируются в пределах относительно небольшой полосы, окаймляющей территорию ветровала (Турков, 1979; Qume, 1995). Падение деревьев при единичных и групповых ветровалах (ветровалы, захватывающие менее 3 % площади) вызывает повреждение стволов у единичных соседних деревьев.

Литература:

1. А н д р е е в а, Е.Н. Методы изучения лесных сообществ / Е. Н. Андреева [и др.] СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002, 240 с.