

Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ЛЕСА»

ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ В ЛЕСОВОДСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Монография



Москва
Издательство Московского государственного университета леса
2007

УДК 630*561.24

Д33

Авторы: М. С. Александрова, В. В. Коровин, С. А. Коротков,
А. М. Крылов, В. А. Липаткин, Д. Е. Румянцев, Д. К. Николаев,
П. Г. Мельник, О. В. Степанова, Л. В. Стоноженко

Рецензенты: доктор биологических наук М. Г. Романовский, замести-
тель директора по науке Института лесоведения РАН;
доктор биологических наук А. С. Демидов, директор Главного
Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН

Дендрохронологическая информация
Д33 **в лесоводственных исследованиях: монография / Под ред.**
В. А. Липаткина, Д. Е. Румянцева. – М. : ГОУ ВПО МГУЛ, 2007. – 137 с.

ISBN 5-8135-0396-X

В монографии излагаются общие вопросы методологии и методики использо-
вания дендрохронологической информации в лесоводственных исследованиях.
Приводятся результаты исследований экологических и генетических факторов
продуктивности еловых лесов в условиях южной тайги и путей ее повышения.
Для специалистов в области дендрологии, лесоведения и лесоводства.

УДК 630*561.24

ISBN 5-8135-0396-X

© М. С. Александрова, В. В. Коровин,
С. А. Коротков, А. М. Крылов,
В. А. Липаткин, Д. Е. Румянцев,
Д. К. Николаев, П. Г. Мельник,
О. В. Степанова, Л. В. Стоноженко, 2007
© ГОУ ВПО МГУЛ, 2007

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

ВВЕДЕНИЕ.....	5
---------------	---

ГЛАВА 1. ОЧЕРК ИСТОРИИ ДЕНДРОХРОНОЛОГИИ С ЛЕСОВОДСТВЕННОЙ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ

<i>Д.Е. Румянцев</i>	9
1.1 Первые сведения об изменчивости годичных колец.....	9
1.2 Зарождение классической дендрохронологии.....	15
1.4 Советская научная школа дендрохронологии	18

ГЛАВА 2. ГЕНЕТИКО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ.....

2.1 Естественный отбор и перспективы искусственного отбора на увеличение радиального прироста в популяциях разных видов хвойных <i>В.В. Коровин, Д.Е. Румянцев</i>	23
2.2 Методологические подходы к выделению генотипических компонент в изменчивости величины радиального прироста (на примере межвидовой и внутривидовой изменчивости ели) <i>Д.Е. Румянцев, П.Г. Мельник, М.С. Александрова</i>	33
2.3 Методика дендрохронологической диагностики отдельных наследственных экологических свойств (на примере разных видов елей) <i>Д.Е. Румянцев, М.С. Александрова</i>	42
2.4 Диагностика наследственных экологических свойств у деревьев ели из одной популяции, отличающихся по фену формы семенной чешуи <i>Д.Е. Румянцев</i>	51
2.5 Географическая дифференциация популяций ели Русской равнины по фену формы семенной чешуи и скорости роста <i>Д.Е. Румянцев</i>	55
2.6 Дендрохронологически реконструированная динамика рангов по продуктивности и качеству древесины у разных провиниенций ели в географических культурах <i>Д.Е. Румянцев, П.Г. Мельник, О.В. Степанова</i>	74

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ	
АСПЕКТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ.....	82
3.1 Изменчивость радиального прироста в связи с изменчивостью линейного и объемного прироста. <i>Д.Е. Румянцев, Д.К. Николаев</i>	<i>77</i>
3.2 Влияние климатических факторов на прирост ели европейской в раз- ных частях ареала <i>В.А. Липаткин, Д.Е. Румянцев</i>	<i>101</i>
3.3 Выявлении климатической обусловленности в колебаниях радиального прироста методом корреляционного анализа: обсуждение адекватности подхода и причин возникающих затруднений. <i>В.А. Липаткин, Д.Е. Румянцев, Л.В. Стоноженко, С.А. Коротков, А.М. Крылов.....</i>	<i>113</i>
3.4 Анализ влияния экологических факторов на технические свойства древесины ели <i>Д.Е. Румянцев, П.Г. Мельник.....</i>	<i>125</i>
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	135
СПИСОК АВТОРОВ.....	138

ВВЕДЕНИЕ

Немецкому экологу Генриху Вальтеру, автору капитального труда, посвященного экофизиологической характеристике растительности земного шара [1], довольно четко удалось обрисовать трудности полевых экофизиологических исследований по сравнению с лабораторными:

- 1) невозможность использовать чувствительную стационарную аппаратуру;
- 2) необходимость вести наблюдения в течении всего вегетационного сезона;
- 3) необходимость многократных и долговременных исследований, повторяющихся из года в год;
- 4) невоспроизводимость опытов по желанию экспериментатора, ведь погодные условия на объекте и предыстория объекта каждый раз будут различными.

В полевых экофизиологических исследованиях «эксперимент обычно осуществляет сама природа (засуха, резкое похолодание и т.д.) экологу же остается в нужный момент и подходящим способом установить результат этого эксперимента измерениями». Основная проблема при таком подходе – это оказаться в нужное время и в нужном месте, там, где происходит этот «эксперимент», а затем желательно несколько раз дожидаться его

повторения природой. Для решения подобной задачи требуется значительный отрезок человеческой жизни, и что также немаловажно - его длину сложно предсказать заранее.

В том случае, когда мы работаем с древесными растениями, поставленная задача может быть в значительной степени упрощена – годовичные кольца регистрируют в своей изменчивости результаты множества экспериментов поставленных природой над растением в течении его жизни. Ретроспективный анализ изменения ширины годовичного кольца и иных его параметров в зависимости от изменения экологической обстановки может много дать для понимания закономерностей роста древесных растений в естественных условиях.

Знание закономерностей роста древесных растений, закономерностей накопления ими древесины представляет фундаментальный интерес для лесного хозяйства. Лабораторные исследования продукционного процесса не дают полноценных знаний о закономерностях роста растения в условиях экосистемы. Все тот же Генрих Вальтер отмечал, что «детальное знание каждой отдельной функции растения при строго определенных условиях с одним изменяющимся фактором еще не означает понимания поведения растения в целом, поскольку растение находится в непрерывно изменяющейся окружающей среде и в условиях конкуренции с другими растениями»

Таким образом, полевые экофизиологические исследования древесных растений крайне важны для развития лесных наук, так как дают объективные данные о влиянии экологических факторов на накопление древесины в условиях экосистемы. Дендрохронологический метод в свою очередь весьма ценен для полевых экофизиологических исследований, так как дает информацию о влиянии экологической обстановки вегетационного сезона на продуктивность в большом числе повторностей. Подобного рода

информация, полученная не ретроспективно, а путем прямых регулярных наблюдений потребовала бы целой человеческой жизни.

Будучи информационно продуктивнее непосредственных наблюдений, дендрохронологический метод имеет и серьезные ограничения к применению. Поиск методов, позволяющих снимать эти ограничения, представляется весьма перспективным направлением исследований, так как их знание в дальнейшем позволит исследователям получать значительную информационную прибыль.

Впервые термин дендрохронология был использован С. Эрландссоном в 1936 году [2]. Определения дендрохронологии как науки приводилось неоднократно, и соответственно они несколько отличаются в разных работах. Для того, чтобы четко провести границу между классическими лесоводственно-таксационными методами и лесной дендрохронологией авторами использована собственная система определений. Она не претендует на универсальность, единственная цель ее в ведении - это исключить последующие дискуссии, основанные на несколько различном толковании терминов. В данной работе мы будем пользоваться следующей системой обозначений:

Дендрохронология – наука, изучающая изменчивость годичных колец, используя при этом ряды годичных колец, в которых известен год формирования каждого годичного кольца

Дендрохронологическая информация – это информация, полученная на основе изучения изменчивости годичных колец при условии знания года формирования каждого годичного кольца.

Древесно-кольцевая информация – информация, полученная на основе анализа годичных колец с необязательной привязкой к году формирования годичного кольца. Дендрохронологическая информация, таким образом это лишь часть древесно-кольцевой информации.

Дендроклиматическая информация – дендрохронологическая информация, полученная в связи с анализом влияния климата на изменчивость годовых колец

Представленная монография объединяет в себе результаты апробации некоторых методологических и методических подходов к исследованию генетических и экологических аспектов продуктивности лесов, выполненной на материале еловых лесов подзоны южной тайги.

Стихийно сложившийся авторский коллектив объединил в себе аспирантов, старших преподавателей, доцентов, профессоров представляющих разные кафедры Лесного факультета МГУЛ – лесоводства и подсочки леса; экологии и защиты леса; селекции, генетики и дендрологии; ботаники и физиологии растений; лесной таксации и лесоустройства, а также научных сотрудников организаций, подведомственных РАН. Данный факт сам по себе уже свидетельствует о востребованности дендрохронологической информации в разных сферах науки о лесе. Авторский коллектив планирует продолжать сотрудничество и надеется, что дальнейшее расширение области применения дендрохронологической информации, совершенствование методологических и методических подходов к ее использованию обеспечит существенный прогресс наших знаний в области лесоведения, являющихся залогом успешности при проектировании любого рода лесохозяйственных мероприятий.

Данная работа была выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (05-04-48614).

Литература

1. Вальтер, Г. Растительность земного шара. Экофизиологическая характеристика. Т. II. Леса умеренной зоны. Под ред. Т.А. Работнова. — М.: Прогресс, 1974. — 423 с.
2. Шиятов С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы. // Проблемы ботаники на Урале. / Записки Всесоюзного ботанического общества, Вып. 6. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. — С.53–81

Глава 1. ОЧЕРК ИСТОРИИ ДЕНДРОХРОНОЛОГИИ С ЛЕСОВОДСТВЕННОЙ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ

1.1 Первые сведения об изменчивости годичных колец

Древесина издавна использовалась как материал для срубных построек. Вероятно, что первые наблюдения над строением годичных колец деревьев были связаны с оценкой качества древесины. Так русские крестьяне ценили древесину сосны, для которой были характерны узкие годичные кольца и значительный процент поздней древесины в годичном кольце. Д.Н. Кайгородов [7] описывает эти народные представления следующим образом: «Самую ценную древесину дает сосна, выросшая на так называемых боровых, т.е. свежих, песчаных, возвышенных местах, а также на возвышенностях с каменистой почвой. На таких местах она образует обыкновенно чистые сосновые леса без примеси других древесных пород (за исключением можжевельника) и имеет древесину мелкослойную, плотную, смолистую, крепкую, прочную и желто-красного цвета, которая у свежесрубленных и смоченных дождем деревьев является почти огненно-красной. Такая сосна носит в различных местностях России названия рудовой, кандовой, лутичной, жаровой и др.

Сосна же, растущая на местах низменных, сырых, в смеси обыкновенно с елью, березой, осиной и др., имеет древесину крупнослойную, рыхлую, менее крепкую и далеко не столь прочную как рудовая. Такая сосна носит название мяндовой, мяндошной, мочежинной, молодяковой, селяковой, пресной и др.». Очевидно, что на дописьменном этапе накопления знаний многие народы могли уже обладать первичной информацией о связи между типом леса, особенностями строения годичных колец и качеством древесины. Точно также годичные кольца по видимому издавна использовались для определения возраста деревьев.

Первые письменные упоминания годовичных колец содержат труды «отца ботаники», эллинского мыслителя Теофраста (Теофраста), ученика Аристотеля, жившего в 372–287 г.г. до нашей эры. В своем капитальном труде «Исследование о растениях» [25] он дает сводку ботанических и растениеводческих знаний своего времени. В числе прочего он упоминает и о существовании годовичных колец у деревьев.

Так он отмечает «Пихта многослойна, вроде луковицы, под видимым слоем всегда есть еще другой – они и составляют целое дерево.» Отмечается это и в других местах, например «Плотники говорят, что ядро есть в каждом дереве, виднее же всего оно у пихты: оно состоит у нее из круговых слоев наподобие коры.» По-видимому, знал он и о существовании возрастного тренда в изменчивости годовичных колец, о разной структуре их у разных видов деревьев. Более уверенно говорить об этом нельзя – как отмечает автор использованного нами перевода К.Б. Шишкин перевод Теофраста сложен – труден язык, манера изложения, не всегда последовательна терминология...

Труды Леонардо да Винчи оказали малое влияние на течение научной мысли, но изложенные в них наблюдения во многом предвосхитили свое время. В «Трактате о живописи» [11], составленном из записей Леонардо да Винчи в XVI веке содержится следующий отрывок: «Круги древесных ветвей показывают число их лет и то, какие были более влажными и более сухими, смотря по большей и меньшей их толщине. И так показывают они страны света, смотря по тому, куда они обращены, потому что более толстые обращены более к северу, чем к югу и, таким образом, центр дерева по этой причине ближе к его южной, чем к северной коре. И хотя это живописи ни к чему, все же я об этом напишу, дабы опустить возможно меньше из того, что известно мне о деревьях».

Карл Линней в своем труде, опубликованном в 1747 г. [12] отмечал что: «Возраст большинства деревьев исчисляется по смоляным, или внут-

ренним кольцам», а также что: «Летопись более суровых и легких зим определяется по внутренним кольцам у большинства деревьев, особенно у дуба».

Первой российской работой, посвященной изменчивости годовичных колец, был труд А.Н. Бекетова «О влиянии климата на возрастание сосны и ели» опубликованный в 1868 году [1]. Ширина годовичного кольца интересовала его в первую очередь как индикатор механических свойств древесины. Им в частности отмечалось, что для полноценного изучения влияния климата на ширину годовичного кольца необходимо учесть еще и влияние почвы, от качества которой ширина кольца также зависит. Бекетов интересовала изменчивость годовичных колец практически всех основных лесобразующих пород, но в своей статье он ограничился лишь хвойными: сосной, елью, лиственницей и сосной сибирской. Он отмечает, что породы различно реагируют на один и тот же экологический фактор, например он пишет: «Сырая почва способствует напр. утолщению слоя елей, производя обратное явление у сосны. Кроме того, самая плотность древесины не у всех деревьев определяется тонкостью годовичных слоев нарастания. Хвойные вообще становятся более плотными с уменьшением толщины слоев, лиственные часто наоборот.» Помимо влияния климата, почвы и вида древесного растения Бекетов отметил роль фактора возраста: «Известно, что в начале сосна растет быстрее, образуя более широкие годовичные кольца.» Отмечен им факт, что деревья, растущие на просторе дают годовичные слои более широкие, чем деревья, растущие в сомкнутом насаждении. Был также поставлен вопрос о необходимости исследовать факторы, влияющие на соотношение ранней и поздней древесины в годовичном кольце.

Исследование Бекетова не было собственно дендрохронологическим — он не изучал колебания годовичного кольца от года к году, не рассматривал влияние погодных условий разных лет на ширину кольца. Влияние климата на ширину годовичного кольца им было рассмотрено в географиче-

ском аспекте, и в итоге он пришел к выводу, что чем севернее, чем холоднее лето в данной местности, тем уже годовичные кольца.

Во многом аналогичным по методологии было исследование Д.И. Менделеева опубликованное в 1899 г. [17]. Занимаясь вопросами оптимизации объемов вырубki древесины для нужд железноплавильной промышленности, Менделеев провел исследования роста хвойных и лиственных пород, используя для этого спилы, собранные в разных географических точках. Проблему влияние абиотических факторов на прирост он излагает следующим образом: «На севере сумма света, получаемого ежегодно деревом в течение растительного периода, уменьшается, а потому можно ждать и уменьшаемого прироста. Когда представим себе десятину равномерно сплошного леса данной породы на разных широтах, то невольно рождается сравнение между актинометром, принимающим солнечный свет, и лесом, с тем существенным различием, что на физическом приборе отметится момент, а тут вся сумма моментов выражается в приросте. Сложность дела очевидна уже по одному тому, что прирост зависит от породы, от влажности, от почвы, от перемен погоды и особенно от осадков (дождей) во время роста и просто от индивидуальностей, свойственных органическим особям. Тем не менее, возбужденный интерес заставил меня начать собиpание данных, сюда относящихся». В своей работе Менделеев ссылается на более раннюю публикацию – работу русского профессора Ф.Н. Шведова [26], которая считается первой дендрохронологической работой в России. Зная о работе Шведова, влияние погодных условий на толщину годовичных колец сам Менделеев старался исключить, и поэтому оперировал такими показателями как средняя ширина годовичного кольца за десять и за двадцать лет.

Многие идеи в области использования древесно-кольцевой информации в лесоводственных исследованиях не были Д.И. Менделеевым реализованы в полной мере, он лишь обозначил их как перспективные направления исследований. Так им предложено рассчитывать и использовать

в исследованиях показатель суммарного прироста деревьев на определенной площади. Также высказана мысль о том, что прирост деревьев стремится к определенному пределу – дряхлости, когда наступает от случайностей смерть или засыхание. На основании изменчивости прироста им делались предположения об истории фитоценоза - о том, что ранее на участке где было срублено модельное дерево, располагалось болото, затем осушенное.

К моменту зарождения классической дендрохронологии мировая наука обладала уже значительным объемом знаний касающихся изменчивости годичных колец. Представления об этом объеме можно получить, например, ознакомившись с трудом немецкого ботаника М.Бюсгена, опубликованном в 1897 году и почти сразу же переведенном и изданном в России [3]. По характеристике Г.Ф. Морозова, высказанной им в предисловии к русскому изданию книги, М. Бюсген – это « талантливый и чуткий к лесоводственным запросам автор», который « принял во внимание лесоводственную литературу и проявил высокую избирательную способность в обильном и разнообразном материале которым он пользовался». В данной книге отдельная глава так и называется «Годичное кольцо». С точки зрения дендрохронологии кажется важным обратить внимание на то, что Бюсгену было уже известно существование выпадающих и ложных годичных колец, также как и факторы, вызывающие их формирование. Им были подробно рассмотрены закономерности изменчивости годичных колец в связи с фактором возраста и их положением в дереве. Много внимания было уделено процессу дифференциации древесины в годичном кольце на раннюю и позднюю.

Но особенно интересны в контексте нашей темы его наблюдения над влиянием внешних условий на ширину годичных колец. Он отмечает, что «Зависимость ширины годичных колец, т.е. прироста в толщину от внешних условий еще недостаточно изучена. На основании чисто эмпирических

данных мы знаем, что условия местопроизрастания могут иметь решающее влияние на величину прироста. Кроме того, известно, что результатом слишком сильного стеснения кроны и корней бывает уменьшение ширины годичного слоя. Последнее обстоятельство нередко позволяет судить о том, росло ли данное дерево при условии сильной конкуренции соседей, или же на свободе. Мало того, ширина годичных колец может говорить о годах неблагоприятного роста. По подсчету узких годичных колец, сменявших широкие слои дуба, Нердлингеру удавалось проследить периодичность летных годов майского жука, восходящую до прошлого столетия... Уменьшения годичных колец могут быть вызваны, однако, не одними внешними, случайными повреждениями, узкие слои нередко являются результатом обильного плодоношения в так называемые временные годы... нельзя точно установить прямой связи между метеорологическими колебаниями различных лет и шириной соответствующих годичных слоев... Световой прирост замечается иногда уже на первом году при освещении деревьев с хорошо развитой кроной или же при освещении насаждения в молодом возрасте. в большинстве случаев, однако, увеличение прироста наступает лишь на второй, третий или даже четвертый год после освещения... Недавние исследования Нейгера показали, что новым фактором прироста является ветер... Годичные кольца на различных сторонах ствола обнаруживают нередко различную ширину. Неравномерное утолщение годичных колец у некоторых пород передается по наследству (граб и тисс), в других же случаях это явление вызывается только внешними факторами разного рода... Во многих случаях констатируется, что положение относительно стран света также влияет на эксцентричность древесных стволов. однако, в этом случае эксцентричность стволов здесь обуславливается не столько направлением солнечных лучей, сколько господствующим воздушным течением».

Можно видеть, что к началу XX века работами ботаников были накоплены довольно разносторонние знания о факторах изменчивости годовичных колец и классическая дендрохронология начала развиваться уже далеко не на пустом месте.

1.2 Зарождение классической дендрохронологии

Первыми собственно дендрохронологическими исследованиями считаются работы американца Д.Кюхлера (Kuechler, 1859), австрийского учителя гимназии Покорни (Pokorny, 1869), датского лесоведа Д. Кептейна (Картеуп, 1914) и русского климатолога Ф.Н. Шведова (1892) [29].

Ф.Н. Шведовым [26] отмечалось влияние на ширину годичного кольца таких факторов как гидрографические особенности местности, возраст деревьев, радиус исследуемого слоя (геометрические эффекты возраста), эксцентричность слоя, радиус слоя последнего года (подразумеваемая эффекты разного бонитета насаждений). Исследования Шведова выполнялись в г. Одесса на спилах акации, колебания ширины годовичных колец которой от года к году зависели, по мнению автора от «...количества питательного вещества, всасываемого из почвы корнями и отлагающегося в форме клеток между корою и стволом дерева в течение растительного сезона. А так как процесс всасывания обуславливается существенно влажностью почвы, и следовательно количеством атмосферных осадков, то отсюда следует, что перемежаемость толщины годовичных слоев подсказывает существование некоторого порядка в чередовании сухих и влажных годов, и что этот порядок может быть раскрыт обстоятельным изучением годовичных слоев многолетних растений.»

Зная год, когда были спилены модельные деревья акации, Ф.Н. Шведов поставил ему в соответствие ближайший к коре годичный слой и далее

отдатировал каждое годичное кольцо. Им также была осознана необходимость индексирования ширины годичных колец и предложен метод сглаживания направленный на удаление из временных рядов радиального прироста возрастного тренда. Им отмечалась синхронность индексированных индивидуальных хронологий, проводилось их осреднение с целью избавиться от эффектов индивидуальной вариабельности прироста. Ф.Н. Шведовым отмечалось образование ложных годичных колец и дано указание для их правильного распознавания: «Но может случаться продолжительная засуха среди лета, и тогда растительный процесс замедляется, появляются мелкие клетки, придающие средней части слоя уплотненный вид. Подобное же замедление роста ствола происходит в следствии потери листьев и ветвей. При таких условиях годичный слой распадается на два, а иногда и на большее число подразделений, которые при поверхностном рассмотрении могут быть приняты за самостоятельные годичные слои, что приведет к ошибке при определении возраста, как каждого последующего слоя, так и всего дерева. Чтобы избежать этой ошибки нужно заметить, что уплотнения, образующиеся среди лета вследствие случайных причин, имеют расплывчатый, неопределенный контур и не тянутся непрерывным поясом по всей окружности слоя. В виду сказанного, каждый слой должен быть прослежен с большим вниманием по всей периферии, и при том при помощи лупы.»

Также им был обнаружен 9 летний цикл в изменчивости ширины годичных колец, который он связал с действием засух. В тоже время, на спилах сосны и ели поступающих, из района Полесья, он не обнаружил никакой периодичности. Данное наблюдение крайне важно с точки зрения лесной дендрохронологии, так как демонстрирует принципиальную разницу в закономерностях изменчивости прироста на границе ареала (в данном случае ареала всей лесной зоны) и в оптимальных, лесных условиях произрастания.

Своей работе Ф.Н. Шведов видел практически вывод в возможности на основе изменчивости годовичных колец выявить периодичность засух а следовательно и периодичность неурожая зерновых.

В целом исследование Ф.Н. Шведова содержало в себе все основные принципы, на которых в последствии развилась классическая дендрохронология. Однако часть приемов классической дендрохронологии им еще не были четко обозначены, например принцип перекрестной датировки для контроля за правильностью распознавания годовичных колец и датировки древесины с мертвых деревьев, неизвестным осталось Ф.Н. Шведову существование выпавших годовичных колец. Не допускает он мысли, что колебания прироста могут быть связаны с колебаниями температур, а исходит из того, что на приросте сказываются только осадки и потому в районах с хорошей влагообеспеченностью бессмысленно искать периодичности в колебаниях прироста.

Основателем классической дендрохронологии по праву считается американский астроном А.Е. Дугласс [29, 30]. Считается, что свои работы в области исследования годовичных колец он начал около 1901 года. На начальных этапах его интересовало наличие взаимосвязи между изменчивостью годовичных колец, колебаниями климата и солнечной активностью. Позднее им был открыт принцип перекрестной датировки, нашедший практическое применение при датировке ископаемой древесины, например из построек индейцев пуэбло. Несмотря на то, что перекрестную датировку годовичных колец деревьев использовали и до Дугласа, например в 1737 французские натуралисты Духамель и Бюффон (а позднее еще по меньше мере трое исследователей), именно Дуглас положил этот принцип в основу широких исследований, из которых зародилось отдельное научное направление [30]. Основанное Дуглассом научное направление получило название **дендрохронология**. Его качественное отличие от всех иных направлений, связанных с изучение годовичных колец - это обязательное зна-

ние календарного года формирования каждого годичного кольца. В 1937 году Дугласом в Аризоне была основана лаборатория «Исследования годичного кольца». «Общество изучения годичных колец», организованное также Дугласом с 1934 начало издавать периодический «Бюллетень древесных колец» (Tree-Ring Bulletin) издание которого продолжается и по настоящее время. Первыми учениками Дугласа были геолог В.С. Глок, а так же астроном и климатолог Е. Шульман.

1.3 Советская научная школа дендрохронологии

Исторически сложилось, что дендрохронологический метод развивался в основном сообразно с потребностями климатологии и археологии, для решения же лесоводственных задач он применялся гораздо менее охотно [2, 6, 8, 27]. Эта общемировая тенденция оказалась справедлива и для советской научной школы.

Так первая дендрохронологическая лаборатория в СССР была организована в 1959 г именно в Институте археологии АН СССР [9] и занималась вопросами составления сверхдолгосрочных дендрошквал и датированием представляющих историческую ценность образцов древесины.

Если обратиться к исследованиям наиболее авторитетных дендроклиматологов советской научной школы, то видно, что излюбленным объектом их исследований являлись насаждения в экстремальных условиях произрастания, например лесотундровые экосистемы [4; 13; 14; 28], что само по себе важно, но ни в коей мере не является приоритетной потребностью лесоводства и лесоведения. Как отмечал С.Г. Шиятов [27] наблюдается общая тенденция, согласно которой наибольшее количество исследований в области дендроклиматологии проведено на крайних пределах произрастания древесной растительности, где лимитирующие рост факторы проявляют свое действие наиболее полно: южные, нижние, верхние и

полярные пределы лесов, переходные зоны между массивами лесов и болот, между лесопокрытой территорией и водной поверхностью.

Закономерности роста в районах интенсивного ведения лесного хозяйства дендрохронологически были относительно слабо исследованы, но следует отметить, что данная тематика была приоритетной для исследований ряда дендрохронологов, проявлявших вместе с тем и стабильный интерес к поиску путей вовлечения дендрохронологической информации в сферу лесохозяйственной науки [1; 5; 6; 8; 15; 18; 20; 21; 24].

Основные принципы классической дендрохронологии [27; 30] сформулированы таким образом, что в их рамках не остается места для ряда важных с точки зрения лесоводства и лесоведения задач, да и собственно лес кажется «неполноценным» исследовательским объектом. В самом деле, для лесовода собирающегося выяснить, например какими климатическими факторами лимитируется формирование урожая древесины в конкретном лесном массиве совершенно бессмысленны рекомендации отбирать при исследовании деревья, величина прироста которых ограничивается, возможно меньшим числом экологических факторов; подбирать местообитания, где действие лимитирующих факторов проявляется особенно ярко; подбирать местообитания и виды деревьев которые демонстрируют высокую чувствительность хронологий. Сама суть изначально поставленной задачи при таком подходе выхолащивается. Существование же в сознании исследователя двух взаимно противоречащих точек зрения: задачи, которой ему хотелось бы попытаться решить в интересах лесоводства и в то же время ориентации на исследовательский стиль и методологический аппарат классической дендрохронологии не может положительно сказаться на качестве исследования. Складывается впечатление, что в настоящее время заслуженный авторитет классической дендрохронологии, несколько канализирует ход мыслей дендрохронологов пытающихся применять метод для решения задач лесоводства.

Поэтому нам кажется оправданным более четко говорить о существовании отдельного направления дендрохронологии – лесной дендрохронологии, ориентированной на решение задач лесоводства и лесоведения. Основателем данного направления на наш взгляд следует считать Т.Т. Битвинскаса [2], первым обратившего внимание ученых на то что «В основном дендрохронологические и дендроклиматические исследования вели климатологи и частично археологи. Лесоводы и ботаники ... в большинстве случаев использовали дендроклиматические методы несистематично, от случая к случаю, применяли ограниченные материалы, что суживало получаемые результаты» и подробно рассмотревшего на имевшемся к тому времени уровне знаний возможности применения дендроклиматологических методов в лесном хозяйстве.

Мы полагаем, что в настоящее время актуальна систематизация имеющегося отечественного и зарубежного опыта использования дендрохронологической информации, модификация существующих методов ее использования сообразно с задачами лесного хозяйства; а также разработка новых подходов, могущих быть полезными для решения теоретических и прикладных задач в различных отраслях науки о лесе.

О перспективности работ в данном направлении говорит и тот факт, что не только ряд дендрохронологов занимался поиском путей постановки дендрохронологической информации на службу лесному хозяйству, но и ряд известных лесоводов не мог обойтись в своей исследовательской работе без привлечения к анализу данных об изменчивости годичных колец. Так, основоположник отечественного лесоведения Г.Ф. Морозов в своем труде «Учение о лесе» [19] для обоснования своих суждений неоднократно привлекал данные полученные на основе анализа изменчивости годичных колец. В основном древесно-кольцевая информация использовалось им при изучении закономерностей подпологового возобновления. В то же время, в его труде нашли место и ссылки на работы об определяющем

влиянии на изменчивость ширины годичных колец сосны количества осадков за период май-июль, о том, что в годы обильного семеношения формируются узкие годичные кольца, о том, что у деревьев разных классов роста наблюдается разная ширина годичного кольца и разная доля поздней древесины. Исследования, посвященные влиянию климатических факторов на прирост сосны в лесостепной зоне выполнялись А.П. Тольским [23]. Этим же вопросом, интересовался и М.Е. Ткаченко [22], согласно его исследованиям годичный прирост леса в лесостепной зоне в значительной мере зависит от осадков в предшествующий осенне-зимний период.

Академик РАСХН И.С.Мелехов [16] однозначно высказывался в поддержку идеи более глубокой интеграции лесоводства и дендрохронологии: «Применение анатомических методов, расширение анатомо-экологического и физиологического подхода к изучению прироста деревьев и древостоев, динамики формирования годичных слоев в разных природных условиях и условиях, изменяемых антропогенными факторами, имеет важное значение и для лесоведения и лесоводства, древесиноведения и для ряда других наук на первый взгляд очень отдаленных. Необходимо усилить внимание лесоводов к вопросам дендроклиматологии и, с другой стороны, к более широкому использованию лесоводственного опыта в дендроклиматологии». Этим высказыванием на наш взгляд уместно руководствоваться.

Перспективы использования дендрохронологической информации в лесоведческих и лесоводственных исследованиях сводятся, на наш взгляд к четырем основным направлениям:

- 1) исследование факторов формирования урожая древесины;
- 2) генетико-эволюционные исследования в популяциях лесных древесных пород;
- 3) реконструкция истории лесных фитоценозов;
- 4) оценка состояния здоровья деревьев и древостоев.

В следующих главах монографии представлены некоторые результаты наших исследований по первым двум направлениям, выполненные на материале еловых лесов подзоны южной тайги, а также необходимых дополнительных исследований на материале интродуцированных видов ели в условиях Подмосквья и еловых лесов из подзоны средней тайги.

Литература

1. Бекетов, А.Н. О влиянии климата на возрастание сосны и ели.// Труды первого съезда русских естествоиспытателей. – С.-Пб.: Типография императорской академии наук, 1868. – С.111–163
2. Битвинскас, Т.Т. Дендроклиматические исследования. – Л.: Гидрометеониздат, 1974. – 172с.
3. Бюсген, М. Строение и жизнь наших лесных деревьев. Перевод с разрешения автора А.Битриха. Под ред. Л.И. Яшнова. – С.-Пб.: Типография С-Пб. градоначальства, 1906. – 376с.
4. Ваганов, Е.А., Шиятов, С.Г., Мазепа, В.С. Дендроклиматические исследования в Урало – Сибирской Субарктике. – Новосибирск: Наука, 1996. – 245с.
5. Демаков, Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты): Научное издание. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. – 416с.
6. Иерусалимов, Е.Н. Дендрохронологическое исследование истории лесных биоценозов.// Журнал общей биологии. Вып. XXXII, № 2, – С. 187–192
7. Кайгородов, Д.Н. Беседы о русском лесе. Краснолесье. Чернолесье. – Спб.: Формат, 2004 – 304с.
8. Комин, Г.Е. Лесоведение и дендрохронология.// Лесоведение, 1968, №4 – С.78–86
9. Комин, Г.Е. Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов.// Лесоведение, 1990, №2 – С.3–11.
10. Колчин, Б.А., Черных, Н.Б. Дендрохронология Восточной Европы. – М.: Наука, 1977. – 127с.
11. Леонардо да Винчи Избранные естественнонаучные произведения. – М.: АН СССР, 1955. – 1207с.
12. Линней, К. Философия ботаники. – М.: Наука, 1989. – 456с.
13. Ловелиус, Н.В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных явлений. – Л.: Наука, 1979. – 231с.
14. Мазепа, В.С. Пространственно-временная изменчивость радиального прироста хвойных видов деревьев в субарктических районах Евразии. Автореф. дис...д.б.н. Екатеринбург. 1998. – 38с.
15. Матвеев, С.М. Дендроиндикация динамики состояния экосистем сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в лесостепи. Автореф. дис...д.б.н. Воронеж. 2004. – 40с.
16. Мелехов, И.С. Значение структуры годичных слоев и ее динамики в лесоводстве и дендроклиматологии.// Известия вузов. Лесной журнал. 1979, №4 – С.6–14.
17. Менделеев, Д.И. Работы по сельскому хозяйству и лесоводству. – М.: АН СССР, 1954. – 620с.
18. Молчанов, А.А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. – М.: Наука, 1976. – 168с.

19. Морозов, Г.Ф. Учение о лесе// Избранные труды. Т.1. – М.: Лесная промышленность, 1970. – С. 28–458.
20. Русаленко, А.И. Годичный прирост деревьев и влагообеспеченность. – Минск: Наука и техника, 1986. – 237с.
21. Таранков, В.И. Дендроклиматические основы мониторинга лесных экосистем.// Тезисы докладов Всероссийской конференции «Комплексная продуктивность лесов и организация многоцелевого (многопродуктивного) лесопользования. – Воронеж: ВГЛТА, 1996. –С. 139–141.
22. Ткаченко, М.Е. Общее лесоводство. – Л.: Гослестехиздат, 1939. – 746с.
23. Тольский, А.П. К вопросу о влиянии температуры и осадков на прирост сосны в толщину.// Лесной журнал, 1904, №5 – С. 858–868.
24. Феклистов, П.А., Евдокимов В.Н., Барзут М.В. Биологические и экологические особенности роста сосны в северной подзоне европейской тайги. – Архангельск: АГТУ, 1997. – 140с.
25. Феофраст. Исследование о растениях. – Рязань: Александрия, 2005. – 560с.
26. Шведов, Ф.Н. Дерево как летопись засух. // Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Материалы Второго Всесоюзного совещания по дендрохронологии и дендроклиматологии. – Каунас: Ин-т ботаники АН ЛССР, 1972. – С.17–26.
27. Шиятов, С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы.// Проблемы ботаники на Урале./ Записки Всесоюзного ботанического общества, Вып. 6. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. – С.53–81
28. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. – М.: Наука, 1986. – 136с.
29. Шиятов, С.Г., Ваганов, Е.А., Кирдянов, А.В., Круглов, В.Б., Мазепа, В.С., Наурзбаев, М.М., Хантемиров, Р.М. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Учебно-методическое пособие. – Красноярск: КрасГУ, 2000. –80с.
30. Fritts, H. C. Tree rings and climate.– London – New York – San Francisco: Academic press, 1976. – 576 P.

ГЛАВА 2. ГЕНЕТИКО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ

2.1 Естественный отбор и перспективы искусственного отбора на увеличение радиального прироста в популяциях разных видов хвойных

Снижение оборота рубки в древостоях хозяйственно ценных пород, увеличение запаса древесины к моменту рубки главного пользования представляют собой крайне заманчивые для лесовода задачи, на разреше-

ние которых, так или иначе, направленно большинство лесоводственных исследований. В связи с этим представляется фундаментально важным обсуждение биологических механизмов формирования у лесных пород в ходе эволюции такого признака как наследственно заданный темп роста.

Очевидно, что с выходом растений на сушу конкуренция за свет привела к формированию у них жесткого стебля, основной функцией которого являлся вынос ассимиляционной поверхности как можно выше над поверхностью земли. Наиболее высокие экземпляры получали преимущество в борьбе за выживание, перехватывая световую энергию у своих более низкорослых конкурентов. Таким образом, основной вектор действия естественного отбора был направлен на максимализацию высоты дерева. У современных деревьев эта картина несколько осложняется выработавшимся в ходе эволюции свойством «настройки» скорости роста на основе модификационной изменчивости: генетически детерминированная программа максимального роста включается лишь в сомкнутом насаждении, тогда как, не «чувствуя» конкуренции дерево не стремится усиленно расти в высоту. Адаптивный смысл наличия такого механизма настройки кажется ясным – при отсутствии конкурентной угрозы целесообразен перевод энергетических ресурсов на плодоношение в более раннем возрасте.

Стремление расти в высоту порождает необходимость адекватного наращивания диаметра, способного обеспечить механическую прочность ствола, но не более того. На этапе усиленного роста в высоту дереву приходится идти ва-банк: жертвовать приростом по диаметру, в расчете на то что не произойдет маловероятных событий, требующих от ствола особой прочности. Если они происходят – дерево гибнет (рис. 2.1).



Рис.2.1 Снеговал в молодняке сосны связан с неустойчивой формой ствола

Однако «ставки» в игре слишком высоки и в долговременном периоде отбором закрепились именно стратегия максимального прироста в высоту, пусть и за счет экономии продуктов ассимиляции для прироста по диаметру.

Изложенная картина была бы неполной без учета того, что предел роста в высоту должен быть ограничен генетически, ведь индивиду приходится поднимать влагу и минеральные вещества на все большую высоту, совершая тем самым все большую работу; также обмен фитогормональными сигналами между кроной и корнями через длинный ствол становится все более затрудненным. Достижение генетически максимальной высоты не всегда возможно, так как рост высоту лимитируется и особенностями

экотопа: обеспеченностью минеральным питанием, возможностями корневой системы противостоять ветровой нагрузке на все более длинный рычаг.

Обсуждая конкуренцию за свет как фактор отбора на скорость роста в популяциях хвойных пород на наш взгляд, следует, прежде всего, обратить внимание на такую ее специфическую черту: она имеет место лишь между ближайшими в пространстве членами популяции. И ее исход для конкретного генотипа, поэтому будет зависеть от того, какой именно генотип окажется его соседом.

В литературе неоднократно упоминалось существование древостоев с упорядоченным типом пространственной генетической структуры древостоев, где ближайшие соседи сходны по своим наследственным свойствам, так как являются родственниками [3, 6, 10, 11, 12, 18].

Имеет смысл рассмотреть гипотетические древостои с контрастными типами пространственной генетической структуры. В первом разные генотипы распределяются в пространстве случайно, во втором упорядоченно: степень родственности особей обратно пропорциональна расстоянию между ними. Возникшая упорядоченность является следствием закономерности распространения потока генов в пространстве. Процесс формирования идеально упорядоченной генетической структуры древостоя можно представить следующим образом:

1. Вероятность переопыления всегда наиболее велика между ближайшими соседями; тяжелая, слаболетучая пыльца эту вероятность значительно увеличивает.

2. Сформировавшиеся семена слабо разносятся ветром и большей частью опадают в районе проекции кроны, неподалеку от «материнского» и «отцовского» дерева.

3. Молодой подрост на отдельно взятом участке состоит, в основном, из растений, находящихся в разной степени родства. Выйдя в верхний по-

лог. Они продолжают скрещиваться преимущественно с ближайшими соседями, среди которых находятся их «родные», «сводные» и «двоюродные» родичи, а также с еще живыми «материнскими» и «отцовскими» деревьями.

4. Новое поколение, возникшее в результате близкородственного скрещивания вновь развивается под пологом своих родителей, цикл повторяется, степень генетического подобия ближайших соседей возрастает.

Несмотря на то, что обычно трудно достоверно установить тип пространственной генетической структуры древостоя, можно предполагать наличие того или иного типа, исходя из биологических особенностей вида, а также происхождения и развития древостоя (естественный разновозрастный, естественный одновозрастный, лесные культуры).

Биологические особенности основных представителей семейства сосновых, произрастающих на территории России приведены в таблице 2.1 составленной на основе литературных данных [1, 7, 8, 15].

Таблица 2.1

Биологические особенности некоторых видов хвойных, влияющие на формирование пространственной генетической структуры древостоев.

Вид	Распространение пыльцы	Распространение семян	Развитие молодых растений
1	2	3	4
Лиственница сибирская	Пыльца без воздушных мешков, слаболетуча. В то же время самоопыление затруднено	Шишки раскрываются, семена хорошо разносятся ветром	Обычно не возобновляется под пологом, заселяет гари и вырубки

1	2	3	4
Пихта сибирская	Пыльца с воздушными мешками, но крупная и слаболетучая	Шишки прямостоячие, при созревании рассыпаются, семена опадают в районе проекции кроны	Возобновляется только под пологом
Сосна обыкновенная	Пыльца с воздушными мешками, разносится ветром на большие расстояния	Шишки раскрываются, семена хорошо разносятся ветром	Как правило, не возобновляется под пологом, заселяет гари и вырубki
Сосна кедровая сибирская	Пыльца с воздушными мешками, разносится ветром на большие расстояния	Шишки раскрываются при ударе о землю, опадают в районе проекции кроны, на большие расстояния распространяются только зоохорно	Возобновляется под пологом
Ель европейская	Пыльца с воздушными мешками, разносится ветром на значительные расстояния	Шишки раскрываются зимой, что способствует разносу семян по насту на значительные расстояния	Возобновляется как под пологом, так и вне материнского полога
Ель сибирская	Пыльца с воздушными мешками, разносится ветром на значительные расстояния	Шишки раскрываются осенью, что способствует распространению семян на малые расстояния	Возобновляется под пологом, преимущественно на валеже и пнях

Тип пространственной генетической структуры формируется в несколько этапов: рассеивание пыльцы, обсеменение территории, развитие молодых растений. Важно заметить, что упорядоченность структуры,

формируемая предыдущим этапом, может разрушаться на последующем этапе в зависимости от биологических свойств вида.

На основании таблицы 2.1. можно сделать вывод, что древостои с упорядоченным типом пространственной генетической структуры способны формировать пихта сибирская и сосна кедровая сибирская: для них характерны малолетучая пыльца, тяжелые семена и высокая теневыносливость.

Для древостоев лиственницы сибирской и сосны обыкновенной эволюционно типичен случайный тип пространственной генетической структуры: это типичные породы-пионеры, заселяющие гари и вырубки, куда семена заносятся со значительных расстояний и где никакая упорядоченность генотипов в пространстве сложиться не может.

Для древостоев ели сибирской видимо должна быть типична более упорядоченная структура древостоя, чем для древостоев ели европейской, ведь ее семена имеют меньше шансов оказаться вдалеке от материнского дерева и его потомков. Интересно, что наличие большей степени инбридинга в древостоях ели сибирской вследствие их разновозрастности предполагал Г.П. Морозов [9] и это в целом подтвердилось при электрофоретических исследованиях [2].

Нетрудно заметить, что важное лесохозяйственное свойство – быстрота роста находится в связи с типом пространственной генетической структуры. Так сосна обыкновенная и лиственница сибирская в целом более быстрорастущи, чем пихта и кедровая сосна. Особенно рельефно эта связь проявляется на примере ели европейской и ели сибирской: ели с заостренной формой семенной чешуи как правило более быстрорастущи, чем ели с округлой формой семенной чешуи [7].

Направляется вывод о разных направлениях действия естественного отбора в древостоях с разным типом пространственной генетической структуры. Это логично, ведь конкуренция в древостое осуществляется в

первую очередь между ближайшими соседями и ее исход зависит от генотипов конкурентов.

Если ближайшие соседи-конкуренты не родственны, то исход конкуренции и ее зримый итог – дифференциация в куртине определяются генотипами особей. При этом в конкуренции побеждают наиболее быстрорастущие особи, быстро захватывающие жизненное пространство и угнетающие остальных.

Если ближайшие соседи-конкуренты сходны по своим наследственным свойствам, то дифференциация уже определяется случайными причинами. Куртина однородных по наследственным свойствам особей будет слабодифференцирована, она не может самостоятельно изредиться, в то время как по мере роста каждой особи будет требоваться все больше ресурсов. В результате будет наблюдаться эффект группового угнетения. Наиболее выгодная эволюционная стратегия в этом случае – это медленный рост, prolongирующий существование куртины и позволяющий дожидаться дифференциации в силу воздействия случайных факторов. Куртины медленнорастущих генотипов будут иметь несомненное преимущество перед куртинами быстрорастущих.

В свете изложенного, обратившись к вопросу о перспективах искусственного отбора на скорость роста, прежде всего, следует заключить, что лиственница сибирская и сосна обыкновенная, и в какой то мере ель европейская (более подробно экология последнего вида рассмотрена в разделе 2.5) в силу особенностей своей экологии уже прошли через сито естественного отбора на максимальную скорость роста в высоту и потенциал их, с точки зрения селекции по этому признаку должен быть невелик.

С другой стороны, учитывая, что естественный отбор на скорость роста по диаметру шел лишь постольку, поскольку было необходимо обеспечивать механическую прочность ствола, то следует ожидать, что потен-

циал для увеличения продуктивности за счет селекции на высокий радиальный прирост еще не полностью исчерпан.

Такие виды как пихта, кедр сибирский, ель сибирская в естественной для них экологической обстановке вероятно не подвергаются отбору на максимально высокую скорость роста в высоту. Для них отбор на высокую скорость роста в высоту еще может являться перспективным направлением селекции.

Рассматривая конкуренцию в куртине медленнорастущих родственных особей биологически логичным будет предполагать, что в ней могут существовать какие то варианты кин-отбора, т.е. отбора благоприятствующего выживанию родичей, пусть и за счет собственной смерти индивида. Здесь такая «запретная» ныне тема как самоизреживание древостоев вдруг получает перспективу естественнонаучного объяснения. Вот что пишет по этому поводу Р. Докинз [3] обсуждая проблему избирательного выживания птенцов в гнезде «..., ген, дающий инструкцию: «Тело, если ты гораздо мельче, чем другие члены одного с тобой помета, откажись от борьбы и умри», может добиться успеха в генофонде, потому что его шансы попасть в тело каждого спасенного брата или сестры равны 50%, тогда как шансы выжить, находясь в теле слабосильного детеныша, в любом случае весьма незначительны. В жизни каждого слабого детеныша есть момент, после которого пути назад уже нет. До наступления этого момента он должен продолжать борьбу, а затем отказаться от нее и, что было бы лучше всего - позволить своим собратьям или родителям съесть себя.» Возможно ли, что виды для которых эволюционно характерен упорядоченный тип пространственной генетической структуры (например пихта сибирская, сосна кедровая сибирская, ель сибирская) могут обладать подобного рода наследственно закрепленными механизмами, обеспечивающими самоизреживание их куртин?

В любом случае, для практики плантационного выращивания хвойных пород учет типа пространственной генетической структуры может представлять практический интерес. Так для травянистых растений хорошо известно явление смены продуктивности генотипа в связи с изменением «генотипического» окружения, получившее название эффекта Монтгомери [4], четко продемонстрированное например В.Н. Сукачевым в опытах с р. *Taraxacum*. Г.И. Редько [13] наблюдал данное явление в смешанных культурах тополей, и им даны подробные рекомендации по желательным и нежелательным схемам смешения видов тополей. Опыт, зафиксировавший смену продуктивности генотипа в зависимости от пространственной генетической структуры древостоя, проведен в культурах сосны приморской (*Pinus pinaster* Ait.) во Франции, где авторами изучалась продуктивность культур при разных схемах смешения полусибсов [17].

Таким образом, смена продуктивности в связи с изменением генотипа соседа «конкурента» – это не только самоочевидная для эколога вещь, но и факт, зафиксированный в ряде строгих опытов. В связи с этим хочется отметить, что хорошо известная географическая дифференциация популяций хвойных пород по скорости роста (более подробно обсуждаемая на материале ели европейской в разделе 2.6) не может происходить только под действием естественного отбора по отношению климатическим условиям разных регионов, отбор, безусловно, должен идти и в связи с формированием приспособленности к существованию в фитоценозах определенного типа. В целом, для ели европейской, как породы, уже прошедшей через интенсивный отбор на скорость роста в высоту мы вправе ожидать большей отдачи селекционных мероприятий от селекции на прирост по диаметру (радиальный прирост).

Литература

- 1) Булыгин, Н.Е., Ярмишко, В.Т. Дендрология. – СПб.: Наука, 2000. – 528с.
- 2) Гончаренко, Г.Г., Потенко, В.В. Параметры генетической изменчивости и дифференциации в популяциях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) // Генетика, 1997, №10. С.1759–1772
- 3) Грант, В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984 – 528с.
- 4) Грант, В. Эволюционный процесс. – М.: Мир, 1991 – 488с..
- 5) Докинз, Р. Эгоистичный ген. – М.: Мир, 1993 – 318с.
- 6) Малеев, К.И. О возможности изолированного существования семей в ценопопуляциях *Picea abies***Picea obovata*// Ботанический журнал, 1986, №7 – С.892–903
- 7) Мамаев, С.А., Попов, П.П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). – М.: Наука, 1989. -104с.
- 8) Мелехов, И.С., Листов, А.А. Некоторые аспекты смены сосны елью на Европейском Севере СССР // Лесоведение, 1980, №3 – С.42–51
- 9) Морозов, Г.П. Биологические особенности древесных пород с генетико-эволюционной точки зрения.// В кн. Научные основы селекции хвойных древесных пород. – М.: Наука, 1978 – С.27–46
- 10) Потылев, В.Г. Проблемы лесного селекционного семеноводства. // Лесохозяйственная информация, 1997, №3 – С.14–30
- 11) Придня, М.В. О генотипической структуре популяций и семей кавказской пихты в Кавказском заповеднике.// Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1975, №4 - С.105–116
- 12) Райт, Д.В. Введение в лесную генетику. – М.: Лесная промышленность, 1978 – 470с.
- 13) Редько, Г.И. Биология и культура тополей. – Л.: ЛГУ, 1975 – 175с.
- 14) Роне, В.М. Генетический анализ лесных популяций. – М.: Наука, 1980. – 160с
- 15) Романовский, М.Г. Продуктивность, устойчивость, и биоразнообразие равнинных лесов Европейской России. – М.: МГУЛ, 2002 – 97с.
- 16) Шкутко, Н.В. Хвойные Белоруссии: Эколого-биологические исследования. – Мн.: Навука і тэхніка, 1991.-264с
- 17) von Euler, F., Baradat, P., Lemoine, B. Effects of plantation density and spacing on competitive interactions among half-sib families of maritime pine. // Canadian Journal of Forest Research, 1992, Vol. 22, Num.6, – P.482–489
- 18) Stern, K., Roche, L. Genetics of forest ecosystems. – Berlin: Springer, 1974- 330p.

2.2 Методологические подходы к выделению генотипических компонент в изменчивости величины радиального прироста (на примере межвидовой и внутривидовой изменчивости ели)

Анализ литературного материала показал, что существуют ряд подходов, с помощью которых делались попытки использовать дендрохронологическую информацию для изучения генетического разнообразия популяций лесных древесных пород.

Существуют попытки рассматривать общую форму кривой радиального прироста как показатель генотипа дерева. Так К.Вишневская [10] анализировала изменчивость ширины годичного кольца у 40 взрослых деревьев ели европейской из польской части Беловежской пуши. При этом она исходила из следующих соображений: «В популяции, растущей в однородных условиях, климатические факторы будут сказываться сходно на ширине годичного кольца у всех деревьев. Поэтому, индивидуальная изменчивость между деревьями может рассматриваться как результат генотипической дифференциации, также и как эффект от неоднородности в условиях произрастания на участке и от конкуренции. Эта изменчивость может быть модифицирована некоторыми дополнительными факторами, такими как вспышки массового размножения насекомых, лесные пожары или лесохозяйственная деятельность. Однако можно предполагать, что в случае деревьев, доминирующих в пологе, находящихся на одной и той же стадии онтогенетического развития и растущих в однородных условиях, изменчивость ширины годичного кольца характеризует преимущественно генетическое разнообразие.» Далее в работе предлагается выделить две генетически детерминированные модели радиального роста: ранняя кульминация, сопровождающаяся затем значительным снижением прироста с возрастом, либо постоянство ширины годичного кольца на протяжении всего времени роста.

Подход, во многом аналогичный вышеизложенному, использовали В.А. Кострикин и В.Т. Рыжкова [4]. В древостое сосны обыкновенной они посчитали возможным выделять однородные в генетическом отношении группы деревьев на основе сходства автокорреляционных функций рядов радиального прироста. По своей сути это близко к анализу характера долговременной изменчивости прироста.

Данные подходы, на наш взгляд, страдают тем недостатком, что в долговременном периоде невозможно сколь либо убедительного выделить

генотипическую компоненту в изменчивости радиального прироста, уйдя совершенно от фактора конкуренции. Даже отобрав деревья I класса роста по Крафту мы не можем уверенно сказать, как менялись конкурентные отношения каждого отдельного дерева на разных этапах роста. Столь значимый для изменчивости радиального прироста фактор как конкуренция возможно элиминировать, рассматривая лишь кратковременную изменчивость радиального прироста. При сглаживании скользящей средней элиминируются все факторы долговременной природы, в том числе, как возможная генетическая детерминированность формы кривой радиального прироста, так и эффекты от конкурентных взаимодействий, динамики почвенного плодородия, эффекты от лесохозяйственной деятельности и прочее. Генетическая компонента в долговременной изменчивости прироста может быть привлечена к анализу лишь на материале учетных деревьев, не отличающихся друг от друга по возрасту, условиям местопроизрастания, ценотическому статусу. Чтобы максимально полно соблюсти последнее условие на всей длине временного ряда радиального прироста следует отбирать объекты минимально возможного возраста, что в общем снизит вероятность ранговых переходов на протяжении периода роста каждого учетного дерева. Поставленным требованиям наиболее полно отвечают объекты географических культур, где соотношение по темпам роста, в том числе и по долговременным тенденциям в изменчивости радиального прироста обусловлено главным образом генотипическими отличиями между провинциями.

Как следует из вышеизложенного, единственная реальная возможность для исследователя работающего в лесу – это анализировать генотипическую компоненту в кратковременных колебаниях величины радиального прироста. Прежде всего, эта компонента будет отображать эффекты проявления в фенотипе тех генов, которые обуславливают чувствительность процессов метаболизма к климатическим особенностям разных веге-

тационных сезонов. Таким образом, полное представление о генотипе растения на основе дендрохронологического ряда получить невозможно, но наследственные экологические свойства (засухоустойчивость, зимостойкость и т.д.) могут быть охарактеризованы. Согласно эколого-генетической модели контроля количественных признаков растений предложенной В.А. Драгавцевым [1, 2, 3] ширина годичного кольца в каждый вегетационный сезон будет определяться разными локусами с разным вкладом каждого из них в формирование данного количественного признака. Поэтому ряд радиального прироста возможно рассматривать как запись результатов серии опытов, произведенных природой, помещавшей данный генотип в разные экологические условия. Приняв такую точку зрения, следует считать, что максимально совпадающие ряды радиального прироста отражают идентичные наследственные экологические свойства особей (при условии однородности экотопа). В пределах вида они определяются сходством генотипов, а в пределах более крупных систематических единиц следует предполагать наличие эффектов конвергенции, когда сходные экологические свойства формируются на разной наследственной основе.

В качестве примера оценки генотипической близости по наследственным экологическим свойствам уместно рассмотреть результаты кластерного анализа индексированных хронологий по разным видам ели из коллекции ГБС РАН. Массово здесь представлено 10 видов – это ели Европы (ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.), е. сербская (*P. omorica* (Pancic) Purkyne), Азии (е. сибирская (*P. obovata* Ldb.), е. аянская (*P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fish. Ex Carr.), е. корейская (*P. koraiensis* Nakai), е. Глена (*P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast.) и Северной Америки (е. колючая (*P. pungens* Engelm.), е. черная (*P. mariana* (Mill.) B. S. P.), е. канадская или белая (*P. glauca* Moench.), е. красная (*P. rubens* Sarg.)). Насаждения елей создавались посадкой в куртинах, что во многом имитирует их рост в условиях естественных сомкнутых древостоев.

В конце августа 2004 года производился отбор кернов древесины. В пределах куртины одного вида керны отбирались с одинаково ориентированной стороны ствола. С каждого учетного дерева отбиралось по одному керну на высоте 1,3 м. Каждый вид был представлен 15 учетными деревьями. Отбор кернов старались производить с наименее угнетенных деревьев, изменчивость прироста которых полнее отражает климатические воздействия [8]. Так как среди учетных деревьев не было пораженных ядровой гнилью, то при последующих измерениях все керны удалось промерить до самых первых лет формирования радиального прироста на высоте 1,3 м. Отдельные образцы из-за низкой синхронности были исключены из анализа, поэтому обобщенные хронологии по ели канадской и ели колючей построены по 14 учетным деревьям.

Измерения ширины годичного кольца велись на микроскопе бинокулярном стереоскопическом (МБС-10) с точностью 0,05 мм. С целью поиска возможных ошибок измерения полученные ряды радиального прироста были подвергнуты перекрестной датировке с помощью пакета программ GROWLINE [6]. Для расчета индексов была использована процедура сглаживания с помощью пятилетнего скользящего среднего, что обеспечило неспецифическое удаление эффектов от воздействия долговременных факторов различной природы [9].

Результаты кластерного анализа на основе расчета евклидова расстояния представлены на рисунке. Оценка расстояния между объектами производилось по правилу полного сцепления (complete linkage). Анализ выполнялся в программе STATISTICA 6.0.

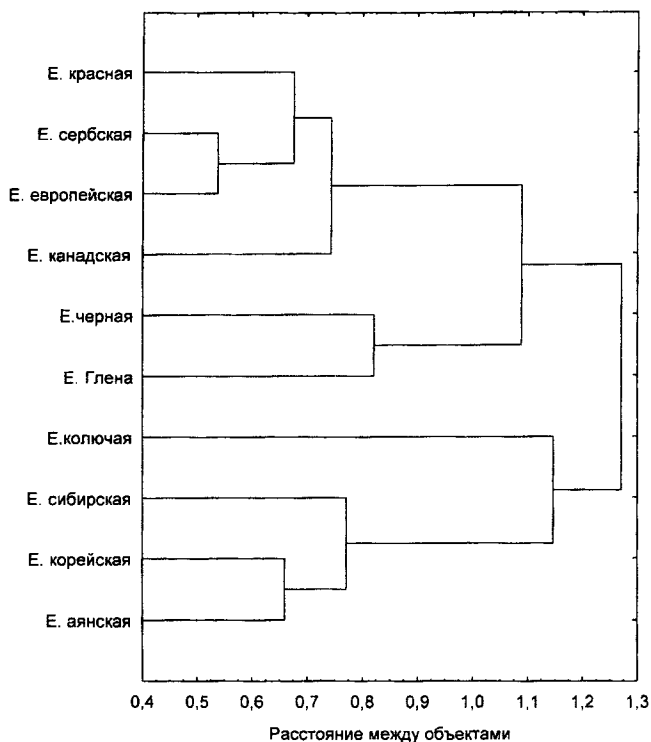


Рис. 2.2. Сходство видов ели по результатам кластерного анализа индексированных рядов радиального прироста

Из рис. 2.2. видно, что на дендрограмме отдельный кластер образовали виды (е.черная, е.Глена), чьи генотипические особенности были сформированы естественным отбором в соответствии с требованиями экологической ниши «переувлажненного экотопа» [5]. Также четко выделяется кластер азиатских видов ели (е.сибирская, е. корейская, е. аянская). В отдельный кластер попадают европейские виды – (е. сербская, е.европейская), примыкают к ним обитающие в сходных экологических

условиях североамериканские виды (е. красная и е. канадская). Таким образом, обработка данных о кратковременных колебаниях ширины годичного кольца с использованием процедуры кластерного анализа дала результаты, адекватно отражающие экогенетические аспекты эволюции внутри рода *Picea Dietr.*

Возможности для оценки генотипического сходства на основе долгосрочных тенденций рассмотрим на примере географических культур ели европейской, произрастающих в условиях Щелковского учебно-опытного лесхоза. Методика работ здесь была аналогичной описанной выше. Долговременная тенденция была выделена расчетом среднего радиального прироста за пять лет. Результаты кластерного анализа сходства провинциений ели по долгосрочным тенденциям в изменчивости прироста представлены на рис. 2.3.

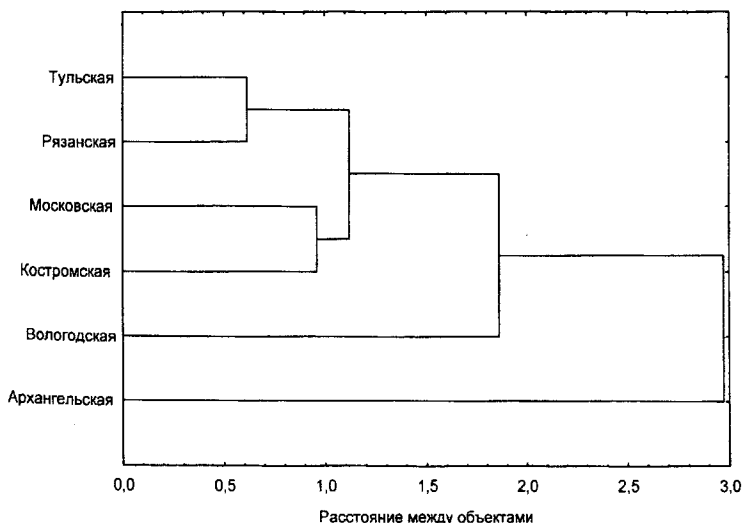


Рис. 2.3. Сходство провинциений ели европейской по результатам кластерного анализа рядов среднего радиального прироста за пять лет

Как видно из рис. 2.3 наблюдается четкая дифференциация между провиниенциями в широтном градиенте: отдельный кластер образуют южные провиниенции (Тульская, Рязанская), равнозначный ему кластер дают «срединные» провиниенции (Московская, Костромская); отстоит от них более северная, Вологодская провиниенция и наиболее далеко отстоит самая северная, Архангельская провиниенция.

Если сопоставить кратковременную изменчивость радиального прироста для рассматриваемых хронологий, то получается совершенно иная картина (рис. 2.4)

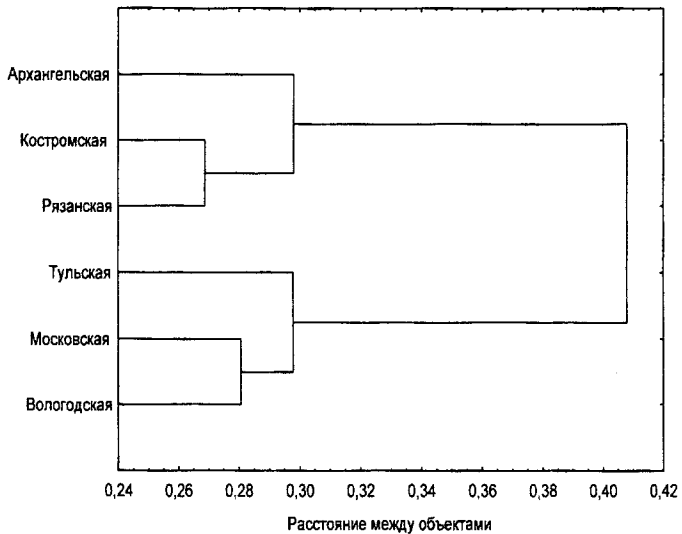


Рис. 2.4. Сходство провиниенций ели европейской по результатам кластерного анализа индексированных рядов радиального прироста

Линия, отражающая границу между точками происхождения провиниенций, образующих два кластера дендрограммы на рис. 2.4 приблизительно проходит в направлении с юго-запада на северо-восток. Вероятно,

что биологический смысл такого разделения каким то образом может быть связан градиентом изменчивости формы семенной чешуи в популяциях ели европейской, который также наблюдается в направлении с юго-запада на северо-восток [7]. В любом случае, очевидно, что долговременная и кратковременная изменчивость радиального прироста в данном случае отражают совершенно разные особенности генофонда популяций ели европейской.

Подводя итог обсуждению, следует заключить, что ряды радиального прироста способны отражать генотипические особенности групп деревьев и данное направление перспективно для дальнейших, более тщательных исследований.

Литература

1. Драгавцев, В.А. Эколого-генетическая модель организации количественных признаков растений.// Сельскохозяйственная биология.1995.№5 - С.20–30
2. Драгавцев, В.А. Идентификация адаптивных полигенных систем у отдельных деревьев в популяции хвойных пород.// Тезисы докладов Международной научно-практической конференции.– Воронеж. 1996 – С.7
3. Драгавцев, В.А. Некоторые фундаментальные подходы в экологической генетике растений.// Сельскохозяйственная биология, 2000, №1 – С.34–36
4. Кострикин, В.А., Рыжкова, В.Т. Возможности использования дендрохронологических методов при изучении внутривидовой изменчивости древесных растений. // Материалы научно-практической конференции «Лесная генетика и селекция на рубеже тысячелетий». – В.: НИИЛГиС, 2002 –С.99–107.
5. Лазарева, С.М., Котов, М.М., Котова, Л.И. Хвойные интродуценты республики Марий Эл. – С.Пб.: Реноме, 2002. – 136с.
6. Липаткин, В.А., Мазитов, С.Ю. Перекрестная датировка дендрохронологических рядов с помощью ПЭВМ.// Экология, мониторинг и рациональное природопользование./ Научн. тр. Вып. 288(1). – М.: МГУЛ, 1997/– С.103–110.
7. Попов, П.П. Ель европейская и сибирская. Новосибирск. Наука, 2005 – 230с.

8. Шиятов, С.Г., Ваганов, Е.А., Кирдянов, А.В., Круглов, В.Б., Мазепа, В.С., Наурзбаев, М.М., Хантемиров, Р.М. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Учебно-методическое пособие. – Красноярск: КрасГУ, 2000–80с.
9. Fritts, H. C. Tree rings and climate. – London – New York – San Francisco: Academic press, 1976/ – 576 P.
10. Wisniewska, K. Variation of tree-ring width in *Picea abies* L.Karsten from Belawieza Forest.// *Folia Forestalia Polonica*.1990,Num.32-P.39–47

2.3 Методика дендрохронологической диагностики отдельных наследственных экологических свойств (на примере разных видов елей)

Как уже отмечалось, ширина годичного кольца, сформированного деревом, сильно меняется от года к году в связи с изменениями экологической обстановки. Она может рассматриваться либо как индикатор, отражающий реакцию растения на определенный экологический фон и служить мерой для оценки благоприятности разного фона для существования растений, либо служить мерой для сопоставления приспособленности разных растений к конкретному экологическому фону. Временной ряд радиального прироста представляет нам своего рода результаты множества экспериментов, поставленных природой над растением (засухи, периоды избыточного увлажнения, морозы, оттепели и т.д. а также разные комбинации действия этих факторов в разной последовательности). Идентичная динамика радиального прироста во времени у двух групп деревьев свидетельствует об однородности лесорастительных условий и о сходстве наследственных экологических свойств. Сведя к минимуму влияние лесорастительных условий, возможно вести дифференциацию групп деревьев по наследственным экологическим свойствам. Подобный подход к диагностике наследственных экологических свойств вытекает из модели эколого-

генетического контроля количественных признаков предложенной В.А. Драгавцевым [1, 2] и уже разбирался нами в разделе 2.2

Уникальные возможности для изучения наследственных экологических свойств разных видов ели дает коллекция Главного Ботанического сада РАН. Методика получения рядов радиального прироста при работе с данной группой учетных деревьев была описана выше, в разделе 2.2.

Относительные значения были рассчитаны как отношение прироста в данном году к приросту за последние 5 лет (в том числе и год прироста), а также как отношение прироста в данном году к среднему за 11 лет (последние 5 лет, год прироста и последующие 5 лет). Как оказалось, синхронность индивидуальных рядов (однаправленность реакции прироста) при сглаживании практически не меняется. В таблице 2.2 приводятся коэффициенты синхронности, рассчитанные с помощью программы GROWLINE («средний коэффициент синхронности» представляет собой среднее значение по коэффициентам синхронности индивидуальных хронологий с групповой средней, «эталонной» хронологией).

Таблица 2.2
Значения средних коэффициентов синхронности.

Вид	Средний коэффициент синхронности при сглаживании 5 летней односторонней средней	Средний коэффициент синхронности при сглаживании 11 летней двусторонней средней	Средний коэффициент синхронности при сопоставлении абсолютных значений ширины годичного кольца
1	2	3	4
Е. европейская	78	80	78
Е. сербская	82	80	82
Е. сибирская	79	80	78
Е. Глена	77	78	78

1	2	3	4
Е. аянская	84	84	82
Е. корей- ская	82	80	82
Е. черная	76	75	76
Е. красная	74	75	77
Е. белая	71	74	72
Е. колючая	72	71	74

Любопытно, что по данным таблицы 2.2 у североамериканских видов елей коэффициент синхронности (от 71 до 77%) оказался несколько меньше, чем у евразийских видов (от 77% до 84%). Это говорит о большей вариабельности индивидуальных особенностей роста североамериканских елей при их интродукции в условиях Подмосквья.

С целью выявления отличий по наследственным экологическим свойствам разных видов удобно вести попарное сопоставление хронологий, выявляя при этом «информативные» годы, т.е. годы асинхронной реакцией прироста в сопоставляемых хронологиях.

Годы асинхронной реакции прироста при сопряженном анализе временных рядов индексов прироста желательнo выделять только в том случае, если им предшествовали годы синхронной реакции прироста. Подобным путем удастся избежать эффектов последействия, когда значимый для роста фактор влияет и на прирост следующего года.

Для каждого показателя (месячной суммы осадков, среднемесячной температуры) за имеющийся период наблюдений необходимо выявить годы экстремальных значений (минимума, максимума).

В итоге, выявив при сопряженном анализе хронологий годы асинхронной реакции прироста, необходимо определить – экстремальностью по каким показателям они характеризуются? Зная это можно уверенно говорить об отличиях по наследственным экологическим свойствам в данной паре видов.

В качестве примера, демонстрирующего возможности подобного рода диагностики наследственных экологических свойств нами были выбраны три пары экологически близких видов, сопоставление экологических свойств которых показалось наиболее интересным. Сопряженная динамика их прироста в связи с экстремальностью лет по погодному режиму рассмотрена за период 1979–2003 год.

Ель сибирская – ель черная. Это морозостойкие виды, образующие северную границу леса в Евразии и Северной Америке. Ель черная, в отличие от ели сибирской менее чувствительна к застоюному увлажнению, на юге своего естественного ареала она растет по сфагновым болотам и низинным местам. На рисунке 2.6 можно выделить четыре года с четко асинхронной реакцией прироста.

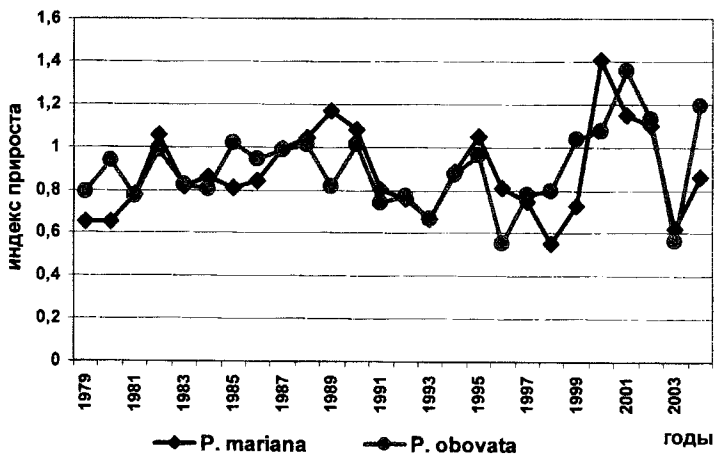


Рис. 2.6. Динамика индексов радиального прироста у ели черной и ели сибирской

Прежде всего, это 1989 г. (е. сибирская снизила, е. черная увеличила прирост) и 1985г. (е. черная снизила, е. сибирская увеличила прирост). Год 1989 примечателен тем, что в этом году наблюдался максимальная месячная сумма осадков августа (145 мм.) В 1985 г. наоборот наблюдался минимум осадков августа (15мм). Также, можно выделить 1981 и 1997 годы, хотя значения индекса прироста у рассматриваемых видов в данные годы равны, но реакция разнонаправленная. В 1981 году сумма осадков августа (94мм) близка к среднемноголетней норме (82мм), но зато сумма осадков сентября максимальна за рассматриваемый период (133мм). Соответственно, застойное увлажнение все же имело место в конце сезона вегетации, и вероятно что метеоусловия сентября в отдельные годы (когда продолжается радиальный рост) влияют на ширину годичного кольца, поэтому и в 1981 г. прирост ели сибирской снижен, а у ели черной вырос. В целом, не зная ничего (и не имея возможности узнать) о продолжительности камбиальной активности у данных видов в 1981 на подобной версии событий нет никаких оснований настаивать.

В 1997 г наблюдался минимум осадков июле (11мм), как и следовало ожидать ель сибирская при этом реагирует положительно (увеличением прироста), а ель черная отрицательно. Таким образом, отрицательная реакция ели сибирской на избыточное увлажнение и устойчивость к данному фактору ели черной диагностированы нами достаточно четко.

Ель аянская – ель сербская. Обе ели характеризуются плоской хвоей, что отличает их от остальных анализируемых видов. Как видно из рисунка 2.7 ель аянская крайне чувствительной оказалась в 1983 и 2000 году, устойчивой проявила себя в 1992 г.

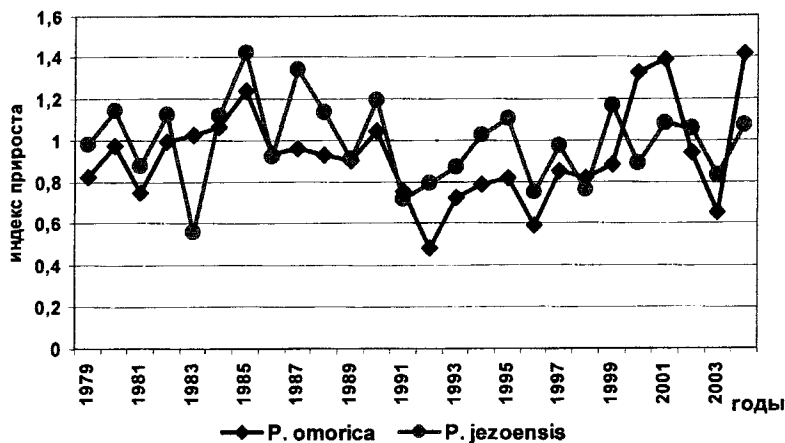


Рис. 2.7. Динамика индексов радиального прироста у ели сербской и ели аянской

Благоприятным был для нее 1987 год. Если обратиться к климатическим данным, то станет ясно, что 1983 год характеризовался минимумом осадков мая (6 мм), 2000 год максимум температур апреля (11,4 мм). По видимому, для роста ели аянской весьма существен такой фактор, как почвенная засуха в начале вегетации, тогда как ель сербская к этому фактору более устойчива. Это может быть связано с разными сроками начала вегетации. Так по данным М.С. Александровой [3] в условиях ГБС РАН рост побегов ели аянской начинается со второй половины апреля, а у ели сербской с начала мая.

Анализ погодной обстановки для двух оставшихся «информативных» лет подтверждает вывод о том, что асинхронность в реакции прироста у рассматриваемых видов связана с разными сроками начала вегетации. Так 1992 г. характеризовался минимумом осадков июля (23 мм) (добавим что и минимальной суммой осадков за летние месяцы). В 1992 году при-

рост ели сербской сильно упал, но прирост ели аянской, начинающей вегетацию раньше оказался менее чувствительным к этой засухе. В 1987 году наблюдались минимальные температуры апреля ($2,9^{\circ}\text{C}$), соответственно ель аянская позже начала вегетацию; не исключено также нормальное, раннее начало вегетации и последующее повреждение заморозками. В любом случае в связи с экстремально холодным температурным режимом апреля прирост ели аянской упал, тогда как у ели сербской, для которой этот фактор не значим, прирост в 1987 году смог увеличиться благодаря благоприятным климатическим условиям по другим метеопараметрам.

Ель европейская – ель сибирская. В отечественной дендрологической литературе существует четко устоявшееся мнение, о том, что ель сибирская более влаголюбива, а ель европейская более засухоустойчива [6,7,8]. Как видно из рис. 2.9 хронологии обоих видов весьма похожи и не обладают четко выраженными годами асинхронности. Рисунок 2.8 отражает динамику увлажнения (суммы осадков за май–август) по годам.

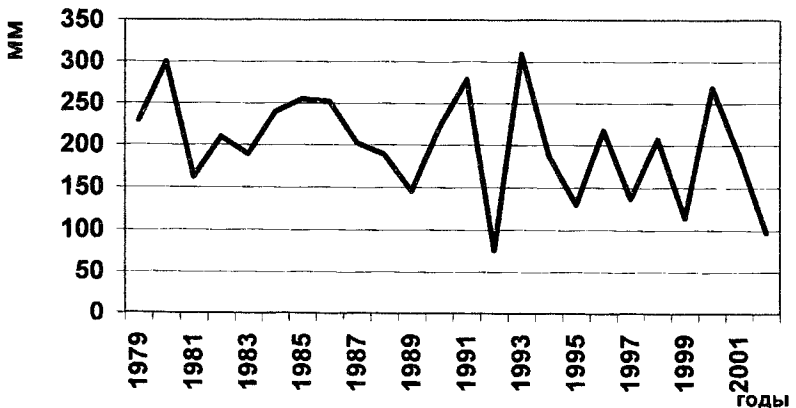


Рис. 2.8. Динамика суммы осадков за май –август по годам

Из него видно, что экстремально засушливые условия вегетационного сезона имели место в 1992 и 2002 годах. Посмотрев на реакцию прироста (рис. 2.9) скорее можно сделать вывод о том, что ель сибирская даже более устойчива, чем ель европейская.

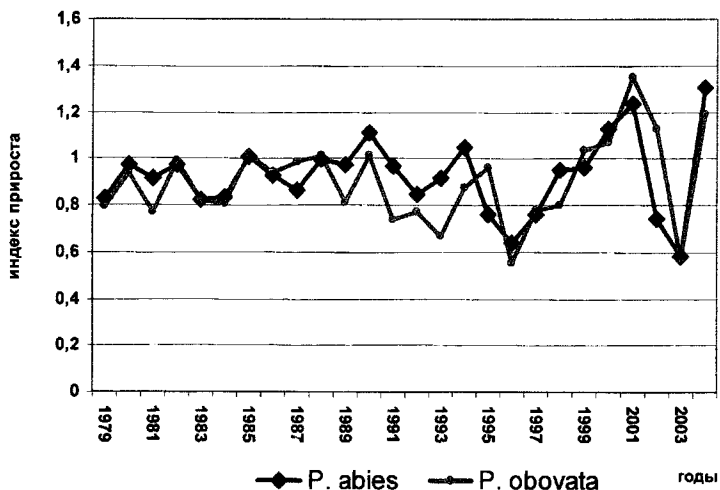


Рис. 2.9. Динамика индексов радиального прироста у ели европейской и ели сибирской

Так в 1992 г. на фоне падения прироста у ели европейской она даже несколько увеличила прирост, в 2002 году падение прироста у ели европейской более резкое и глубокое. В год обильного увлажнения после года засухи (1993) ель европейская несколько увеличила прирост, тогда как ель сибирская то ли в силу эффекта последействия засухи 1992 года, то ли в силу большей чувствительности к избыточному увлажнению прирост снижала.

Таким образом, версия о большей засухоустойчивости ели европейской по сравнению с елью сибирской не нашла явного подтверждения. В разделе 2.4 связь между формой семенной чешуи и засухоустойчивостью анализируется нами уже на материале внутрипопуляционного полиморфизма по данному фену.

Литература

1. Драгавцев, В.А. Эколого-генетическая модель организации количественных признаков растений. // Сельскохозяйственная биология. Серия: биология растений, 1995, № 5 – С.20–30
2. Драгавцев, В.А. Идентификация адаптивных полигенных систем у отдельных деревьев в популяции хвойных пород.// Тезисы докладов международной научно-практической конференции. Воронеж, 1996 – С.7
3. Древесные растения Главного Ботанического РАН. – М.: Наука, 1975. – 547с.
4. Липаткин, В.А., Мазитов, С.Ю. Перекрестная датировка дендрохронологических рядов с помощью ПЭВМ.// Экология, мониторинг и рациональное природопользование./ Научн. тр. Вып. 288(1). – М.: МГУЛ, 1997 – С.103–110.
5. Мамаев, С.А., Попов, П.П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М.: Наука, 1989. -104с.
6. Милютин, Л.И. Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение. Автореф. дис. ...канд с.-х. наук. – Красноярск: 1963. – 20с.
7. Москвитин, А.В. Ель в лесостепной зоне Мордовии. – Саранск: Мордовское книжное издательство, 1959. – 48с.
8. Панин, В.А. Лесоводственные особенности форм ели средней тайги Европейской части СССР.// Молодые лесоводы сорокалетию Великого Октября. М.: Научно-техническое общество сельского и лесного хозяйства, 1957. – С.48 –58.

2.4 Диагностика наследственных экологических свойств у деревьев ели из одной популяции, отличающихся по форме семенной чешуи

Объектом данного исследования служила популяция ели из заповедника «Кивач». Государственный природный заповедник «Кивач» расположен в Кондопожском районе республики Карелия, в 20 км к северо-западу от г.Кондопога (географические координаты: 62 15 -62 21 СШ; 33 47 – 34 03 ВД). Территория заповедника характеризуется значительной физико-географической неоднородностью, так как находится на стыке четырех ландшафтов: всхолмленной моренной равнины, флювиогляциальной равнины, озерноглинистой равнины и Мунозерского кряжа. [7, 9]. Согласно лесорастительному районированию территория заповедника относится к зоне тайги, подзоне средней тайги [1].

Для сосны, произрастающей на территории заповедника, характерно значительное фенотипическое единообразие и в то же время наличие широкого спектра растительных сообществ, в которых сосна выступает как вид эдификатор. Ель напротив, формирует насаждения преимущественно в зеленомошной группе типов леса, но при этом в популяции наблюдается значительное фенотипическое разнообразие по форме семенной чешуи.

Как уже отмечалось в разделе 2.3 в отечественной дендрологической литературе имеются указания на большую засухоустойчивость елей с заостренной формой семенной чешуи [2, 3, 4]. Анализ методики работ данных авторов показал, что они приходили к выводу о большем влаголюбии округлочешуйчатых елей и большей засухоустойчивости елей с заостренной формой семенной чешуи, главным образом на основе факта разного участия этих форм в насаждениях, возникших на разном почвенно-гидрологическом фоне. Указания на преобладание осторчешуйчатых форм

на суходолах, а округлочешуйчатых в местах с повышенным увлажнением есть и в работах других авторов [5, 8].

Форма семенной чешуи ели характеризовалась нами численными коэффициентами по методике П.П. Попова [6]. Шишки отбирались в пределах проекции кроны, в случае полной уверенности в принадлежности их данному дереву. Каждое дерево характеризовалось по двум шишкам, в средней части которых бралось по три семенных чешуйки. Согласно классификации Попова к ели европейской относятся особи со значением C_f 0.7 и менее, к финской особи со значениями 0,8-1,2, к сибирской особи со значениями 1,3 и более. В соответствии с нею мы произвели разделение выборки на две приблизительно равных по объему группы (62 и 44 экземпляра).

С подобранных учетных деревьев на высоте 1,3 м брались керны (цилиндрики) древесины с помощью возрастного бурава. При взятии образцов избегали явно деформированных участков ствола. В случае совпадения места взятия образца с местом расположения мутовки образец для анализа брался на 10–15 см выше или ниже ранее намеченного.

Гипотезу о наличии отличий по влаголюбию между деревьями ели с разной формой семенной чешуи результаты диагностики наследственных экологических свойств ели из популяции заповедника «Кивач» не подтвердили. Ряды индексов прироста разных форм ели отражены на рис. 2.10.

Из него видно, что лет с четкой асинхронной реакцией прироста не наблюдается. Таким образом, отличий по наследственным экологическим свойствам между остроchешуйчатыми и округлочешуйчатыми фенотипами ели не обнаружено.

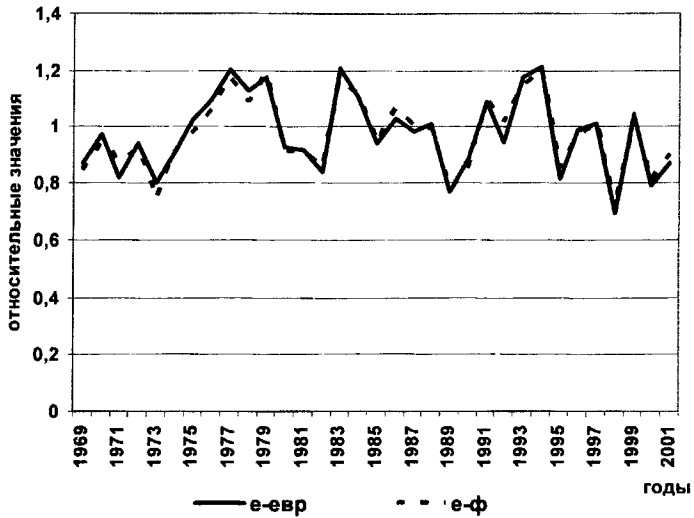


Рис. 2.10. Динамика индексов радиального прироста у ели европейской и ели финской

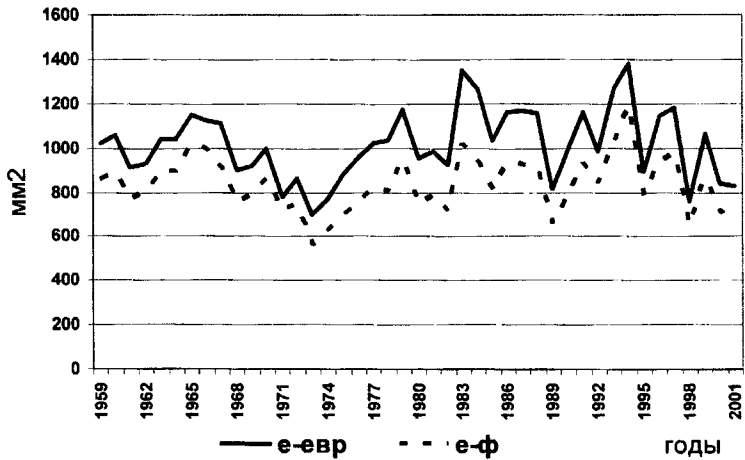


Рис. 2.11. Динамика средней площади годичного кольца для ели европейской и ели финской по годам

В то же время, в популяции ели из заповедника «Кивач» тенденция к более быстрому росту остроцешуйчатых форм проявляется тенденция к более быстрому росту, что демонстрирует сопоставление рядов средней площади годовичного кольца для деревьев ели европейской и ели финской (рис. 2.11.)

Показатель «площадь годовичного кольца» (прирост по площади сечения) использован потому, что он точнее отражает прирост древесины по запасу и не имеет выраженного возрастного тренда. Из рис. 7.2 видно, что для всех лет средняя площадь годовичного кольца у остроцешуйчатой группы выше, чем у округлоцешуйчатой.

На основе приведенного в разделе 2.5 подробного анализа данных по экологии деревьев ели с разной формой семенной чешуи мы предлагаем следующее истолкование указанным фактам, не связанное с гипотезой о разной засухоустойчивости данных форм ели. На наш взгляд наблюдающаяся иногда приуроченность «европейских» форм к суходолам, а «сибирских» к местам с повышенным увлажнением не связана с отличием их по влаголюбию, засухоустойчивости, а может объясняться комплексом факторов, обеспечивающих дифференциацию в расселении семян данными формами.

В рамках концептуальной модели действия естественного отбора на скорость роста, изложенной в разделе 2.1 и 2.5 тенденция к более быстрому росту остроцешуйчатых форм объясняется следующим: гены определяющие «остроцешуйчатость» в силу закономерностей действия естественного отбора чаще оказываются в тех же генотипах, что и гипотетические гены «быстрого роста» (или наоборот генотипы остроцешуйчатых форм часто оказываются обеднены генами «медленного роста»). Напрямую быстрота роста от генов, определяющих форму семенной чешуи не зависит.

Литература

1. Курнаев, С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. – Л.: Наука, 1973. – 204с.
2. Милютин, Л.И. Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение. Автореф. дис. ...канд с.-х. наук. – Красноярск: 1963. – 20с.
3. Москвитин, А.В. Ель в лесостепной зоне Мордовии. – Саранск: Мордовское книжное издательство, 1959. – 48с.
4. Панин, В.А. Лесоводственные особенности форм ели средней тайги Европейской части СССР // Молодые лесоводы сорокалетию Великого Октября. – М.: Научно-техническое общество сельского и лесного хозяйства, 1957. – с.48–58.
5. Письмеров, А.В. Флористические особенности коренных лесов (Русская равнина и Предуралье) // www.ecoline.ru/news/JUL97/JUL.txt (16 декабря 1999).
6. Попов П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. – Новосибирск: Наука. 1999. – 169с.
7. Флора и фауна заповедников. Вып. 84. Сосудистые растения заповедника «Кивач». – М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, 2000. – 111с.
8. Юркевич, И.Д., Голод, Д.С., Парфенов, В.И., Сидорович, Е.А., Чубанов, К.Д. Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. – Свердловск: УНЦ АН СССР. 1974. – С. 51–59
9. Яковлев, В.С. Географические комплексы заповедника «Кивач» // Труды заповедника «Кивач». – Петрозаводск: Карельское книжное издательство, 1969. – С.159–170.

2.5 Географическая дифференциация популяций ели Русской равнины по фену формы семенной чешуи и скорости роста

Изменчивость формы семенной чешуи у елей, формирующих бореальные леса Евразии, привлекала внимание большого числа исследователей. Было установлено, что в западной части ареала представлены наиболее остроchешуйчатые формы елей, которые диагностируются как ель евро-

пейская (*Picea abies* Karst.), в восточной части встречаются исключительно округлечешуйчатые, диагностируемые как ель сибирская (*P. obovata* Ledeb.) Промежуточную часть ареала занимают ели с промежуточной формой семенной чешуи, диагностируемые как ель финская (*P. * fennica* Regel). Кроме того, в части ареала, занятой елью финской наблюдается значительный популяционный полиморфизм по форме семенной чешуи (рис.2.12).

Одним из первых изучал изменчивость формы семенной чешуи ели на Русской равнине Д.Н. Данилов [5]. Им замерялся угол заострения семенных чешуй в разных популяциях ели, и на основании полученных данных он пришел к выводу: при движении в широтном направлении от Урала к западным границам происходит непрерывное и постепенное возрастание признаков ели европейской и угасание признаков ели сибирской.

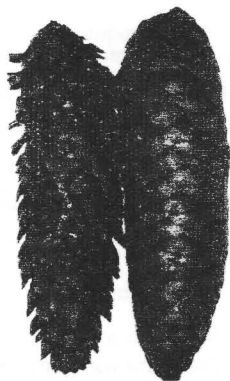


Рис. 2.12. Острочешуйчатая и округлечешуйчатая формы ели из популяции Дарвиновского заповедника

Для объяснения данного явления Е.Г. Бобровым [1] были использованы представления об интрогрессивной гибридизации. Суть интрогрессии заключается в образовании гибридного потомства между разными видами

в зоне контакта их ареалов и его возвратных скрещиваниях с родительскими видами.

В несколько дополненной форме, отмечая и роль естественного отбора, представления об интрогрессии, как основной причине отсутствия ели сибирской на Русской равнине были обобщены и изложены в монографии Л.Ф. Правдина [26]: “На основании ископаемых макроостатков, а также данных пыльцевого анализа можно судить, что в послеледниковый период и в межледниковье ель сибирская доходила почти до Москвы, где в настоящее время она совершенно отсутствует. Причина этого кроется не во взаимоотношении ели сибирской с елью европейской и в конкурентных отношениях между этими видами, а главным образом в закономерностях изменчивости при гибридизации и наследовании потомства. В послеледниковый период, когда вслед за отступающим ледником с юго-востока пришла ель сибирская, а позднее с юго-запада и ель европейская, в зоне контакта они гибридизировали. Сильно изменчивое гибридное потомство ели занимало новые экологические ниши, причем в результате естественного отбора в популяциях оставались те формы, экология и физиология которых более соответствовала условиям внешней среды, при этом гибридное потомство оказалось более адаптированным к новым экологическим нишам, чем исходные родительские виды”.

При этом Правдин исходил из представлений о том, что разные формы ели обладают разными экофизиологическими свойствами. Как отмечают Ромедер и Шенбах [29] трудно приписать такому признаку как форма семенной чешуи ели какое либо приспособительное значение и объяснить возникновение разных форм действием естественного отбора. С другой стороны, неоднократно отмечалось наличие градиента изменчивости формы семенной чешуи, связанного с градиентом изменчивости климатических факторов. Так П.П. Попов [25] на основании расчетов коэффициентов корреляции между популяционными коэффициентами формы семенной че-

шуи и климатическими характеристиками разных частей ареала пришел к следующим выводам:

“Под влиянием климатических факторов естественный отбор формирует популяции с различными биологическими параметрами признаков ели. В условиях пониженных температур формируются популяции с меньшей длиной шишек, с большей величиной коэффициентов сужения семенных чешуй и с меньшей вытянутостью их верхней части. Напротив, повышенные температуры, соответственно больший период вегетации, повышенное количество осадков способствуют формированию популяций с большей длиной шишек и сильнее выраженной вытянутостью семенных чешуй при одновременном уменьшении коэффициента сужения”. И в то же время автор склоняется к представлениям о “неадаптивной” роли формы семенной чешуи. Чтобы примирить эти на первый взгляд взаимоисключающие точки зрения им высказывается гипотеза, согласно которой гены, определяющие форму семенной чешуи, одновременно с этим могут определять некоторые экофизиологические свойства, могущие играть важную роль в адаптации организма ели к действию климатических факторов. Таким образом, согласно данной гипотезе, хотя сама форма семенной чешуи и не играет роли в адаптации особей популяции к локальному климатическому режиму, но в связи с наличием коррелятивной изменчивости [6] фенофонд популяции по форме семенной чешуи формируется под действием естественного отбора, направленного на приспособление к локальным климатическим условиям.

Однако ранее, вслед за Л.Ф. Правдиным, в монографии, обобщающей результаты совместных исследований С.А. Мамаева и П.П. Попова [15] отмечалось, что форма семенной чешуи не является биологически нейтральным признаком. “Характерным отличием ели сибирской является более раннее выпадение семян из шишек - оно происходит в западной части ареала обычно в сентябре, иногда позже. У ели европейской (*f. acuminata*)

семена в шишках находятся гораздо дольше и выпадают в конце зимы. Это в значительной мере связано со строением чешуй, которые вследствие своих больших размеров и мягкой структуры раскрываются медленно. Способствуют более позднему раскрытию шишек и особенности климата Центральной Европы, где в основном сосредоточены насаждения этой разновидности - влажная осень, снежная зима со слабыми морозами, повышенная влажность воздуха. Другие вариации ели европейской с более короткими семенными чешуями начинают выкидывать семена гораздо раньше. Запаздывание в сроках по сравнению с елью сибирской в данном случае объясняется мягким климатом места обитания этих вариаций ели европейской, поздним наступлением заморозков и медленным иссушением тканей шишки, что и определяет замедленное раскрытие чешуй. В результате семена европейской ели частично сохраняются в шишках до конца зимы”.

Возможно ли, что сроки раскрытия шишек оказываются значимыми для выживания популяции в разных климатических условиях? Первое, самое простое предположение связано с их влиянием на успешность зимовки семян – возможно, что при более суровых зимах Сибири лучше выживают формы, семена которых зимуют под снегом.

Какие доказательства в пользу данной гипотезы можно привести? В мягких условиях Европы встречаются формы с семенами, зимующими как под снегом, так и над снегом; в Сибири же, когда жесткие условия зимы (предположительно) лимитируют выживание семян структура популяций по форме семенной чешуи и следовательно синхронности раскрытия шишек более однообразна. С другой стороны нам неизвестны указания на факты пониженной всхожести семян ели вследствие действия на них мороза.

Первая гипотеза может быть дополнена представлениями, о том, что успешность зимовки не обязательно может быть связана с разной устойчи-

востью семян к действию климатических факторов. Семена, зимующие в шишках на дереве служат основой зимнего рациона целого ряда животных, и прежде всего белки [2, 9]. Таким образом, высокая численность белки теоретически может служить фактором отбора, благоприятствующим выживанию форм с опадающими семенами. Семена, зимующие под снегом, входят в рацион питания мышевидных грызунов, потребители почвенного запаса семян способны уничтожить 99% семян ели даже в год обильного урожая [2]. И в условиях Европы, при малой численности белки, но высокой плотности поселения мышевидных грызунов мог действовать отбор на увеличение в популяции доли форм ели, семена которых зимуют на дереве.

Можно предложить еще одну гипотезу, объясняющую биологическую значимость сроков раскрытия шишек и выпадения семян. Анализируя эколого-биологические аспекты смены сосны елью И.С. Мелехов и А.А. Листов [16] отмечали, что сосна обыкновенная и ель европейская сильно отличаются по дальности распространения семян в связи с разными сроками раскрытия шишек. Шишки сосны раскрываются в мае-июле, семена ее выпадают в период, когда снежный покров отсутствует и разнос по насту невозможен. Поэтому радиус рассеивания семян для сосны составляет 50–100м. Семена ели европейской выпадают в марте-апреле и разносятся по насту на расстояние 300м и более (по данным М.Е. Ткаченко на расстоянии 8–10 км). Итак, есть основания предположить, что наличие градиента изменчивости по форме семенной чешуи может быть связано с отбором на дальность распространения семян.

В каких же случаях, формы ели, распространяющие семена на значительные расстояния могут получать преимущество в борьбе за существование перед формами, рассеивающими семена неподалеку от материнского дерева? Прежде всего, в том случае, когда вокруг будет много “свободного жизненного пространства” и будет идти соревнование за скорость овладе-

ния им. При этом интенсивнее будут размножаться формы с далеко распространяющимися семенами. Также, в случае, если на локальных участках часто будут уничтожаться все особи популяции, всех возрастных категорий. При этом формы с недалеко распространяющимися семенами будут погибать вместе со своим потомством.

Режим, отвечающий этим условиям, в создается в лесу при частых лесных пожарах. Формы, недалеко рассеивающие семена будут “выбиты” пожарами, подпологовый подрост будет погибать вместе с материнским пологом, а заселяться гарь будет семенами, прилетевшими с незатронутых пожаром участков леса, которые находятся на значительном расстоянии. Заселят гарь в первую очередь остроchешуйчатые формы ели, раскрывшие шишки в марте и отправившие свои семена по насту на большое расстояние от материнского дерева. Понятно, что ель не всегда способна возобновиться на гари без смены пород, но возникший на гари березняк, еще без елового подроста – это для семян ели также, по сути “свободное жизненное пространство”.

Приняв эту кажущуюся логичной гипотезу, необходимо посмотреть на следствия, которые из нее вытекают, и проверить насколько они соответствуют фактам. То, как умозрительные следствия из гипотезы будут подтверждаться на фактическом материале может служить критерием верности гипотезы.

Первое умозрительное следствие будет заключаться в том, что в местах с низкой частотой пожаров формы с округлой семенной чешуей должны встречаться в большей доле, чем в окружающих насаждениях. Кроме того, в местах повышенным увлажнением семена ели, зимующие в почвенной подстилке, что характерно для округлочешуйчатых форм, гораздо менее интенсивно уничтожаются животными. Так, по данным В.А. Волкова [2] за весну, лето и осень после обильного урожая семян ели в 1965 году в ельнике кисличном и сложном было уничтожено 96% почвенного запаса

семян, тогда как в ельнике черничном влажном этот показатель составил лишь 50%. Следовательно, округлечешуйчатые формы имеют больше шансов оставить потомство именно во влажных экотопах как в связи с разной возможностью распространения семян, так и в связи с разной выживаемостью семян.

Действительно, целый ряд авторов наблюдал приуроченность округлечешуйчатых форм к переувлажненным экотопам [18, 20, 22, 23, 36]. Это могло бы быть и следствием отличий по засухоустойчивости и влаголюбивости у деревьев ели с разной формой семенной чешуи, однако результаты наших дендроклиматических исследований данную версию в свое время не подтвердили, что подробнее мы обсуждали в разделах 2.3 и 2.4.

Второе следствие. Сплошная рубка производит на экосистему еловых лесов действие в основном аналогичное пожару: погибает весь материнский полог, а вместе с ним в значительном проценте гибнет и выставленный на свет подпологовый подрост. Поэтому резкое увеличение интенсивности сплошных рубок в данном районе должно выражаться в общем снижении доли округлечешуйчатых форм в популяции. Резкое увеличение объемов сплошных рубок наблюдалось в областях расположенных к западу от Москвы после 1861 года, что было связано с общим ростом промышленного производства после отмены крепостного права, а в первую очередь – со строительством железных дорог, приблизивших рынки сбыта [33, 37]. Сравнение данных о современной фенотипической структуре популяций ели в таких районах как Беловежская пуша [32]; Тверская область [31]; Брянская область [18] показывает исчезновение округлечешуйчатых форм и увеличение доли острочешуйчатых форм. Тот же процесс, на наш взгляд связанный с увеличением интенсивности отбора на дальность распространения семян, зафиксирован и при сравнении формы семенной чешуи в древостоях разного возраста на территории Костромской области: в ходе

исследования было отмечено преобладание округлешуйчатых форм в более старых (120–180 лет) древостоях [34].

Следствием из второго заключения является также то, что современная структура популяций должна отражать и степень нарушенности района рубками. Для того чтобы проверить это предположение мы использовали данные П.П. Попова [24] о географической изменчивости коэффициента формы семенной чешуи в популяциях ели. За критерий интенсивности рубок мы избрали долю площади спелых хвойных древостоев в общей площади спелых древостоев Минсельхоза [14]. Коэффициент корреляции между двумя рядами данных составляет 0,80. Ряды данных отражены на рис. 2.13.

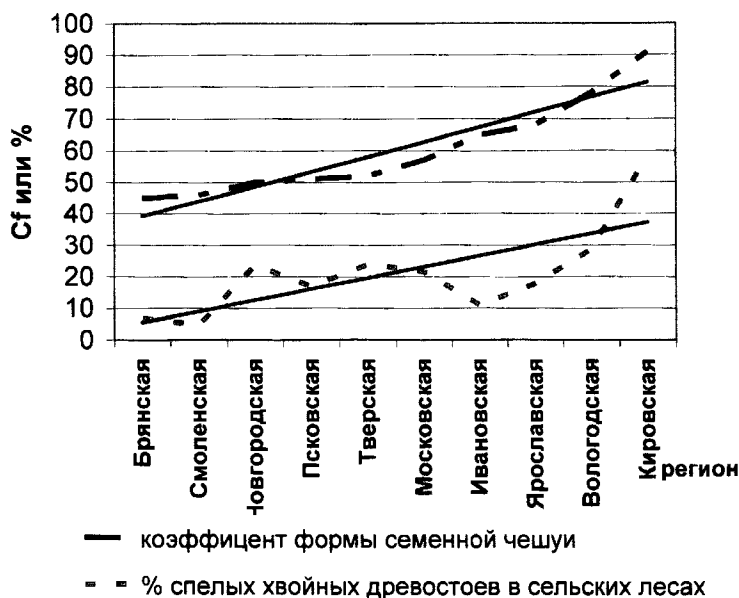


Рис. 2.13 Сопряженность структуры популяций ели (по данным П.П. Попова) и интенсивности лесопользования в регионе. Сплошными линиями отражены линейные тренды

Используя данные П.Г. Мельника [17] мы так же нашли высокий уровень связи между рядами данных – коэффициент корреляции равен 0,70. Ряды данных отражены на рис. 2.14.

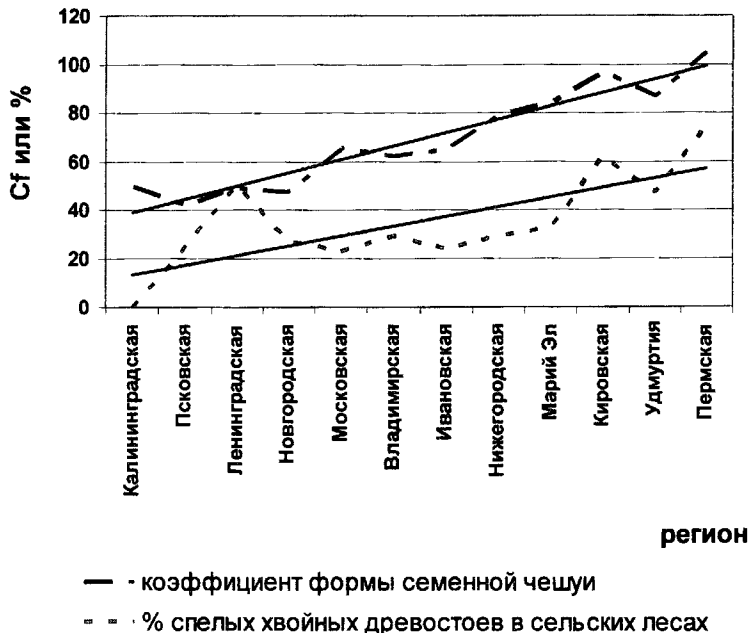


Рис. 2.14. Сопряженность структуры популяций ели (по данным П.Г. Мельника) с интенсивностью лесопользования. Сплошными линиями отражены линейные тренды

При выборе критерия нарушенности района рубками мы руководствовались следующим. Исторически хозяйство в сельских лесах СССР велось гораздо менее системно [11], поэтому обедненность их структуры в конкретном регионе наиболее ценными древостоями (спелые хвойные) будет на наш взгляд лучше характеризовать антропогенное воздействие на еловые леса в течении последних столетий в данном регионе. Структура лесов

МПР более выровнена в соответствии с потребностями непрерывного и неистощительного лесопользования и для целей подобной оценки менее пригодна.

Если теперь обратиться к современной структуре популяций ели по фену формы семенной чешуи в пределах одного региона, то можно отметить явную связь между ней и плотностью населения в начале XIX века. Так, данные отражающие эту взаимосвязь для Костромской области [34] приведены в таблице 2.3.

Таблица. 2.3

Связь современной фенотипической структуры ельников Костромской области с плотностью населения начала XIX века

Уезд	Плотность населения, человек на одну квадратную версту	Коэффициент, отражающий современную структуру популяции ели данного района по фену форма семенной чешуи.
Нерехтинский	47,6	3,3
Костромской	37,9	3
Солигаличский	17,7	2,4
Кологривский	11,3	2,2

Приведенные в таблице коэффициент увеличением своих значений отражает возрастание доли острочешуйчатых форм в популяции ели данного района. Просматривается четкая связь между возрастанием плотности населения и увеличением доли острочешуйчатых форм в популяции.

Обнаруженные для условий Костромской области [34] и Карелии [8, 35] зависимости между географической изменчивостью популяций ели по форме семенной чешуи и агроклиматическим районированием, на наш взгляд, представляют собой ни что иное, как эффект от разной благоприят-

ности районов для ведения сельского хозяйства и связанной с этим историей действия естественного отбора в популяциях ели. О том, что территория Карелии, где эта связь выражена очень четко, должна была пройти через длительную стадию подсечного земледелия свидетельствует эпос «Калевала» [2]. К. Куусела [12] отмечает, что на территории современной Финляндии в XVIII-XIX столетии подсечное земледелие практиковалось на 50-75% лесных площадей. Этот процент более низок в северных районах, а в южных выше. Если говорить о территории Карелии, то мы вправе ожидать там аналогичной ситуации.

Третье следствие. При заселении свободного от популяции ели экотопа для выживания индивида и последующего оставления им потомства большую роль будет играть скорость его роста в высоту. Как отмечал еще Г.Ф. Морозов [19]: “Биологический смысл роста в высоту - вынести вершину для беспрепятственного пользования светом. Быстрота роста имеет большое значение при борьбе пород друг с другом – как разных видов, так и в пределах одного вида. Экземпляры, наделенные большей индивидуальной силой роста, скоро приобретают господство над другими, которые при этом и переходят в разряд заглушенных и угнетенных.”. Таким образом, гены ответственные за быстрый рост в молодом возрасте чаще должны встречаться в тех же генотипах, что и гены ответственные за раскрывание шишки в марте (острую форму семенной чешуи).

Для подпологового подроста быстрый рост бесполезен, материнские деревья по высоте ему ни в коем случае не обогнать, наоборот скорее выгоден медленный рост, не требующий большого количества ресурсов – ведь так подрост может расти гораздо дольше по времени и следовательно имеет больше шансов дожидаться смерти дерева верхнего яруса и освобождения жизненного пространства. Есть ли факты, подтверждающие данное следствие? Действительно, известно, что сильнее выраженная заостренность и вытянутость чешуй сопровождается более быстрым ростом семен-

ного потомства популяций [25, 26]. В том числе это подтверждается и полученными нами данными, приведенными в разделах 2.4 и 2.6.

Подтверждение умозрительных следствий из гипотезы на фактическом материале служит достаточным основанием для вывода о том, что она оказалась близкой к истине. Подводя итог можно нарисовать следующую картину продвижения ели европейской по Русской равнине, отводя ведущую роль в формировании современной популяционной структуры естественному отбору, направленному на приспособление к антропогенно преобразованной среде.

Древнейшее восточнославянское государство было зафиксировано в VI веке в Карпатах у волинян (дулебов) [3] и по видимому, в V–VII веке шла миграция славянского населения на север и северо-восток [4]. Уже обитая на западе Русской равнины славянские племена практиковали подсечную систему земледелия, о чем, например, свидетельствуют названия месяцев традиционных славянских календарей (польского, чешского, украинского, белорусского). Первый месяц, когда производилась рубка деревьев, обозначали как сечь, второй - когда срубленные деревья подсыхают - сухой; третий - когда деревья сжигают для получения золы - березозол, дальше идут травень, кветень, серпень, вересень (от слова врещи-молотить.). Точно также традиционные названия месяцев у чувашей привязаны к собственной системе земледелия, у якутов к рыбному промыслу, у казахов к событиям в жизни скота. [3]. Таким образом, можно ставить знак равенства между увеличением численности славянского населения и возрастанием уровня сплошных рубок в лесных массивах. Причем, при подсечной системе земледелия поле используется лишь несколько лет и затем забрасывается, вновь зарастая лесом. Также, при выжигании участков леса не могла не возрасти частота лесных пожаров, что увеличивало и площадь гарей. Следовательно, среда стала более благоприятной для возобновления остроочешуйчатых форм ели, по сравнению с округлоочешуй-

чатыми. Характерно, что самые “острочешуйчатые” популяции ели в настоящее время расположены на территории древнейшего восточнославянского государства, т.е. там где обрисованный нами механизм отбора действовал наиболее продолжительное время.

В контексте обсуждаемой проблемы ценным свидетельством являются наблюдения автора романа «В лесах» А. Печерского (П. И. Мельникова), правдивость которых подтверждал Д.Н. Кайгородов [10]. Как они представляли себе проблему преобразования лесной среды славянскими колонистами станет ясно из следующего отрывка: «...В старые годы росли на Горах (гористый берег Волги) леса кандовые (девственные, первобытные), местами досель уцелели они, больше по тем местам, где чувашы, черемисы да мордва живут. Любят те племена леса дремучие, да рощи темные; ни один из них без нужды деревца не тронет; ронить лес без пути, по ихнему, грех великий; по старинному закону их, лес – жилище богов. Леса истреблять – божество оскорблять, его дом разорять – кару на себя накладывать. Так думает мордвин, так думают черемисы и чувашы...Русский не то: он прирожденный враг леса; свалить вековое дерево, чтобы вырубить из сука ось либо оглоблю, сломить ни на что не годное дерево, ободрать липку, иссушить березку, выпуская из нее сок, либо снимая бересту на подтопку, – ему нипочем. Столетние дубы даже ронит, обобрать бы только с них желуди свиньям на корм. В старые годы, когда шаг за шагом Русь отбивала у древних насельников землю, она нещадно губила леса, как вражеские твердыни. Привычка осталась; и теперь на Горах, где коренные русские люди живут, не помесь с чужестранцами, а чистой славянской породы, лесов больше нет – остались кое-где рощицы, кустарник да ерники...»

Появление славян, а затем возрастание плотности их населения должно было вызвать еще один биогеоценотический эффект, повышающий выживаемость семян острочешуйчатых форм (зимующих в шишках), и снижающий вероятность выживания семян округлочешуйчатых форм (зи-

мующих под снегом), а именно существенное снижение численности популяции белки, и увеличение численности популяций мышевидных грызунов.

Посетивший Восточную Европу испано-арабский писатель XI века Абу-Хамид [7] описывает товарно-денежные отношения у славян следующим образом: “Рассчитываются они между собой старыми беличьими шкурками, на которых нет шерсти, и которые нельзя ни на что никогда использовать, и которые ни на что не годятся. Если же шкурка головы и шкурка ее лапок целы, то каждые восемнадцать стоят по счету серебряный дирхем... И за каждую из таких шкурок дают отличный круглый хлеб, которого хватает сильному мужчине. На них покупают любые товары: невольниц и невольников, и золото, и серебро... Когда они (шкурки) испортятся в их домах, то их рваные несут в мешках, направляясь с ними на известный рынок... нанизывают их на крепкие нитки... И никто не может отказать от них, на них продают и покупают”.

Сложно ошибиться, предположив, что такого рода денежные отношения снизили численность популяции белки, об этом косвенно свидетельствует и сам источник – в обмене, используются уже никуда не годные шкурки, но обязательно беличьи – что контролируется по голове и лапкам на шкурке. Очевидно, что со снижением численности белки стал выживать больший процент зимующих в шишках семян.

Помимо белки объектом славянского экспорта были меха горностая, куницы, лисицы [21]. Снижение численности данных видов снимало пресс давления с популяций мышевидных грызунов. Появление же посреди леса участков с посевами злаков расширило для них кормовую базу, сделало ее более устойчивой, что также должно было способствовать увеличению численности их популяций. Поэтому стала снижаться выживаемость семян у округлочешуйчатых форм ели, семена которых зимовали в подстилке.

О том, что между численностью куницы и численностью мышевидных грызунов малонарушенных биоценозах существует тесная связь, говорят данные М.Л. Калецкой [9]. В тоже время на численность белки численность куницы влияет слабо [2, 9]. Потому, снижение численности белки в результате промысла, не могло быть в какой то мере скомпенсировано истреблением куницы.

Может родиться предположение, что рост численности мышевидных грызунов на лесных участках вблизи поселений мог быть в какой-то мере скомпенсирован за счет появления в системе биоценоза такого вида как кошка. Однако исторические факты говорят о том что численность кошек в славянских поселениях не была велика. Так, например археozoологический материал из славянских поседений III и V века н.э. расположенных на территории Владимирской области говорит о том, что в поселении велся активный промысел белки и куницы, а вот костные остатки кошек там вообще не были обнаружены [13]. Важно отметить, что составленный в IX веке судебник «Русская правда» [28] кошку среди домашних животных не упоминает, что говорит как минимум о ее исключительной редкости в IX веке. Судебник XIV века «Митрополичье правосудие» [27] дает следующую систему штрафов за кражу домашних животных: «За голубь 9 коунь, за утку 30 коунь, за гусь 30 кунь, за лебедь 30 коунь, за жеравь 30 кунь, за кошку 3 гривны, за собаку 3 гривны, за кобылу 60 кунь, за волъ 3 гривны, за корову 40 кунь, за третьак 30 кунь, за лонщину полгивны, за теля 5 кунь, за борань ногата, за порося ногота, за овцу 5 кунь, за жеребца гривна, за жеребя 6 ноготь». Отметив, что составной часть гривны были более мелкие деньги – куны (шкурки куницы) и ногаты (шкурки лисицы) из текста можно понять, что кошка ценилась дороже таких незаменимых в крестьянском хозяйстве животных как лошадь и корова, что свидетельствует о ее редкости в Древней Руси.

Таким образом, есть веские основания полагать, что с появлением на Русской равнине славян экологическая среда стала более благоприятна для форм ели, семена которых зимуют в шишках на дереве и способны распространяться по насту на большие расстояния, т.е. для остроchешуйчатых форм, и менее благоприятна для округлоchешуйчатых. Несомненно, что при этом шла свободная гибридизация между деревьями ели с разной формой семенной чешуи, что обусловило не полное вытеснение остроchешуйчатыми формами округлоchешуйчатых, а формирование гибридных елей с промежуточным строением семенной чешуи. В целом, изложенные в статье представления хорошо согласуются с концепцией потенциального и современного растительного покрова сформулированной применительно к лесам Восточной Европы [30], что может рассматриваться как дополнительное подтверждение ее обоснованности.

Следует заключить, что по современной структуре популяций ели Русской равнины в настоящее время сложно судить, о том какова была структура популяций ели по фену формы семенной чешуи ели в географическом градиенте после отступления ледника, так как позднее она могла формироваться в тесной связи с заселением территории славянами. Следует отметить, что сплошной рубкой в XIX веке неохотно затрагивались ельники в местах с повышенным увлажнением [34], поэтому именно они служили рефугиумами, в которых могла сохраняться наиболее близкая к доантропогенной структура популяций ели, характерная, впрочем лишь для влажных экотопов. Именно изменчивость формы семенной чешуи у елей из старовозрастных древостоев влажных экотопов сопоставленная в географическом аспекте может на наш взгляд дать более объективную информацию о ходе процесса интрогрессивной гибридизации между елью европейской и елью сибирской в постгляциальный период.

Литература

1. Бобров, Е.Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. –Свердловск: УНЦ АН СССР. 1974. – С. 60–66.
2. Волков, В.А. Значение куницы и животных потребителей семян ели в насаждениях южной тайги. Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Л.: ЛТА, 1971 – 20с.
3. Греков, Б.Д. Киевская Русь. – М.: ООО “Издательство АСТ”, 2004. – 671 с.
4. Гудзь-Марков, А.В. История славян. – М.:ВИНИТИ, 1997. – 488 с.
5. Данилов, Д.Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Ботанический журнал. Т. 28. №5. 1943. – С. 191–195.
6. Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. 2-е изд., доп. – СПб.: Наука. 2001. – 126 с.
7. Древняя Русь, IX в.-1263 г./ Владимир Петрухин. – М.: Астрель, 2005. – 192с.
8. Ильинов, А.А. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура ели финской *Picea*fennica* (Regel) Kom. в Карелии./ Автореф. дисс. ...к.с.-х. наук. – С.-Пб.:1998. – 25с.
9. Калецкая, М.Л. К вопросу об изменениях численности белки и куницы в Дарвинском заповеднике.// Труды Дарвинского государственного заповедника, Вып. VIII, 1968. – С. 28–56.
10. Кайгородов, Д.Н. Беседы о русском лесе. Краснолесье. Чернолесье. – Спб.: ФормаТ, 2004 – 304с.
11. Кожухов, Н.И, Коротков, С.А., Румянцев, Д.Е., Бондаренко, В.В., Стоноженко, Л.В. Устойчивое развитие сельских лесов и повышение эффективности ведения хозяйства в них. // Лесной экономический вестник. №2. 2001. – С. 28–33.
12. Куусела, К. Динамика бореальных лесов. SITRA, 1991 – 212с.
13. Крылович, О.А. Археozoлогический материал из средневековых поселений Вишенки III и Весь V (Владимирская обл., Суздальский район)//Динамика современных экосистем в голоцене. Материалы Российской научной конференции. – М.: КМК. – С.116–122.
14. Лесной фонд России (по данным государственного учета лесного фонда по состоянию на 1 января 1998г.) / Справочник. М.: ВНИИЦлесресурс, 1999. – 650с.
15. Мамаев, С.А., Попов, П.П. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). – М.: Наука. 1989. – 104с.

16. Мелехов, И.С., Листов, А.А. Некоторые аспекты смены сосны елью на Европейском Севере СССР // Лесоведение, №3. 1980. – С. 42–51.
17. Мельник, П.Г., Рубанская, О.В., Процкая, А.В. Изменчивость формы семенных чешуй и популяционно-географическая структура ареала ели в Центральной и Восточной Европе // Мат. IV Междунар. конф. молод. ученых “Леса Евразии - Восточные Карпаты”. – М.: МГУЛ. 2004. – С. 169–171.
18. Милютин, Л.И. Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение. Автореф. дис. ...канд с.-х. наук. Красноярск. 1963. 20 с.
19. Морозов, Г.Ф. Избранные труды. – М.: ВНИИЛМ. 2004. – 57 с.
20. Москвитин, А.В. Ель в лесостепной зоне Мордовии. – Саранск: Мордовское книжное издательство, 1959 – 48С.
21. Нидерле, Л. Славянские древности. – М.: “Алетейа”, 2000. – 590 с.
22. Панин, В.А. Лесоводственные особенности форм ели средней тайги Европейской части СССР // Молодые лесоводы сорокалетию Великого Октября. – М.: Научно-техническое общество сельского и лесного хозяйства. 1957. – С. 48–58.
23. Письмеров, А.В. Флористические особенности коренных лесов (Русская равнина и Предуралье) // www.ecoline.ru/news/JUL97/JUL.txt (16 декабря 1999).
24. Попов, П.П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. – Новосибирск: Наука. 1999. – 169с.
25. Попов, П.П. Ель европейская и сибирская: структура, интеграция и дифференциация популяционных систем. – Новосибирск: Наука. 2005. – 231с.
26. Правдин, Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. – М.: Наука, 1975. – 178 с.
27. Правосудие Митрополичье // www.hist.msu.ru/ER/Etext/RP/prp.html (23 сентября 2007 г.)
28. Пространная Русская правда // www.hist.msu.ru/ER/Etext/RP/mp.html (23 сентября 2007 г.)
29. Ромедер, Э., Шенбах, Г. Генетика и селекция лесных пород. – М.: Сельхозиздат. 1962. – 268 с.
30. Смирнова, О.В., Бакун, Е.Ю., Турубанова, С.А. Представления о потенциальном и восстановленном растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Лесоведение, 2006, №1 – С. 22–33.

31. Татаринов, В.В. Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах словых лесов центральной части Русской равнины // Ботанический журнал, 1987, №2. – С. 229–238.
32. Татаринов, В.В. Внутривидовая изменчивость ели на юго-западной границе ее сплошного распространения // Популяционные исследования растений в заповедниках. – М.: Наука. 1989. – С. 19–33.
33. Цветков, М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. – М.: АН СССР. 1957. – 213с.
34. Шутов, В.В., Сажин, В.С., Новиков, А.Н., Кожурин, С.И., Шелепов, В.В., Варфоломеев, В.Е., Рыжова, Н.В., Дудин, В.А., Юрзов, Г.Н., Багаев, Е.С., Кудрявцев, В.А., Корнеев, И.А., Устюжанин, А.В. Леса Костромской области: современное состояние и перспективы лесопользования. – Кострома: КГТУ, 2006. – 179с.
35. Щербакова, М.А. Генэкология ели обыкновенной *Picea abis* (L.) Karst. в разных лесорастительных районах: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Красноярск, 1973. – 26с.
36. Юркевич, И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И, Сидорович Е.А., Чубанов К.Д. Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. – Свердловск: УНЦ АН СССР. 1974. – С. 51–59.
37. Якушев, М.Р. Леса Смоленской области (материалы по истории лесов области). – Смоленск: СКНИИ, 1946. – 85с.

2.6 Дендрохронологически реконструированная динамика рангов по продуктивности и качеству древесины у разных провинциений ели в географических культурах

Ель европейская занимает обширный ареал, различные участки которого отличаются по истории действия естественного отбора в популяциях ели современным его векторам. результатом этого явилось возникновение географические расы ели. Выращивание семенного потомства разных, географически возникших форм, в однородных экологических условиях какого-либо района позволяет вести среди них отбор генотипов, пригодных для формирования в данном районе высокопродуктивных древостоев с заданными качественными характеристиками древесины. Для проведе-

ния такого рода испытаний существенное значение имеет вопрос о корректных формах ранней диагностики особенностей будущего роста форм ели. В данном разделе обсуждаются возможности подобного рода диагностики на основе анализа рангов по ширине годичного кольца и рангов по доле поздней древесины в годичном кольце, ретроспективно восстановленных на основе дендрохронологической информации.

Объектом исследований являлись географические культуры ели, заложенные А.М. Пальцевым в 1967 году в Солнечногорском районе Московской области. Достоинства данного объекта - это достаточно широкий спектр представленных провиниенций и относительно старый возраст. Предыдущее исследование, в которых сопоставлялись таксационные показатели данных географических культур в возрасте 18 лет и 37 лет показало, что ранги по продуктивности у части провиниенций сильно менялись за этот период [7].

В мае 2006 года на данном объекте производился отбор образцов древесины с помощью бурава Пресслера. Отбор производился на высоте 1,3м, с западной стороны ствола. Учетные деревья подбирались среди I–III класса роста по Крафту. Ширина годичных колец была промерена с помощью МБС-10 с точностью до 0,05мм. Обработка рядов радиального прироста проводилась с помощью табличного процессора Microsoft Excel, где в частности с помощью встроенной функции РАНГ определялись ранги по ширине годичного кольца для каждой провиниенции в каждом году [4]. Для контроля за правильностью измерений использовалась перекрестная датировка в программе GROWLINE [3]. Для оценки схождения по ранговой структуре между разными годами был использован коэффициент ранговой корреляции Спирмена [2,4].

При каноническом корреляционном анализе было установлено, что все хронологии имеют близкий характер в изменчивости радиального прироста – коэффициент корреляции между неиндексированными хроноло-

гиями по ширине годичного кольца между разными провиниенциями колеблется от 0, 90 (например «Марийская»-«Волинская») до 0,99 (например «Марийская»-«Башкирская»). С возрастом ширина годичного кольца у деревьев ели закономерно снижается, при этом она колеблется от года к году под действием погодных условий. Осреднение ширины годичного кольца по периодам дает возможность избавиться от климатической компоненты в его варьировании и сравнивать долговременные тенденции в изменении ширины годичного кольца у разных провиниенций. Изменчивость средней ширины годичного кольца за пятилетие у разных провиниенций ели отражает рис. 2.15.

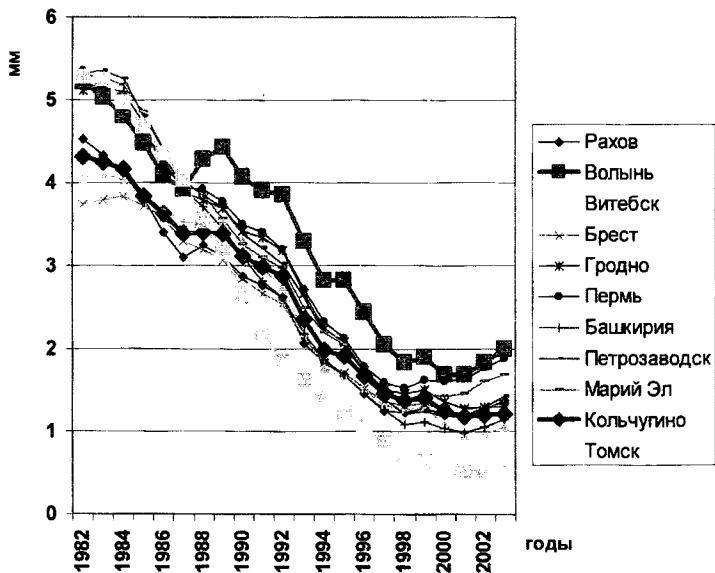


Рис. 2.15. Динамика среднего радиального прироста за пять лет у разных провиниенций ели

Из него четко видно, что минимальную продуктивность демонстрирует провиниенция из окрестностей города Томска наивысшую продук-

тивность имеет провинииенция из окрестностей города Волынь (Западная Украина). Местная провинииенция (город Кольчугино Владимирской области, около 200 км восточнее города Солнечногорск) по средней ширине годичного кольца в целом занимает промежуточное положение между всеми включенными в анализ.

Следует отметить, что на начальных этапах роста, приблизительно до 1987 г. (23 летний возраст) соотношение провинииенций по средней ширине годичного кольца иное, чем в последние десятилетия. Наиболее показательно то, что максимально отличающиеся между собой в настоящее время провинииенции («Томская» - «Волынская») на начальных этапах роста по средней ширине годичного кольца были очень близки.

Для характеристики ранговой структуры выборки в каждом году был рассчитан коэффициент ранговой корреляции между ранговой структурой в 2005 году и ранговыми структурами во все остальные годы. Его динамику отражает рис. 2. 16.

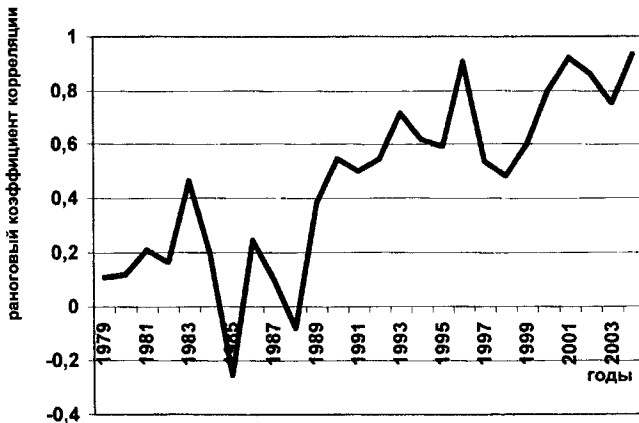


Рис. 2.16. Динамика рангового коэффициента корреляции для показателя «ширина годичного кольца» в выборке представленной разными провинииенциями ели

Видно что, чем далее мы отодвигаемся от года отбора керна, тем менее ранговая структура выборки соответствует ранговой структуре 2005 года.

Согласно классификации предложенной М.Д. Мерзленко [6] в предложено различать ряд фаз развития культур: фаза приживания, индивидуального роста, фаза смыкания, фаза чащи, фаза жердняка и другие. Экологические условия на разных фазах развития древостоя различны, так в фазе индивидуального роста имеет место преимущественно межвидовая конкуренция, а в фазе жердняка преимущественно внутривидовая, степень внутривидовой конкуренции на разных фазах развития древостоя также отличается. Мы полагаем, что ранг продуктивности того или иного генотипа может зависеть от фазы, на которой в данный момент находится древостой.

Данное наблюдение хорошо согласуется с представлениями о конкуренции, господствующими в современной эволюционной теории и укладывается в рамки концепции «эффекта Монтгомери» [1]. Суть его в том, что один и тот же генотип часто ведет себя по разному в смысле конкурентоспособности в чистом и смешанном сомкнутом насаждении. Генотип особи, успешно конкурирующей с другими особями того же генотипа, не обязательно выйдет победителем из конкуренции в полиморфной смеси генотипов. И наоборот, конкурент, относительно слабый в чистом сомкнутом насаждении может превратиться в доминирующего члена смешанного насаждения.

Как известно, механические свойства древесины тесно связаны долей поздней древесины в годичном кольце [5,8,9], и на основе данного показателя возможно уверенно вести их диагностику.

Сопоставление изменений средней за пять лет доли древесины в годичном кольце для разных провинциций ели (рис. 2.17.) показывает, что в целом наибольшую долю древесины в среднем кольце демонстрирует бр-

стский образец; местный, кольчугинский образец дает в последние годы годовичные кольца в целом с наиболее низкой долей поздней древесины.

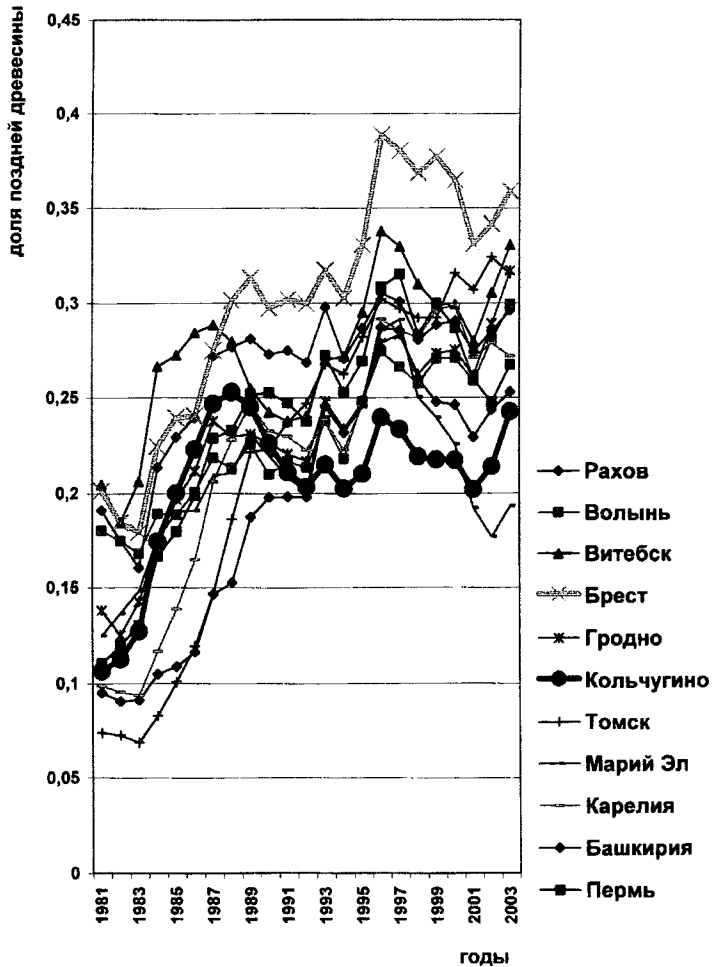


Рис. 2.17. Динамика доли поздней древесины в годичном кольце для разных провинуиенций ели

Динамику коэффициента ранговой корреляции для показателя «средняя доля поздней древесины в годичном кольце за пять лет» отражает рис. 2.18. Видно, что ранговая структура выборки по данному показателю практически не меняется за весь рассматриваемый период (возраст 15–40 лет).

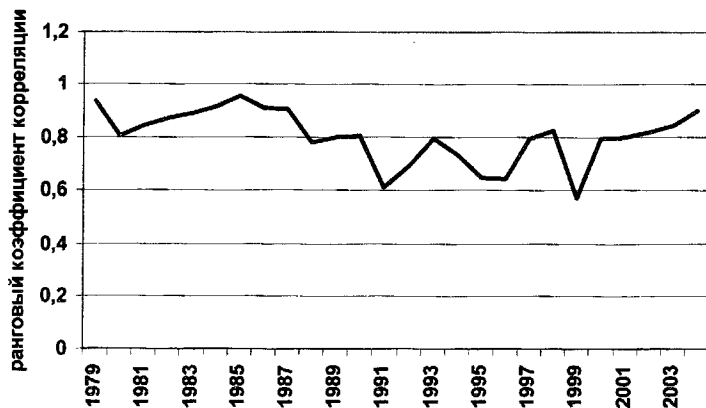


Рис. 2.18. Динамика рангового коэффициента корреляции для показателя «доля поздней древесины в годичном кольце» в выборке представленной разными провиринциями ели

Если вновь обратиться рис. 2.17, то можно отметить закономерное увеличение доли поздней древесины в годичном кольце с возрастом. Для оценки степени влияния фактора возраста и фактора географического происхождения образца на признак «доля поздней древесины в годичном кольце» был проведен двухфакторный дисперсионный анализ. Его результаты показали, что при уровне доверительной вероятности 0,001 на данный признак достоверно влияют оба фактора. При этом фактор возраста обуславливает 67% выборочной вариации. Следовательно, варьирование доли поздней древесины с возрастом гораздо значимее ее варьирования между разными образцами.

Таким образом, на основе результатов исследований в качестве основного следует сделать заключение, что ранняя диагностика ранга по доле поздней древесины и сопоставление на основе этого индикатора механических свойств у разных провинциений может осуществляться уже в возрасте 15 лет. Диагностику же ранга по продуктивности желательнее вести в возрасте максимально близком к возрасту рубки главного пользования. В силу значительной зависимости доли поздней древесины от возраста, вопрос об экономической целесообразности целевого отбора для плантационного выращивания провинциений ели с высокими механическими свойствами древесины может решаться неоднозначно.

Литература.

1. Грант, В. Эволюционный процесс. – М.: Мир, 1991 – 488с.
2. Лакин, Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1973 – 343с.
3. Липаткин, В.А., Мазитов, С.Ю. Перекрестная датировка дендрохронологических рядов с помощью ПЭВМ. // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. /Научн. тр. Вып. 288(1) –М.:МГУЛ, 1997 –С. 103–110.
4. Макарова, Н.В., Трофимец, В.Я. Статистика в EXEL. – М.: Финансы и статистика, 2002 – 365с.
5. Мелехов, И.С. Лесоведение. – М.: МГУЛ, 2002 – 258с.
6. Мерзленко, М.Д. Искусственные леса. Ч.2. – М.:ВНИИЦЛЕСРЕСУРС, 1992 – 238с.
7. Степанова, О.В. , Мельник, П.Г., Арабаджи, Н.А. Продуктивность экотипов ели в географических культурах Сенежского лесничества Солнечногорского опытного лесхоза.// Материалы VI Международной конференции молодых ученых «Леса Евразии – Венгерский лес». – М.: МГУЛ, 2006 – С. 99–101.
8. Уголев, Б.Н. Древесиноведение и лесное товароведение. – М. : Академия, 2004 – 272 с.
9. Olesen, P.O. The interrelation between basic density and ring width of Norway spruce.// Det Forstlige Forsøgsvæsen I Danmark. Dind XXXIV, 1976. – P.341–359.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ПРОДУКТИВНОСТИ

3.1 Изменчивость разных видов прироста у деревьев ели европейской

Стационарные экофизиологические исследования продукционного процесса, выполняемые непосредственно в лесу, дают надежную информацию о закономерностях роста, но зачастую возможности для их проведения ограничены, так как они требуют значительных материально-технических вложений и преемственности в наблюдениях на протяжении нескольких поколений исследователей [4].

Дендрохронологический метод обеспечивает хорошую альтернативу исследованиям такого рода. Достоинством метода является возможность ретроспективно получить для любого района исследования ряды наблюдений за ежегодной продуктивностью древесных растений в течении длительного периода. Однако применимость метода ограничивается невозможностью получить столь же подробную картину изменения экологической обстановки за этот период.

В итоге стационарные экофизиологические исследования и дендрохронологические исследования могут хорошо сочетаться в исследовательских программах – основательность подхода первых хорошо дополняется гибкостью и «поворотливостью» вторых.

Однако, прежде чем рекомендовать расширенное использование дендрохронологических методов в стационарных исследованиях биопродуктивности лесных пород необходимо удостовериться, что колебания ширины годичного кольца действительно могут служить индикатором в колебаниях накопления урожая древесины. Решение задачи оценки изменчивости радиального прироста на высоте 1,3м как показателя общей продуктивности дерева нами проведено на материале подпологового во-

возобновления ели в культурах сосны. Подпологовое возобновление ели является давней тематикой стационарных исследований лаборатории лесоводства Ин-та лесоведения РАН [11-14], поэтому выбор именно этого объекта был для нас особенно актуален. Вскрытые закономерности с известной долей осторожности могут быть распространены и на другие объекты.

Объектом исследования были выбрано возобновление ели в культурах сосны в Порецком лесничестве Бородинского лесхоза. В 2003 году в культурах сосны 65-летнего возраста на пробной площади в 0.09 га было удалено еловое возобновление для изучения влияния межвидовой корневой конкуренции на рост сосны.

Таксационные характеристики насаждения до рубки подроста ели приведены в табл. 3.1.

Таблица 3.1
Характеристика исследуемого древостоя

Ярус	Состав	Число деревьев, экз/га	Запас, м ³ /га ⁻¹
1	9.0С 0.7Е	648	439
2	0.3Б 10Е	1791	65

Высоты ели варьировали от 3 до 17 метров. При этом, возраст варьировал от 27 до 62 лет. Деревья малых возрастов были сосредоточены в нижних группах высоты, возраст ели выше 10 метров колебался в пределах 50–60 лет.

Отобранные деревья ели раскряжевывались по метровым отрубам, по которым проводился погодичный анализ хода роста по всей высоте ствола. На комлевом срезе определялся возраст учетных деревьев.

При отборе моделей измерялись приросты деревьев в высоту за последние 30–40 лет (от вершины до высоты около 2 м, где идентификация приростов становится затруднительной). Радиальные приросты на спилах определялись с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10 по четырем направлениям. Точность измерений составляла 0,05 мм. При валке модельных деревьев у них измерялся прирост в высоту по длине побега между мутовками. Правильность измерения контролировалась подсчетом годичных приростов на ветвях. Измерения линейного прироста проводилось от вершины по всей длине ствола до тех пор, пока идентификация мутовок не становилась сомнительной из-за повреждений ствола или невыраженности мутовок (обычно до высоты около полутора метров).

Данные измерений позволили рассчитать ежегодный прирост стволового объема и сопоставить три варианта прироста (радиальный, линейный и объемный).

Высота деревьев ели под пологом сосновых культур колеблется от 3 до 17 м. Все деревья были сгруппированы по высотным группам с интервалом 2 м (3,1–5, 5,1–7 и т.д.) в которых были подсчитаны средние годовые приросты в высоту. Для определения сходства кривых линейного прироста были рассчитаны коэффициенты корреляции между кривыми всех высотных групп. Данные корреляционного анализа приводятся в табл. 3.2.

Из данных анализа следует, что деревья высотой от 3 до 7 метров имеют сходную (угасающую) динамику прироста, более высокие деревья имеют сходство динамики между собой, но не сходны с деревьями высотой до 7 метров.

Таблица 3.2

Значения коэффициентов корреляции между кривыми изменения
линейного прироста

Группы высоты, м	3-5	5-7	7-9	9-11	11-13	13-15
5-7	0.71					
7-9	0.41	0.44				
9-11	0.02	0.19	0.69			
11-13	0.25	0.13	0.78	0.91		
13-15	0.19	0.16	0.75	0.89	0.94	
>15	0.30	0.38	0.77	0.90	0.88	0.88

Особенно заметно сходство (коэффициент корреляции близок к 0.9) у деревьев выше 9 м. Это свидетельствует о том, что в данном насаждении существует внутренняя экоценотическая граница – ель выше 9 м составляет перспективную часть популяции, ель ниже 7 м – усыхающую, угнетаемую не только пологом-эдикатором, но и более крупными елями. Кроме того, ели нижних ступеней высоты включают в себя как разновозрастные с более высоким возрастом, так и более молодые. В высотной группе 7-9 м, вероятно, представлены деревья обоих типов динамики прироста, что обуславливает ее промежуточное положение. Поэтому для целей детального анализа нами были отобраны деревья лидерной группы высотой более 10 м, характер линейного прироста которых весьма сходен.

Эндогенная изменчивость радиального прироста

В подавляющем большинстве дендрохронологических исследований задействованы ряды радиального прироста полученные для высоты 1,3м. Более низкие высоты неудобны из-за наличия наплывов на корневых лапах, а более высокие неудобны при отборе образцов. Возможно допустить, что падения прироста фиксируемые на материале данных хронологий не всегда отражают падений в продуктивности, ведь спад прироста на высоте 1,3м может быть компенсирован всплеском в более высоких частях ствола. Отличия по ширине годичного кольца в нижней и верхней части ствола связаны с наличием градиента концентрации фитогормонов по высоте ствола [9]. Наибольшая концентрация фитогормонов наблюдается у основания кроны, что является результатом суммарного производства всей кроной дерева.

Пронормировав место резов относительно общей высоты мы, таким образом, поставили прирост в соответствие градиенту концентрации ауксина. График на рис. 3.1 отражает распределение величины среднего прироста за пять лет относительно положения на столе.

Видно, что прирост в нижней части стола ниже, чем в верхней, коэффициент корреляции между относительной высотой на стволе и величиной прироста равен 0,72. Просматривается нелинейный характер связи – для участков лишенных кроны регрессия прироста по высоте практически не выражена, затем наблюдается резкое увеличение, в верхушечной части прирост незначительно падает – видимо концентрация ауксина там также ниже за счет отсутствия притока его из почек боковых побегов, удельный вес которых в сумме выше, чем вес апикального побега

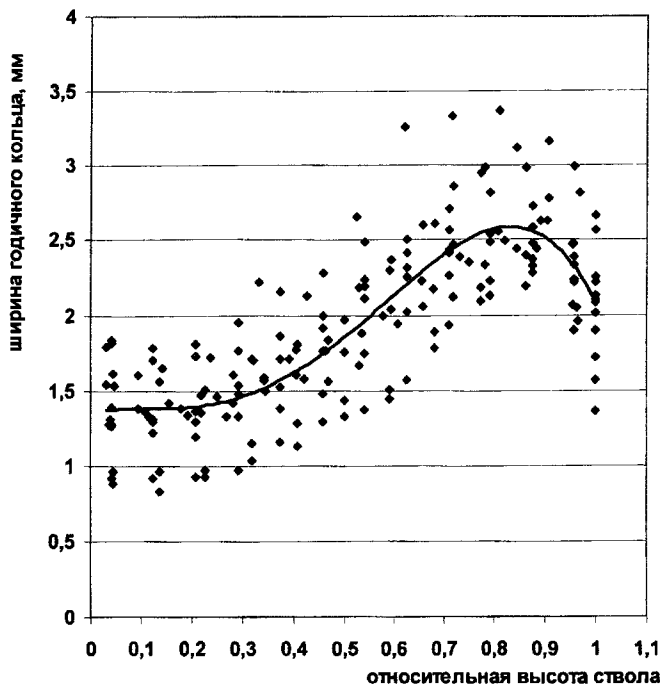


Рис. 3.1. Изменение текущего радиального прироста за пять лет по относительной высоте ствола

В целом, падение прироста по высоте ствола может быть описано уравнением нелинейной регрессии вида:

$$Y = -12,231 \cdot X^4 + 16,622 \cdot X^3 - 4,027 \cdot X^2 + 0,3549 \cdot X + 1,3663,$$

где X-относительная высота ствола, а Y- прирост за пять лет, мм.

Полученная нами картина изменения ширины годовичных колец по высоте ствола соответствует известной из работы Краузе и Экстейна выполненной на материале ели европейской [3].

Согласно представлениям, обобщенным у Г.Ф. Антоновой [1], на формирование радиального прироста на разных высотах ствола могут оказывать такие факторы, как неравномерный режим прогрева по высоте ствола и более резкие перепады температуры ствола в его верхушке по сравнению с комлем. В то же время, влияние на ростовые процессы ствола может оказывать и изменение водного баланса тканей вдоль ствола. Так, формирование древесины в верхушке дерева, происходит в большинстве случаев в условиях водного стресса, являющегося результатом транспирации, а содержание влаги в кроне убывает снизу вверх [1]. Из изложенного может вытекать вывод, что отклик прироста на климатические факторы в разных частях ствола будет отличаться.

Для проверки данной гипотезы мы построили три индексированных хронологии

По приросту в нижней части ствола (в осреднение были включены индексированные хронологии расположенные на относительной высоте ствола менее 0,30%), в средней (31 –60%) и в верхней (61 –90%) и верхушке (от 91% высоты). Корреляция между нижней и средней равна 0,86; между средней и верхней 0,49. Наблюдается биологически объяснимые отличия в характере корреляции с климатическими показателями. При числе степеней свободы 9 и уровне доверительной вероятности 0,01 считается достоверными коэффициенты корреляции от 0,74. Коэффициенты превышающие эту величину обнаружены для верхней хронологии с осадками и температурой июня, а также с осадками мая прошлого года. Любопытно распределение силы корреляции по высоте ствола (таблица 3.3). Расчет произведен за период 1990–2000 гг.

Таблица 3.3

Значения коэффициентов корреляции между индексами радиального прироста осредненными по разным частям ствола.

Часть ствола	Температура июня текущего года	Осадки июня текущего года
Нижняя	-0,61	0,28
Средняя	-0,73	0,53
Верхняя	-0,78	0,86

Очевидно, что клетки камбия в верхней части ствола наиболее страдают в условиях водного стресса, что и отражается на тесноте связи ширины кольца с температурой июня.

Таким образом, ширина годичного кольца по мере увеличения высоты ствола меняется, и характер ее изменчивости под действием климатических факторов меняется также. Полученные данные делают еще более актуальным выяснение того, насколько колебания в хронологиях на основе ширин годичного кольца на высоте 1,3м отражают колебания прироста древесины по запасу.

Сопоставление различных видов прироста

Сопоставление хронологий показывает, что колебания радиального прироста на высоте 1,3м соответствуют колебаниям объемного прироста, тогда как динамика индексов линейного прироста существенно отлична.

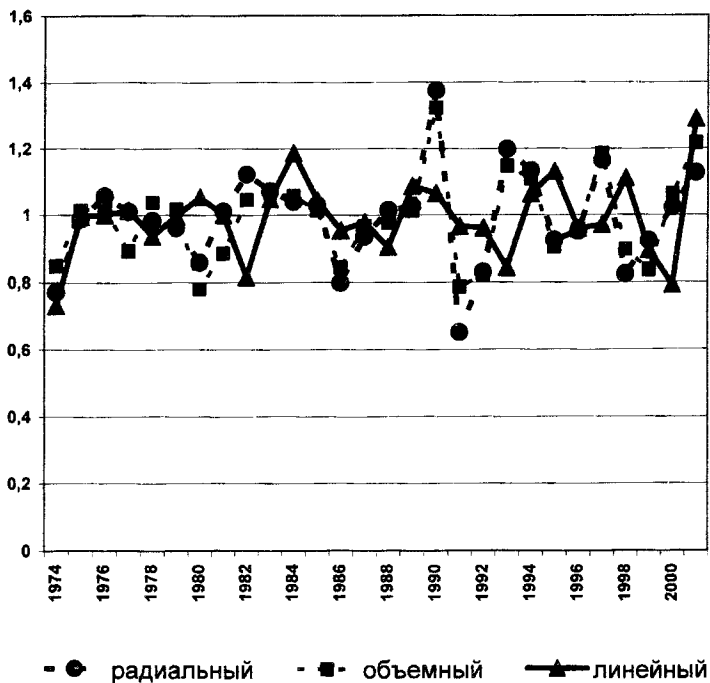


Рис. 3.2. Динамика индексов прироста для разных видов прироста

Это может говорить о разной природе варьирования данных показателей, но может быть и связано с более низкой точностью определения индекса линейного прироста ввиду его большего варьирования. Из рис 3.3 видно, что коэффициент вариации годовичного индекса прироста у линейного прироста для большинства лет выше, чем у радиального и объемного.

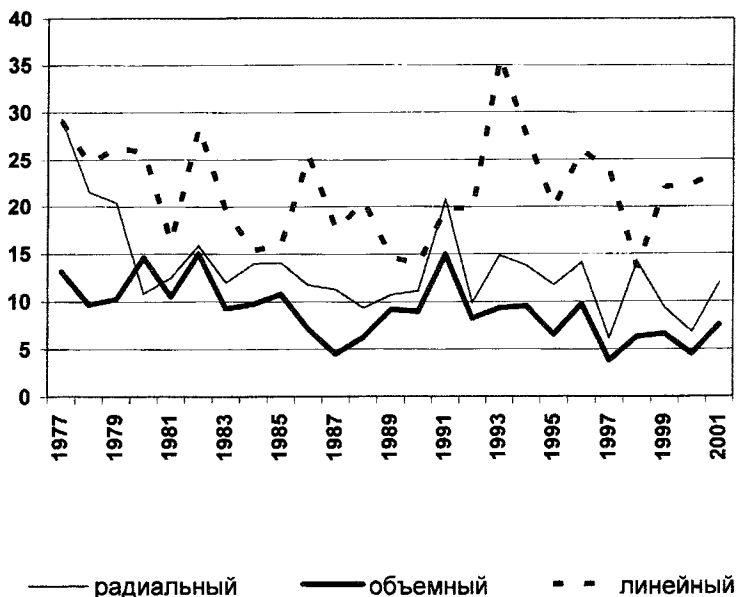


Рис. 3.3. Динамика коэффициентов вариации индексов прироста для разных видов прироста

Поэтому предположение о том, что динамика линейного прироста обуславливается иными, чем динамика радиального и объемного прироста факторами может быть принято только после того, как будет показано, что форма кривой индексов линейного прироста не изменится с увеличением объема выборки. Для этого расчета были задействованы данные по модельным деревьям ели, для которых не были промерены годовичные радиальные приросты. Как и до этого, в выборку не были включены модельные деревья высотой менее 10 м. Итого были задействованы данные по 47 деревьям. Полученная кривая прироста от первоначальной практически не отличается (рис. 3.4).

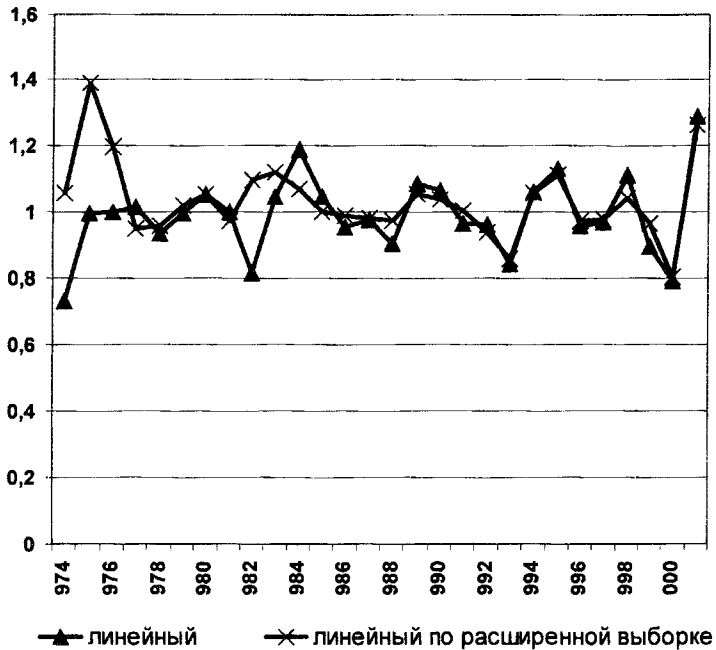


Рис. 3.4. Динамика индексов линейного прироста по данным включенной в сопоставление с другими видами прироста выборке учетных деревьев и по расширенной выборке

Следовательно, отличия в динамике линейного прироста с одной стороны и радиального и объемного с другой не связаны с объемом выборки и точностью наблюдений, а обусловлены разнофакторной природой варьирования данных.

Результаты расчета коэффициентов корреляции между использованными в рис. 3.2 и рис. 3.4 хронологиями сведены в таблицу 3.4.

Таблица. 3.4

Значения коэффициентов корреляции между индексированными временными рядами по разным видам прироста.

Вид прироста	Радиальный	Объемный	Линейный	Линейный по расширенной выборке
Радиальный	1	_____	_____	_____
Объемный	0,91	1	_____	_____
Линейный	0,37	0,52	1	_____
Линейный по расширенной выборке	0,13	0,25	0,55	1

Таким образом, колебания в урожае древесины колебаниями радиального прироста отражаются адекватно, тогда как колебания линейного прироста от года к году имеют иную природу изменчивости.

Факторы изменчивости продуктивности от года к году

Таким образом, динамика радиального прироста связана с общей продуктивностью дерева, тогда как динамика линейного прироста имеет иную природу. Это говорит о том, что исследования влияния экологических факторов на продуктивность, выполненные на материале рядов радиального прироста корректны.

Давно и хорошо известно, что варьирование радиального прироста от года к году связано с варьированием погодных условий. Для выявления

его влияния на радиальный прирост мы первоначально использовали канонический корреляционный анализ. При числе степеней свободы 25 и уровне доверительной вероятности 0,01 достоверными могут считаться значения коэффициента корреляции от 0,38 [7]. Хотя мы и работаем с индексированными значениями, но будем руководствоваться этим порогом для выявления наиболее значимых для прироста факторов, отдавая себе отчет в том, что не все влияющие на прирост метеопараметры нам удастся зафиксировать таким путем. Расчет произведен для интервала 1974–2000 г. Данные расчета сведены в таблицу 3.

Таблица 3.5

Достоверные значения коэффициента корреляции между индексами радиального и объемного прироста и метеопараметрами.

Метеопараметр	Индекс радиального прироста	Индекс объемного прироста
Сумма осадков за май прошлого года	-0,25	-0,39
Сумма осадков за март текущего года	0,38	0,37
Сумма осадков за май текущего года	-0,40	-0,41
Сумма осадков за июль текущего года	-0,36	-0,44
Среднемесячная температура июля прошлого года	0,33	0,38
Среднемесячная температура июня текущего года	-0,51	-0,56

В результате выявлено, что для погодичных колебаний продуктивности у подпологового возобновления ели наиболее значимы колебания температуры июня текущего года. Уравнение линейной регрессии по температуре июня описывает 32% изменчивости индексов объемного прироста.

Факторы изменчивости линейного прироста

Изменение роста в высоту имеет большое значение для выживания древесного организма в конкурентной борьбе за свет. Как отмечал еще Г.Ф. Морозов [10]: «Биологический смысл роста в высоту – вынести вершину для беспрепятственного пользования светом. Быстрота роста имеет большое значение при борьбе пород друг с другом – как разных видов, так и в пределах одного вида. Экземпляры, наделенные большей индивидуальной силой роста, скоро приобретают господство над другими, которые при этом и переходят в разряд заглушенных и угнетенных.». Так как конкуренция осуществляется в первую очередь между соседями в пологе, а соседи у каждого свои – то становится очевидной причина большего варьирования линейного прироста, по сравнению с радиальным и объемным. Если погодичная изменчивость последних обусловлена метеофакторами, одинаково действующими на все деревья древостоя; то факторы влияющие на изменчивость линейного прироста у каждого дерева свои.

Индексы линейного прироста рассчитанные как среднее по 47 моделям не показали наличия достоверной корреляции с метеопараметрами. Разделение на когорты по крупности четко демонстрирует существование в них специфики колебаний линейного прироста – у господствующей части она иная, чем у угнетенной.

Оценка изменений биопродуктивности по трендам в хронологиях радиального прироста

В отдельных исследованиях по вопросам биопродуктивности используется такой показатель как тренд радиального прироста [2, 5, 17]. Наши данные показывают, что тренды радиального прироста в разные периоды роста могут как совпадать, так и не совпадать даже по знаку с трендами объемного прироста, что видно, например, при сопоставлении рис.3.5 и рис. 3.6. То же относится и к трендам линейного прироста, что видно при сопоставлении рис. 3.5, рис. 3.6 и рис. 3.7.

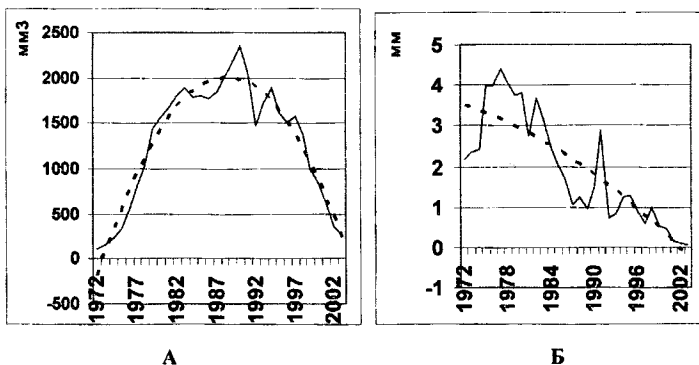


Рис. 3.5. Динамика объемного (А) и радиального (Б) прироста у модельного дерева ели № 86. Пунктиром показана линия полиномиального тренда второго порядка

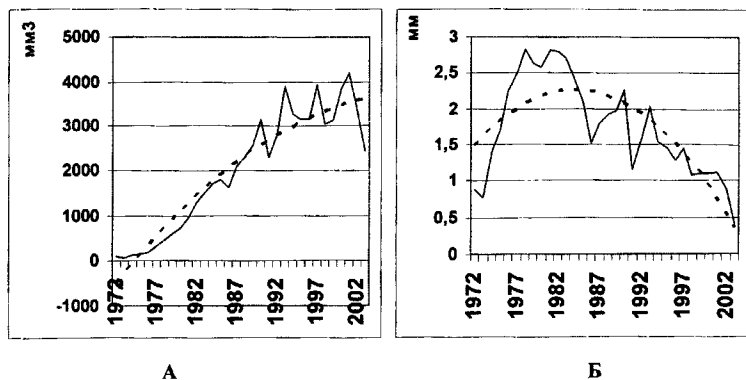


Рис. 3.6. Динамика объемного (А) и радиального (Б) прироста у модельного дерева ели № 44. Пунктиром показана линия полиномиального тренда второго порядка

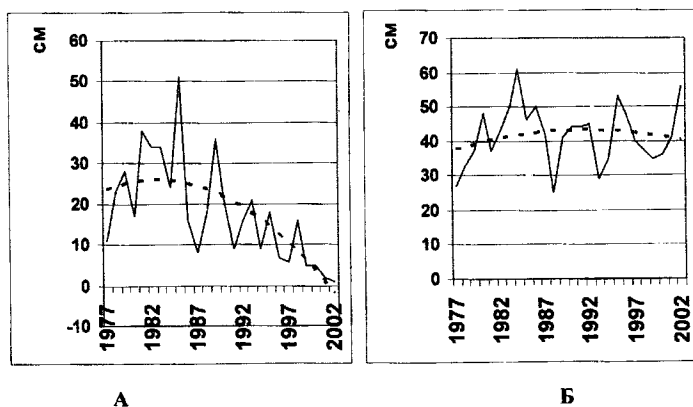


Рис. 3.7. Динамика линейного прироста у модельного дерева №86 (А) и у модельного дерева ели № 44 (Б). Пунктиром показана линия полиномиального тренда второго порядка

Полученные нами результаты дают основания быть более осторожными в использовании результатов исследований биопродуктивности полученных главным образом на базе трендов радиального прироста. Подво-

дя итог данному этапу исследования можно сделать следующие основные выводы:

1. Динамика радиального прироста на высоте 1,3м тесно связана с динамикой общей продуктивностью дерева, тогда как динамика линейного прироста имеет иную природу. Исследования влияния экологических факторов на продуктивность древостоев, выполненные на материале рядов радиального прироста корректны.

2. Основное влияние на погодичную изменчивость объемного прироста оказывает температура июня текущего года, ее повышенные значения отрицательно сказываются на урожае древесины у подпологового возобновления ели в культурах сосны.

3. Динамика линейного прироста у подпологового возобновления ели в культурах сосны в первую очередь отражает эффекты конкуренции за свет в древостое.

4. Тренды радиального, линейного и объемного прироста прироста могут как в разной степени соответствовать друг другу, так и не соответствовать друг другу даже по знаку.

В заключении остается добавить, что сделанные выводы не являются абсолютно новым научным результатом. Хотя он и был получен нами независимо, и даже опубликован без ссылки на работу предшественника, но позднее, когда авторы начали исследования на территории Дарвинского государственного заповедника, выяснилось, что сходные выводы содержит диссертация А.А. Кудинова [6].

Эти результаты были получены на материале модельных деревьев сосны, отобранных на территории Дарвинского заповедника и насколько известно авторам в настоящее время нигде кроме автореферата диссертации и диссертации опубликованы не были. А.А Кудинов пришел к заключениям очень близким к нашим: «Общее направление изменения прироста

по объему ствола обнаруживает корреляционную зависимость от общего направления изменения прироста по диаметру, площади сечения и высоте ствола. Однако анализ эмпирических уравнений этих зависимостей показал, что они не являются настолько тесными, чтобы можно было с приемлимой для практики точностью находить показатели изменения объемного прироста по соответствующим данным о других видах прироста... При проведении исследовательских работ, цель которых заключается в определении направления изменения объемного прироста нельзя строить выводы только по данным о приросте по диаметру, площади сечения и высоте ствола. необходимо определять именно объемный прирост...

В то же время, А.А Кудинов, также как и мы, нашел что : «Чередование отдельных отклонений (пульсаций) объемного годовичного прироста от общей линии его изменения весьма сходно (для каждого отдельного дерева) с пульсацией прироста по диаметру и площади сечения ствола. в то же время пульсация камбиального прироста резко отличается от пульсации прироста в высоту». Следовательно: «Для выяснения пульсации прироста в связи с различными условиями среды нет необходимости прибегать к определению годовичных объемных приростов, поскольку те же результаты могут быть получены при изучении пульсации прироста по диаметру или площади сечения ствола.»

Таким образом наши результаты полностью согласуются с результатами А.А. Кудинова [6], подтверждая его выводы на другом виде древесных растений и другом географическом объекте. Последнее особенно важно, ведь территория работы Кудинова – это зона подверженная влиянию созданного к 1947 году Рыбинского водохранилища, и модельные деревья с которыми он работал, испытали сильный эффект от подтопления. Наши результаты доказывают, что А.А. Кудиновым была вскрыта действительно масштабная, общая как минимум для хвойных древесных пород закономерность в изменчивости разных видов прироста. Она крайне важна для

формирования адекватной методологии исследований влияния экологических факторов на формирования урожая древесины у хвойных пород.

Литература

1. Антонова, Г.Ф. Рост клеток хвойных. – Новосибирск: Наука, 1999. – 232 с.
2. Алексеев, А.С., Сорока, А.Р. Рост насаждений сосны обыкновенной на Северо-Западе Кольского полуострова в связи с возможными региональными изменениями окружающей среды.//Экология северных территорий России . Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения. Материалы международной конференции. Т1. – Архангельск. 2002. – С.273–278.
3. Ваганов, Е.А., Шашкин, А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск. Наука. 2000. – 232С.
4. Вомперский, С.Э. Основные принципы стационарных лесозокологических исследований. // Стационарные лесозокологические исследования: методы, итоги, перспективы. Материалы и тезисы докладов международной конференции. Сыктывкар. 2003. – С.3.
5. Гутников, В.А., Страхова, В.Н. Мониторинг динамики годичных колец сосны обыкновенной в Москве.//Мониторинг состояния лесных и урбо-экосистем. Тезисы докладов международной научной конференции. М.: МГУЛ. 2002. – С.70–73.
7. Кудинов, А.А. Результаты анализа особенностей роста сосны на побережьях Рыбинского водохранилища. Автореф.дисс... канд. с.-х. наук. М.: МЛТИ, 1969 – 26с.
8. Лакин, Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа. 1973. – С.343.
9. Липаткин, В.А., Мазитов, С.Ю. Перекрестная датировка дендрохронологических рядов с помощью ПЭВМ.// Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Научн. тр., Вып. 288(1). – М.: МГУЛ, 1997. – С.103–110.
10. Меняйло, Л.Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. – Новосибирск: Наука, 1987. – 184 С.
11. Морозов, Г.Ф. Избранные труды. М.: ВНИИЛМ, 2004. – 416С.
12. Николаев, Д.К. Влияние неоднородности верхнего полога культур сосны на пространственную структуру подроста ели.// Лесоведение, 2001, № 6. – С.31–37.

13. Николаев, Д.К., Гурцев, А.И., Рубцов, М.В. Динамика возобновления ели под пологом культур сосны. // Лесоведение. 1997. №6. – С.30–36
14. Николаев, Д.К., Румянцев, Д.Е. Сопряженное развитие культур сосны и ели естественного происхождения под их пологом. // Лесоведение, 2004, №5. – С.45–49.
15. Рубцов, М.В., Глазунов, Ю.Б., Львов, Ю.Г. Формирование естественных ельников под пологом культур сосны на суглинистых почвах. // Лесоведение, 1999, №3. – С. 30–37.
16. Румянцев, Д.Е., Николаев, Д.К. Изменчивость разных видов прироста деревьев ели европейской под пологом культур сосны. // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник, 2006, №3 (45) – С. 13–20
17. Шипов, В.В., Рубцов, В.А., Плешиков, С.Ф. Пространственно-временной анализ трендов прироста древесных растений для территории Сибири и Дальнего Востока за последние 250 лет. // Дендрохронология: достижения и перспективы. Материалы совещания. – Красноярск. 2003. – С.24

3.2 Влияние климатических факторов на прирост ели европейской в разных частях ареала

В настоящее время существует обширный объем публикаций по проблеме влияния климатических факторов на рост ели в условиях европейской тайги.

Одна из наиболее ранних из рассматриваемых работ является итогом многолетних исследований изменчивости радиального прироста ели в Северной Швеции [20]. Ее автор, известный шведский лесовод Эклунд обнаружил, что изменчивость ранней древесины у ели имеет высокое соответствие изменчивости слоя поздней древесины от года к году, также как и с изменчивости ширины годичного кольца в целом. При этом было обнаружено положительное влияние на величину индексов прироста высоких температур конца мая-июня. Наблюдалась положительная корреляция ин-

декса радиального прироста с числом дней с температурой не ниже $+16^{\circ}\text{C}$ в период 16 мая – 31 июня, коэффициент корреляции был равен $+0,72$.

Подробное исследование изменчивости ели вдоль географического градиента сравнительно недавно было проведено на территории Финляндии [25]. Были получены хронологии из пяти районов: от центральной Финляндии до арктической границы распространения еловых лесов. Кросс – корреляционный анализ показал, что вариации прироста в хронологиях сильно связаны с температурами лета в год отложения прироста. Наиболее четко проявилось положительное влияние высоких среднемесячных температур июня. Сила ассоциации между радиальным приростом и температурами июня возрастала с юга на север. С индексами прироста также негативно коррелировали высокие температуры февраля. Наблюдалась и значительная негативная корреляция с температурами лета прошлого года, причем ее сила падала по мере продвижения на север.

Представляют определенный интерес исследования Е. В. Дмитриевой [5] проводившиеся на северо-западе Карельского перешейка и в южной Карелии. Автором предложен метод относительных значений прироста, при котором относительная ширина кольца (по отношению к приросту прошлого года) оценивается в баллах (4 балла, чем больше отклонение, тем выше балл), аналогично оцениваются метеопоказатели. Анализ ведется либо по числовым значениям, либо по диаграмме, где положительные отклонения располагают горизонтально, отрицательные – вертикально. Метод дает возможность наглядно и легко проследить реакцию прироста деревьев различного возраста и из разных местообитаний на изменение метеорологических факторов и выявить причины изменения прироста.

Автором проанализирована динамика прироста у 74 деревьев сосны и ели. Сделан вывод, что хотя район исследования и расположен в области достаточного увлажнения, основным фактором, вызывающим значительные колебания прироста, является фактор влаги – наибольшее значение

имеет количество осадков периода вегетации и их распределение в течении этого периода. Колебания температуры в период вегетации имеют второстепенное значение и действуют косвенно, способствуя большему или меньшему испарению, а следовательно увеличивается и прирост (1882, 1936, 1953 г.г.) Только крайнее напряжение климатических факторов (длительные крайне пониженные температуры в зимний период 1856, 1917, 1940, 1942, 1956 г.г.), исключительно низкое количество осадков в период вегетации вызывает единую реакцию прироста на всех местообитаниях (1853, 1858, 1868, 1889, 1896, 1933, 1951, 1964, 1972... г.г.). Смена крайне засушливой части вегетационного периода крайне дождливой и наоборот вызывает падение прироста у большинства модельных деревьев (1855, 1856, 1861, 1873, 1881, 1883, 1948, 1955 г.г.). В целом автор заключает, что одно и то же колебание температуры и осадков не только часто, но и в большинстве случаев вызывает различную реакцию прироста на различных местообитаниях. И только крайнее напряжение климатических факторов вызывает единую реакцию у деревьев всех местообитаний. Все же отметим, что оправданный в 70 г.г., при неизмеримо меньшей доступности электронно-вычислительной техники подход, использованный автором сейчас имеет ограниченную ценность. Результаты, полученные с его помощью слабо сопоставимы с данными корреляционного анализа. С другой стороны и сам корреляционный анализ зачастую не дает адекватной картины влияния климатических факторов на прирост (что подробно рассмотрено в следующем разделе), а поэтому методология работ Е.В. Дмитриевой представляет определенный интерес. Исследования роста ели, проводившиеся в Германии, выполнялись на деревьях разного цено-тического статуса и категории состояния [18]. В зависимости от этих двух признаков выборка учетных деревьев ели была разбита ими на ряд когорт. Оказалось, что хронологии по деревьям всех групп положительно коррелировали с суммой осадков в июне и июле прошлого года, за исключением

хронологий категории «недоминирующие – нежизнеспособные». Хронологии категории «не доминирующие – умеренно жизнеспособные» коррелировали положительно с осадками сентября прошлого года, хронологии «доминирующие – жизнеспособные», «доминирующие – умеренно жизнеспособные», «умеренно доминирующие – жизнеспособные» и «умеренно доминирующие – умеренно жизнеспособные» коррелировали положительно с осадками ноября. Осадки июня и июля года отложения прироста коррелировали положительно с хронологиями всех классов, осадки мая с хронологией «недоминирующие – нежизнеспособные». Температура октября оказывала отрицательное влияние на прирост в хронологии «не доминирующие – жизнеспособные».

Территория Белоруссии была подробно изучена в отношении пространственно временной изменчивости прироста у ели европейской [7]. Автором делается вывод, что на суглинистых и супесчаных почвах наблюдается прямая зависимость индексов радиального прироста ели от атмосферных осадков за гидрологический год, вегетационный и безлиственный периоды, а также месяцы активного – роста (май-июнь). Высокая увлажненность гидрологического года и указанных периодов создавали для древостоя стрессовую ситуацию, которая приводила к обратной зависимости индексов прироста от атмосферных осадков. В изменчивости прироста ели в зоне смешанных (подтаежных) лесов и в Полесье проявилась тенденция к ее уменьшению с повышением температуры воздуха за вегетационный период. Корреляция индексов прироста ели с осадками в зоне подтаежных лесов положительная, а в Полесье – отрицательная. К сожалению автором не приводятся первичные результаты расчетов коэффициентов корреляции, неясно рассматривалось ли влияние на прирост условий предыдущего вегетационного периода.

Данные корреляционного анализа прироста ели в условиях центральной Белоруссии говорят об отсутствии в этом регионе жестко лим-

тирующих прирост ели факторов [17]. Наблюдается слабое положительное влияние температур вегетационного сезона и суммы осадков за октябрь – май.

Дендроклиматические исследования роста ели в разных типах леса в условиях Литвы показали, что положительная корреляция наблюдается с температурами воздуха января, марта, апреля, сентября и года, а также суммой осадков июня и года [26].

В условиях Литвы [6] свыше 15 лет изучалась динамика сезонного формирования кольца и роста в высоту у различно развитых деревьев. Биометрическими исследованиями в отдельные годы охватывалось в отдельные годы по 20-25 хорошо развитых деревьев ели, осины, березы, ясени, ольхи черной и ольхи серой. Выяснено, что у ели формирование годичного кольца начинается раньше или почти одновременно с началом роста в высоту. Прирост в высоту заканчивается на 20-25 дней раньше, чем прирост по диаметру. В ритме роста в высоту у хорошо развитых елей рано распускающейся формы отмечаются три максимума: к 10 июня, в третьей декаде июня и в конце июля. Позднораспускающиеся ели имеют более равномерный сезонный рост. Сезонный прирост ели по диаметру быстро достигает максимума, в отличие от более равномерного прироста у других пород. Пульсация и ритмичность прироста сопряжена с пульсацией и ритмичностью освоения среды – первичным процессом нетто ассимиляции. Поэтому для точной фиксации происшествий в окружающей среде дерева по его годичному кольцу, прежде всего, как подчеркивают авторы, следует учесть закономерности отложения самого прироста в определенные месяцы вегетационного периода. Значительная доля прироста годичного кольца в весенне-летние месяцы май - июнь 64% (май–23%, июнь–41%, июль–20%, август–16%; прирост в высоту: май– 9%, июнь– 61%, июль –30%) говорит о том, что величина его во многом зависит от запасных веществ, отложенных в предыдущем году, тогда как прирост по диаметру у лиственных по-

род в основном обуславливается ассимилятами, а стало быть, и климатическими условиями текущего года.

В опытах авторов установлено, что величина прироста в высоту у елей находится в прямой связи с величиной заложенной осенью почки, а также то, что ели выживают и вполне могут расти, когда у них весной была снята вся хвоя. Прирост таких елей за счет запасных веществ в первый год составляет свыше 50%, на второй год – 20% от прироста нормально растущих елей. Делается заключение, что не стоит искать прямой и полной зависимости между объемом прироста и климатическими факторами текущего года.

Что касается величины самого прироста, то здесь в отдельные периоды вегетации существует очень тесная корреляционная связь с отдельными показателями. Решающим фактором определяющим формирование годичного кольца и величину прироста в высоту у ели в мае и июне является температура воздуха (коэффициент корреляции равен 0,92–0,98). Чем выше температура, тем больше прирост. Количество осадков на величину прироста почти не влияет (0,25–0,42). Это объясняется достаточной влажностью почвы в первой половине вегетационного периода в Южной Прибалтике.

Исследования И. Чершкене [16] проводились в Западной Литве, на деревьях I–II класса роста, в основном в черничном типе леса. Ведущим фактором, определяющим величину годичного кольца ели в Западной Литве являются осадки и распределение их во времени вегетационного периода, особенно двух последних лет (средний коэффициент корреляции 0,58). При благоприятном вегетационном периоде сравнительно небольшие колебания температуры не оказывают заметного влияния на величину годичного прироста. В 1955 году наблюдался минимальный прирост при высокой среднесуточной температуре июля и августа (38° и 36°C) и малом количестве осадков.

На росте ели в прибалтийском регионе Польши положительно сказываются осадки мая-июля, отрицательно – температуры июня текущего года и ноября прошлого года, положительное влияние оказывают температуры марта [27]. Похожие результаты были получены в исследовании в Бескидах, где прирост ели сопоставлялся с приростами ряда хвойных интродуцентов [21]. Наблюдалась значимая положительная корреляция прироста ели с осадками июня и июля, положительная с температурами февраля, марта, апреля.

Результаты обширных исследований влияния климатических факторов на рост хвойных пород в условиях европейской тайги проведены А.А. Молчановым [11]. Им охвачены такие регионы, как Мурманская, Архангельская, Ленинградская области, Карелия, Вологодская, Ярославская, Ивановская, Новгородская, Смоленская, Московская, Рязанская, Тульская области и др. Для изучения ширины годичных колец выбирались наиболее толстые с развитой кроной деревья, растущие в сравнительно свободных условиях роста в насаждении, на свежих незаболоченных почвах без временного избыточного увлажнения. Результаты исследования позволили сделать вывод, что изменения ширины годичного кольца тесно связаны с термическими условиями и количеством выпадающих осадков. В условиях севера наибольшее влияние на прирост годичного кольца оказывает температура воздуха. Здесь осадки в некоторых случаях могут подавлять прирост деревьев по диаметру. По мере перехода к тасжной зоне и из северной подзоны в южную сначала оказывает влияние на рост температура воздуха, затем повышается и влияние атмосферных осадков. В подзоне хвойно-широколиственных лесов лесостепи влияние осадков возрастает. В северной лесостепи осадки влияют на ширину годичного кольца больше, чем температуры воздуха, а в южной подзоне они занимают доминирующее положение.

Исследование изменчивости прироста ели европейской в подзоне южной тайги [8] проводилось с использованием индексов аномальности прироста. Индекс аномальности прироста представляет отношение величины метеопараметра (температура, осадки) в год с большим приростом (положительное отклонение от нормы более 10%) к величине в год малого прироста (аналогичное отрицательное отклонение). Индексы аномальности у ели в подзоне южной тайги имеют два наиболее выраженных экстремума: апрель и ноябрь. В результате делается заключение о том, что наиболее существенным образом на прирост елей в районе исследования влияет температура воздуха накануне периода покоя и перед началом вегетации.

В результате исследований, проводившихся в Ярославской области, Г. Б. Гортинский [4] пришел к выводу, что ширина годичного кольца у ели ограничивается главным образом влажностью почвы, иногда общим недостатком увлажнения, но чаще всего – неблагоприятным распределением осадков во времени, когда наблюдается избыточное увлажнение почвы в мае и июне, и недостаточное в июле. Температурный режим исследуемого района редко выступает как лимитирующий прирост фактор, однако температура все же влияет на прирост, но не непосредственно, а косвенно, регулируя водный баланс еловых древостоев.

В.В. Смирнов [14] указывает, что интенсивность сезонного роста побегов ели по длине имеет хорошо выраженную тесную связь со среднесуточными температурами воздуха, тогда как для прироста стволов такие закономерности четко не проявлялись. Это наблюдение хорошо согласуется с нашими результатами изложенными в разделе 3.1. В.В. Смирновым было отмечено, что в засушливый 1959г недостаток влаги в почве в конце июля – первых двух декадах августа привел к прекращению радиального роста у ели, возобновившегося после обильных дождей в конце августа. Вообще,

максимальное утолщение стволов по радиусу у ели наблюдалось во влажные прохладные годы, минимальное в теплые и влажные.

Для условий южной подзоны хвойно-широколиственных лесов (Московская область) имеются указания о большей значимости для роста ели термических условий предыдущего лета, чем текущего [15]. Данная работа выполнена на небольшом объеме выборки (4 керны и 5 спилов), что снижает ее ценность. Однако отрицательное действие засушливых условий прошлого года на величину радиального и линейного прироста ели в условиях европейской тайги наблюдалось и рядом других авторов [2, 3, 9, 10, 12, 13].

Подводя общий итог обзору результатов исследований влияния климатических факторов на рост ели европейской в разных частях ее ареала, следует отметить, что определенные трудности для дендроклиматических исследований в оптимальных условиях произрастания имели место из-за меньшей доступности электронно-вычислительной техники до 90-х гг. и ее более узких возможностей. В связи с этим авторы использовали разные подходы при изучении влияния климата на прирост, что зачастую делает их результаты слабосопоставимыми.

Приведенные в литературном обзоре результаты дендроклиматических исследований роста ели в таежной зоне Европы четко демонстрируют факт, что характер связи прироста древесины с климатическими факторами может быть крайне разнообразен и должен отдельно устанавливаться применительно к каждому конкретному географическому району. В роли наиболее значимых для колебаний продуктивности хвойных могут выступать погодные условия разных месяцев текущего вегетационного сезона, месяцев предшествовавших началу вегетации, условия месяцев предшествовавшего вегетационного сезона. Более того, одно и то же направление сдвига погодной обстановки в течении одного и того же месяца может оказывать противоположное действие на рост одной и той же породы. Так,

например, в Польше, в Бескидах на росте ели положительно сказываются повышенные температуры февраля [27], тогда как на всей территории Финляндии этот фактор действует отрицательно [25].

Из данных обзора также четко видно, что ель европейская иногда демонстрирует смещенную на год отрицательную реакцию радиального прироста на засушливые условия летних месяцев (высокие температуры, малое количество осадков). Похожие свойства проявляются и у других представителей рода *Picea*, например у североамериканской ели черной *Picea mariana* Mill. [19;24] О влиянии на прирост ели Шренка (*Picea schrenkiana* Fisch.) метеоусловий прошлого вегетационного сезона говорит Н.М. Борщева [1]. В конечном итоге имеет смысл говорить о феномене одногодичного запаздывания в реакции прироста ели на засуху, изучение которого имеет фундаментальное значение в свете проблемы периодического усыхания еловых лесов.

Представляет интерес обсуждение возможного экофизиологического механизма проявления данного феномена. Условно в регуляции роста можно выделить два механизма: изменение количества гормонов и изменение количества доставленных к различным органам питательных веществ и воды. Учитывая оба механизма Фритцем [22] была предложена комплексная модель редукции ширины годичного кольца под воздействием водного стресса прошлого года. В модели можно выделить ряд блоков:

- 1) Засуха в год $t-1$ вызывает сокращение ассимиляционной поверхности, количества тонких корней, в результате на следующий год, даже при благоприятных условиях хуже возможности для фотосинтеза. К такому объяснению склонялись авторы, наблюдавшие этот феномен в условиях Центрального лесного заповедника [3].
- 2) Количество древесины, откладываемое в год t зависит от количества продуктов фотосинтеза, запасенных в год $t-1$. Засуха в год $t-1$ отрица-

тельно сказывается на фотосинтезе способствуя тому, что устьица оказываются большей частью закрыты, CO_2 не поступает в организм растения, вызывая недостаток минерального и водного питания. Эта версия хорошо подтверждается опытами литовских авторов [6]. Об этом говорит значительная доля прироста ели в весенне–летние месяцы (май–июнь –64%). Авторами установлено, что ели выживают и могут расти, когда у них весной была снята вся хвоя. Прирост таких елей за счет запасных веществ в первый год составляет свыше 50%, на второй год свыше 20% прироста нормально растущих елей.

- 3) Засуха в год $t-1$ вызывает сокращение количества закладываемых почек и их размера, что обуславливает снижение синтеза ауксинов в стволе в год t и ослабляет камбиальную активность [18].

Х. Хеттонен [23] был также предложен вариант механизма редукции годичного кольца, не описанный в модели Фритца [22]. Ссылаясь на ряд малодоступных в России источников, автор отмечает, что высокие летние температуры определяют дифференциацию цветочных почек, что ведет к снижению прироста на следующий год за счет перевода значительного числа продуктов ассимиляции на формирование семян.

Безусловно, что феномен одногодичного запаздывания в реакции прироста ели на засуху заслуживает дальнейшего исследования. Особенно важным его изучение представляется в свете проблемы массового усыхания еловых лесов, инициируемого засухами.

Литература

1. Борщева, Н. М. Дендроклиматический анализ радиального прироста ели Шренка в горах Северного Тянь-Шаня. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Свердловск, 1983 – 20С.
2. Бугаев, В.А., Лозовой, А.Д. Влияние засухи 1972 года на прирост ельников Тульской области. //Дендроклиматические исследования в СССР: Материалы III Всесоюзной конференции по дендроклиматологии. – Архангельск, 1978 – с.83.

3. Буюк, А.В., Карпов, В.Г. Сравнительный анализ динамики радиального прироста ели.// в. кн. Факторы регуляции экосистем еловых лесов. – Л.: Наука, 1983 – С.65–77.
4. Гортинский, Г.Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги. // В кн. Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. – Л.: Наука, 1969 – с.33–49.
5. Дмитриева, Е.В. Влияние климата на прирост деревьев различных местообитаний северной части южной тайги.// Биологические основы дендрохронологии. Вильнюс – Ленинград: Ин-т ботаники АН СССР, Ботанический Ин-т АН СССР, 1975 – с. 61–63.
6. Кайрюкшис, Л.А., Юодовальскис, А.И. Особенности сезонного формирования годичных слоев в связи с климатическими условиями.// Материалы Второго Всесоюзного совещания по дендрохронологии и дендроклиматологии. – Каунас: Ин-т ботаники АН СССР, 1972 –С.27–31
7. Киселева, Е.П. Дендроиндикация природных процессов на территории Беларуси по данным пространственной и временной изменчивости. Автореф. дис. ...канд. геогр. наук. – Минск: БГУ, 2002 –22С.
8. Ловелиус, Н.В., Лайранд, Н.И., Яценко-Хмелевский, А.А. Анализ естественной изменчивости радиального прироста ели европейской в подзоне южной тайги.// Экология и защита леса: межвуз сб. науч. тр. Л.: ЛТА, 1990 – С.35–39.
9. Матусевич, Л.С., Маслов, А.Д. Прирост ели по диаметру как показатель опасности размножения короеда типографа после засухи.// Лесоведение, 1982, №3 – С.61–67.
10. Мельник, П.Г. Выявление быстрорастущих экотипов ели для целевого лесовосстановления на территории Смоленско-Московской возвышенности. Автореф...дис. Канд. с.-х. наук. – М.: МГУЛ, 1996 – 18С.
11. Молчанов, А.А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. – М.: Наука, 1976 –168С.
12. Ростовцев, С.А. Биологические особенности потомства материнских деревьев ели, различающихся по характеру и степени шероховатости коры.// Сб. НИР по лесному хозяйству ВНИИЛМ.– М.: Гослесбумиздат, 1962, Вып. 45 –С.112–149.
13. Румянцев, Д.Е. Диагностика особенностей роста сосны и ели в Южной Карелии с использованием методов дендрохронологии. Автореф. дисс...канд. биол. наук – М.: МГУЛ, 2004 – 22с.
14. Смирнов, В.В. Первичная биологическая продуктивность еловых и производных от них фитоценозов Европейской части СССР. Автореф. дис.докт. биол.наук. – Минск, 1971 –45С.
15. Чебакова, Н.М. О влиянии некоторых климатических факторов на прирост по диаметру ели европейской.// в кн. Биология ели. – Тарту: 1977 – С.50–59.
16. Чершкене, И. Корреляция ширины годичных колец и климатических факторов в западной Литве. // Материалы Второго Всесоюзного совещания по дендрохронологии и дендроклиматологии. – Каунас: Ин-т ботаники АН СССР, 1972 – С.49–54.
17. Юреня, А.В. Влияние климатических факторов на прирост ели по диаметру.// Материалы международной конференции молодых ученых «Леса Евразии: восток-запад.» – М.: МГУЛ – С.133–134.
18. Brakel, J.A., Visser, H. The influence of environmental conditions on tree-ring series of Norway spruce for different canopy and vitality classes.// Forest science. Vol. 42., Num.2, 1996 – P. 206–217.

19. Brooks, J.R., Flanagan, L.B., Ehleringer, J.R. Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring width and carbon isotope analyses.// *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 28, Num. 4, 1998 – P.524–533.
20. Eklund, B. Om granens årsrings variationer inom mellersta Norrland och deras samband. Statens Skogsforskningsinstitut. Band 47, Nr. 1, 1957 – 63P.
21. Feliksik, E, Wilczynski, S. The influence of temperature and rainfall on the increment width of native and foreign tree species from the Istebna Forest District.// *Folia forestalia Polonica. Series A.*, Num. 43, 2001 – P.103–114.
22. Fritts, H. C. Tree rings and climate. – London – New York – San Francisco: Academic press, 1976 – 576 P.
23. Hettonen, H. The dependence of annual rings indices on some climatic factors.// *Acta forestalia fennica*. Vol. 186, 1984–38P.
24. Hofgaard, A., Tardiff, J., Bergeron, Y. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in eastern Canadian boreal forest.// *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 29, 1999 – P.1333–1345.
25. Makinen, H., Nojd, P., Mielikainen, K. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline.// *Canadian Journal of Forest research*. Vol. 30, 2000 – P.769–777.
26. Vitas, A Dendroclimatocological research of spruce forests in Lithuania.// *Dendrochronology and environmental trends*. – Kaunass, 1998 – P.132–138.
27. Zielski, A., Koprowski, M. Dendrochronologiczna analiza przyrostow rocznych swierka pospolitego na Pojezierzu Olsztynskim.// *Sylwan*, 2001, Num. 7– S.65–73.

3.3 Выявление климатической обусловленности в колебаниях радиального прироста ели методом корреляционного анализа: обсуждение адекватности подхода и причин возникающих затруднений

Закономерности роста древесных растений представляют фундаментальный интерес для лесоведения и лесоводства. Удобным инструментом их раскрытия является дендроклиматический метод: изучение изменчивости годовичных колец деревьев в связи с изменчивостью погодных условий. Одной из наиболее обстоятельных из современных моделей, описывающих влияние климатических факторов на формирование годовичных колец древесины, является экофизиологическая имитационная модель, предложенная Е.А. Вагановым и А.В. Шашкиным [1].

В ней подробно, на основе учета ежедневных метеоданных моделируются изменения скоростей фотосинтеза и дыхания, а также перераспределения ассимилятов между различными частями дерева, и их воздействие

на процессы роста на клеточном уровне. Так, блок радиального роста выстроен в ней весьма высокой степенью детальности, с учетом этапов развития годичного кольца – деления и дифференцировка клеток камбиальной зоны, роста клеток растяжением, отложения вторичной клеточной стенки. Вместе с тем, как отмечают авторы, информация о процессах роста размеров трахеид и синтезе их клеточных стенок имеет в основном качественный характер и данных о динамике этих процессов еще очень мало. Поэтому для решения практических задач, часто могут быть полезны эмпирические модели роста годичных колец. При разработке эмпирических моделей не ставится целью связать величину прироста с первичными процессами роста, а ставится целью лишь адекватное описание изменчивости прироста на основе данных о колебании погодных условий.

Одной из актуальных задач для лесного хозяйства является прогноз динамики продуктивности под влиянием колебания погодных условий. Эмпирическое моделирование здесь может дать вполне надежные результаты, хотя, безусловно, полученная таким образом модель даст менее глубокое понимание экофизиологического механизма изменчивости прироста, и будет менее универсальна в своем применении. То, что закономерности колебания годичного прироста по запасу древесины под действием климатических факторов могут быть изучены на основе изучения колебаний в рядах радиального прироста, в настоящее время можно считать доказанным, что подробно обсуждалось в разделе 3.1.

Традиционным объектом дендроклиматических исследований являются насаждения в экстремальных условиях произрастания [5]. Мы придерживаемся той точки зрения, что дендроклиматический анализ роста в неэкстремальных условиях затруднен в силу того, что лимитирующие прирост факторы меняются от года к году.

Так, если в данном году увеличение продуктивности ограничивается недостатком дозы фактора А, то на следующий год при тех же значениях

фактора А прирост может лимитироваться уже недостатком дозы фактора В. Кроме того, возможно допустить существование компенсаций, когда действие фактора А (например недостаточное увлажнение в июне) компенсируется действием фактора В (например обильное увлажнение в июле). Ликвидировать проблему компенсаций можно было бы на основе подбора комплексных показателей, но здесь встает вопрос о том весе, который мы будем приписывать дозам метеофактора в разные месяцы. Очевидно, что 100 мм осадков выпавших в январе не тождественны по своему влиянию на прирост 100 мм осадков выпавших в июле, но вот количественное выражение их веса определить затруднительно.

В данном исследовании, для того чтобы проанализировать влияние климатических факторов на рост ели, были задействованы хронология ели из чистого древостоя (здесь и далее указано число учетных деревьев – 12), хронология ели из смешанного древостоя (11), хронология сосны из того же древостоя (14), хронология березы из того же древостоя (9). Все точки отбора кернов расположены в окрестностях учебной базы практик «Камшиловка» Щелковского учебно-опытного лесхоза МГУЛ, в кисличном типе леса. Для корреляционного анализа использовались метеоданные по метеостанциям Москвы [2].

Ряды радиального прироста были получены при измерениях на микроскопе бинокулярном микроскопическом (МБС-10). Ширина годичных колец на керне измерялась с точностью до 0,05мм. Для лучшего проявления годичных колец керн предварительно смачивался водой, зачищался лезвием бритвы, а затем натирался порошком мела. Порошок мела, проникая в полость трахеид улучшал светоотражающие свойства поверхности керна и делал границы годичных колец более четкими при визуальном наблюдении. Для контроля за возможными пропусками годичных колец в ходе измерений использовался пакет программ для перекрестной датировки GROWLINE [4].

Рост ели в условиях чистого древостоя

Обобщенный ряд ширины годичного кольца для деревьев на пробной площади заложенной в чистом спелом еловом древостое (10Е+С+Б) приведен на рис. 3.8. Вместе с шириной годичного кольца на данном рисунке отражен полиномиальный тренд в изменчивости ширины годичного кольца, для расчета которого использована стандартная функция EXCEL (полином шестого порядка, коэффициент детерминации 0,67).

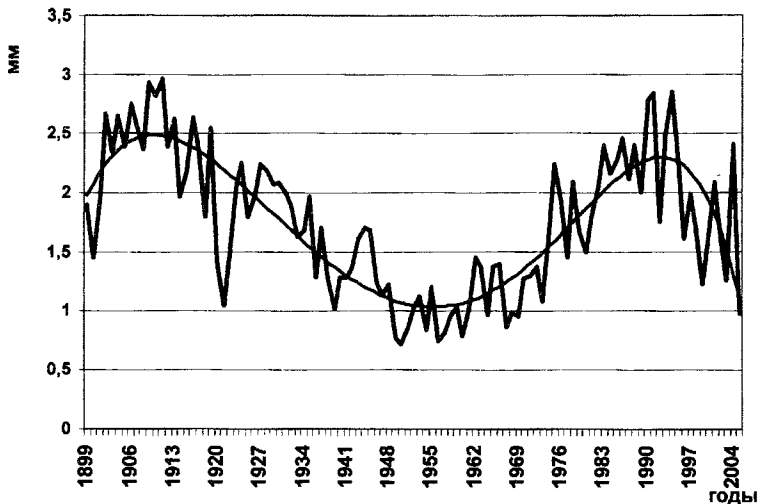


Рис. 3.8. Динамика средней ширины годичного кольца у деревьев ели в условиях чистого древостоя

Долговременная изменчивость прироста демонстрирует наличие депрессии прироста в 1940–1960 г.г. Затем в 1970–1980 г.г. ширина годичного кольца начинает возрастать, а потом вновь снижается. Данная хронология отклоняется от нормальной, встречающейся наиболее часто закономерности - снижения ширины годичного кольца с возрастом. Наличие положительного тренда в изменчивости прироста говорит о резком улучшении

экологической обстановки на этом временном интервале. Данные таксационных перерасчетов позволяют заключить, что это изменчивость неклиматического характера, а связана процессом изменения числа деревьев в древостое.

График, отражающий снижение конкурентного давления по периодам в результате изменения численности деревьев на пробной площади по числу стволов приведен на рис.3.9.

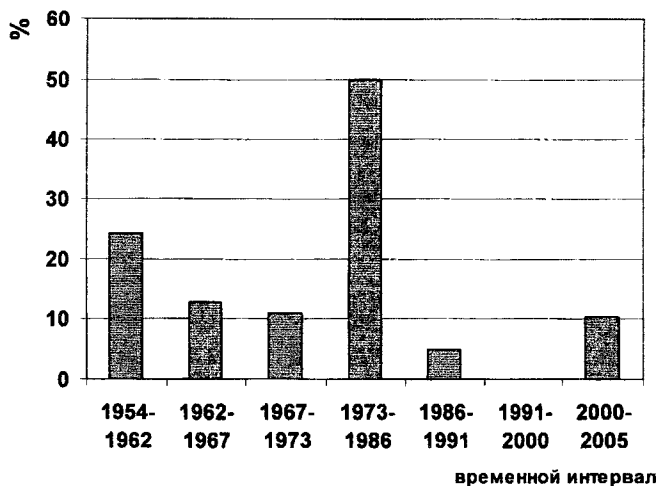


Рис. 3.9. Отпад в чистом еловом древостое по числу деревьев за периоды

Отпад деревьев рассчитывался как разность между численностью в год передела и в предыдущий год передела, и относился к численности деревьев в предыдущий год передела. Из рис. 3.9 четко видно, что максимум отпада приходится на период 1973–1986 год, когда густота древостоя упала на половину. Этот интервал в целом соответствует интервалу положительного тренда в хронологии по радиальному приросту.

Таким образом, аномальный положительный тренд в изменчивости прироста деревьев ели не связан с изменениями климатических показателей, а связан с резким снижением остроты конкуренции в результате снижения густоты древостоя.

Для анализа влияния климатических факторов на прирост временной ряд ширины годичного кольца был преобразован в ряд индексов прироста, которые рассчитывались как отношение прироста в данном году к среднему приросту за пять лет (позапрошлый, прошлый, текущий и два последующих года). При числе степеней свободы 100 и уровне доверительной вероятности 0,05 достоверны коэффициенты корреляции от 0,20 [3]. За период 1901-2003 такие коэффициенты корреляции обнаружены между индексом прироста и суммой осадков за июль (0,22) и между индексом прироста и температурой июня (-0,22). Также обнаружена столь же слабая корреляция величины индекса с показателями предшествовавшего вегетационного сезона – температура июля прошлого года (-0,23). Следует заключить, что во влиянии на прирост ели просматривается отрицательный эффект летних засух текущего и предыдущего года, но нельзя сказать определенно что данная связь есть, также как и нельзя сказать что ее нет.

Рост ели в условиях смешанного древостоя

Динамика средней ширины годичного кольца у деревьев ели в условиях спелого смешанного древостоя (4C2E2B) отражена на рис. 3.10.

Из рис. 3.10. видно, что породы формирующие древостой начали свое поселение на этом участке практически одновременно, также обращает на себя внимание наличие положительного тренда у ели за последние десятилетия. При этом сосна и береза имеют только отрицательный тренд в изменчивости ширины годичного кольца. Вероятно, что подобное соот-

ношение трендов радиального прироста обусловлено явлением смены елью сосны и березы в качестве эдификаторов в древостое.

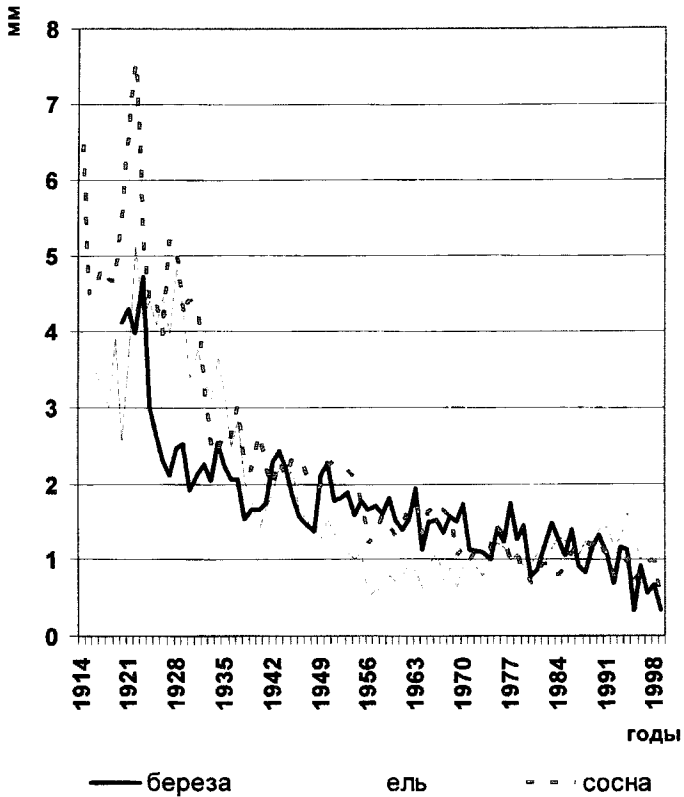


Рис. 3.10. Динамика средней ширины годовичного кольца в разнородном древостое (с 1914 по 1999)

Более теневыносливая ель закономерно вытесняет светолюбивые сосну и березу, расширяя за их счет свое жизненное пространство. Как указанные тренды соотносятся с трендами прироста по запасу в свете данных раздела 3.1 неясно.

Результаты расчета коэффициентов корреляции между индексами прироста основных лесобразующих пород приведены ниже, в табл. 3.6 и табл. 3.7. Индексы рассчитывались по описанной выше методике за период 1944–1997. Граница 1944 г. выбрана условно, это год когда хронологии по всем породам впервые пересеклись в одной точки, т.е. после этого года породы были близки по средней ширине годичного кольца. За этот же период рассчитывались и коэффициенты корреляции с елью из чистого насаждения. При уровне доверительной вероятности 0,05 и числе степеней свободы 50 достоверны значения коэффициентов корреляции от 0,27 [3].

Таблица 3.6

Результаты расчета коэффициентов корреляции индексов прироста с метеопараметрами текущего года

МЕТЕО-ПАРА- МЕТР	ХРОНОЛОГИЯ			
	БЕРЕЗА	ЕЛЬ	СОСНА	ЕЛЬ ИЗ ЧИСТОГО ДРЕВСТОЯ
1	2	3	4	5
ОСАДКИ ЯНВАРЯ	0,17	0,14	0,15	0,32
ОСАДКИ ФЕВРАЛЯ	0,11	-0,04	-0,04	0,03
ОСАДКИ МАРТА	0,10	0,30	0,27	0,16
ОСАДКИ АПРЕЛЯ	0,11	-0,05	-0,02	0,06
ОСАДКИ МАЯ	-0,23	0,02	-0,09	-0,08
ОСАДКИ ИЮНЯ	0,29	0,13	0,15	0,21
ОСАДКИ ИЮЛЯ	0,14	0,05	0,06	0,06
ОСАДКИ АВГУСТА	0,08	-0,17	0,07	-0,15
ТЕМПЕРАТУРА ЯНВАРЯ	0,02	0,22	-0,06	0,34

1	2	3	4	5
ТЕМПЕРАТУРА ФЕВРАЛЯ	-0,08	0,13	-0,05	-0,01
ТЕМПЕРАТУРА МАРТА	0,07	0,17	0,12	0,03
ТЕМПЕРАТУРА АПРЕЛЯ	0,24	0,05	0,08	0,02
ТЕМПЕРАТУРА МАЯ	0,08	-0,15	-0,08	-0,14
ТЕМПЕРАТУРА ИЮНЯ	-0,43	-0,27	-0,33	-0,33
ТЕМПЕРАТУРА ИЮЛЯ	-0,16	-0,05	-0,07	-0,10
ТЕМПЕРАТУРА АВГУСТА	-0,18	0,01	0,01	-0,01

Таблица 3.7
Результаты расчета коэффициентов корреляции индексов прироста с
метеопараметрами прошлого года

МЕТЕОПАРА- МЕТР	ХРОНОЛОГИЯ			
	БЕРЕЗА	ЕЛЬ	СОСНА	ЕЛЬ ИЗ ЧИСТОГО ДРЕВОСТОЯ
1	2	3	4	5
ОСАДКИ ИЮНЯ	-0,12	0,13	-0,03	-0,04
ОСАДКИ ИЮЛЯ	0,09	0,28	0,09	0,13
ОСАДКИ АВГУСТА	-0,12	0,09	0,15	-0,03
ОСАДКИ СЕНТЯБРЯ	-0,14	0,12	0,23	0,09
ОСАДКИ ОКТАБРЯ	0,08	0,00	-0,06	0,02
ОСАДКИ НОЯБРЯ	0,03	0,04	-0,02	0,23
ОСАДКИ ДЕКАБРЯ	0,11	0,02	0,17	0,09
ТЕМПЕРАТУРА ИЮНЯ	-0,13	-0,10	0,01	-0,17
ТЕМПЕРАТУРА ИЮЛЯ	-0,12	0,01	0,17	0,00

1	2	3	4	5
ТЕМПЕРАТУРА АВГУСТА	0,07	-0,38	-0,05	-0,20
ТЕМПЕРАТУРА СЕНТЯБРЯ	-0,10	-0,12	-0,16	-0,01
ТЕМПЕРАТУРА ОКТАБРЯ	-0,00	0,11	0,17	0,06
ТЕМПЕРАТУРА НОЯБРЯ	0,07	-0,02	0,09	0,04
ТЕМПЕРАТУРА ДЕКАБРЯ	0,02	0,23	0,10	0,24

Таким образом, как видно из данных приведенных в табл. 3.6 и табл. 3.7. корреляционный анализ изменчивости прироста и метеопараметров не дает убедительных результатов. На данном временном интервале фиксируется некоторая слабая, флуктуирующая связь между приростом ели и зимними осадками, между приростом ели и засушливостью климата в июле прошлого года. Наиболее четко для всех хронологий проявляется отрицательная реакция прироста на повышенные температуры июня, особенно сильна она для березы.

Сопряженную изменчивость прироста в хронологиях отражает рис. 3.11. Видно, что наиболее сходны по своей реакции хронологии двух точек: 1964 и 1992 год.

Эти годы характеризовались экстремально засушливыми условиями. Среднегодовная норма осадков за июнь и июль составляет 159 мм, в 1992 и 1964 г.г. наблюдались минимальные значения данного показателя за период 1901-2003 год - 45 и 55 мм соответственно. Поэтому на фоне многообразия изменчивости индексов прироста в хронологиях эти годы выделяются на рис. 3.11 единообразием в реакции прироста у всех трех пород.

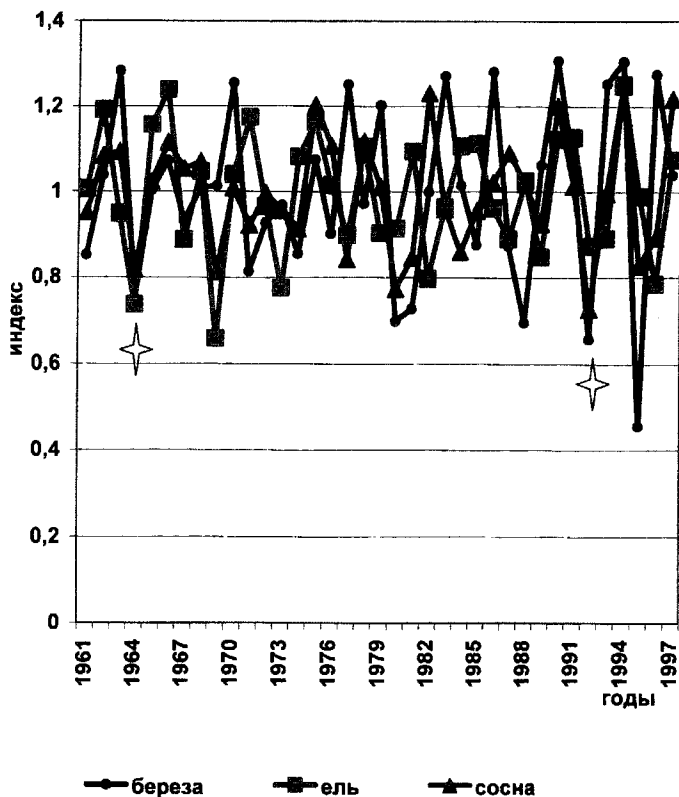


Рис. 3.11. Динамика индексов радиального прироста в разнородном древостое (отмечены годы с минимальной суммой осадков за июнь-июль)

Подводя итог, следует заключить, что в условиях Щелковского учебно-опытного лесхоза (ЩУОЛХ) сложно моделировать изменчивость ширины годичного кольца ели в зависимости от действия климатических факторов, беря при этом за основу результаты корреляционного анализа. С точки зрения классических представлений экологии данный факт может объясняться тем, что Московская область лежит в той части зоны ареала

ели европейской, в которой ежегодные дозы климатических факторов близки к составляющим зону оптимума жизнедеятельности организма. Сильные отклонения от величины этих доз в большую или в меньшую сторону отрицательно сказываются на продуктивности ели.

Наличие одинаковой реакции прироста на разнонаправленные экстремальные отклонения дозы факторов от среднего, в совокупности со сменой лимитирующего фактора от года к году снижает, таким образом, познавательную ценность процедуры корреляционного анализа при выявлении зависимостей продуктивности от действия экологических факторов. Таким образом, для целей построения имитационных экофизиологических моделей продуктивности насаждений ЦУОЛХ необходим поиск и других, более адекватных подходов, чем корреляционный и линейный регрессионный анализ изменчивости прироста в связи с изменчивостью климатических факторов.

Литература

1. Ваганов, Е.А., Шашкин, А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000 – 122с.
2. Исаев, А.А., Гутников, В.А., Шерстюков, Б.Г. Научно-прикладной справочник по климату Москвы. Серия 2. Часть 3. данные за отдельные годы. Вып. 1. Температура воздуха, количество осадков (по месяцам и за год), характеристики отопительного сезона (1879-2000 гг.). – М.: Изд-во МГУ, 2002. -160с.
3. Лакин, Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973 – 343С.
4. Липаткин, В.А., Мазитов, С.Ю. Перекрестная датировка дендрохронологических рядов с помощью ПЭВМ. // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Научн. тр. Вып. 288 (1). М.: МГУЛ, 1997 – С.103–110.
5. Шиятов, С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы.// Проблемы ботаники на Урале./ Записки Всесоюзного ботанического общества, Вып. 6. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. – С.53–81

3.4 Анализ влияния экологических факторов на технические свойства древесины ели

Надежным индикатором технических свойств древесины у хвойных пород является доля поздней древесины в годичном кольце [1, 6, 13, 15, 17]. Данный признак характеризуется широкой фенотипической пластичностью – на разном экологическом фоне один и тот же генотип может формировать годичные кольца с разной долей поздней древесины. Выявление экологического фона, обеспечивающего формирование годичных колец с высокой долей поздней древесины – это первый этап, фундаментально важный для дальнейшего обсуждения возможностей управления данным признаком в соответствии с хозяйственными нуждами. Несмотря на то, что ему посвящен значительный объем исследований, целостной концепции, объясняющей физиологический механизм изменчивости доли поздней древесины в годичном кольце хвойных на наш взгляд еще не существует. В данной работе сделана попытка выявить экологический фон, способствующий формированию у деревьев ели европейской годичных колец с высокой долей поздней древесины в условиях Центрально-Лесного Государственного Природного Биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ) используя для этих целей дендроклиматическую информацию.

Центрально-Лесной заповедник расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности в пределах главного Каспийско-Балтийского водораздела Русской равнины (56°26-39°с.ш.; 32°29-33°01 в.д.) на территории Тверской области. Доминирующее положение в структуре растительного покрова здесь занимают еловые леса, представленные целостным, относительно ненарушенным массивом (47%) [12] представляющим собой удобный объект для изучения различных аспектов экологии еловых лесов Русской равнины.

Анализируя связь доли поздней древесины с экологическим фоном логично сначала рассмотреть изменчивость данного признака по типам леса. Данный подход традиционен при анализе влияния экологических условий на технические свойства древесины [7,8]. Согласно с типологией В.Н. Сукачева еловые леса подразделяются на пять групп [2, 11]. Наиболее важной, с точки зрения ведения лесного хозяйства является группа ельников зеленомошников и ельников сложных, насаждения здесь имеют высокий бонитет, удобны в плане вывозки древесины и проведения лесокультурных работ.

Работы по сбору полевого материала проводились нами на трех постоянных пробных площадях. В анализ были включены такие типы леса из группы зеленомошных ельников как ельник черничник и ельник кисличник, а также ельник липовый из группы сложных ельников. Хорошо известно, что данные типы леса формируются в разных почвенно-гидрологических условиях [2, 11]. Ельник кисличный является центральным типом, сравнительно с которым на почвах с более высоким уровнем почвенного увлажнения формируется ельник черничный; на несколько более плодородных почвах произрастают ельники сложные, типичным примером которых является ельник липовый. Древостои ели на всех выбранных пробных площадях имеют приблизительно одинаковый возраст.

На каждой пробной площади производился отбор кернов, по одному с каждого учетного дерева. КERN отбирался по произвольно взятому радиусу. КЕРНЫ отбирались с деревьев I–III класса роста по Крафту, динамика прироста которых точнее отражает влияние климатических факторов на прирост. На каждой пробной площадке подбирались по 15 учетных деревьев. Ширина годовичных колец и ширина слоя поздней древесины измерялась на МБС-10 с точностью до 0,05 мм. Для перекрестной датировки с целью выявления ошибок измерений использовался пакет программ GROWLINE [4]. Образцы, показывающие низкую синхронность с обобщенной хро-

нологией по пробной площади (менее 60%) были исключены из анализа. Общий объем выборки в итоге составил 43 индивидуальных хронологии.

Краткая характеристика пробных площадей приведена в таблице 3.8.

Таблица 3.8

Характеристика пробных площадей

Номер пробной площади	Состав древостоя по запасу	Под-рост	Под-лесок	Основные виды живого напочвенного покрова (в порядке убывания встречаемости)	Тип леса по В.Н. Сукачеву	Возраст наиболее старого учетного дерева (по числу слоев в кернах с высоты 1,3м), лет
Пп10	8Е1Б1Ос	ель	Рябина	кислица, черника, линнея северная, плевроциум Шребера, зеленчук желтый, щитовник мужской	Ельник кисличный	180
Пп 12	8Е2Ос второй ярус: 8Лп1Кл	ель	лещина, черемуха, рябина	кислица, ветреница дубравная, седмичник европейский, будра плющевидная, майник двулистный, ожика волосистая, плаун колючий, хвощ лесной	Ельник липовый	169
Пп 19	8Е2Ос+С ,Б	ель, обильный	Рябина	черника, брусника, плевроциум Шребера	Ельник черничный	174

В связи с наличием ряда метеонаблюдений местной метеостанции за период 1969–2002 год мы также ограничили в своем анализе колебаний доли поздней древесины этим периодом.

Хронологии, отражающие динамику по годам доли поздней древесины в годичном кольце в разных типах леса отражены на рис. 3.12.

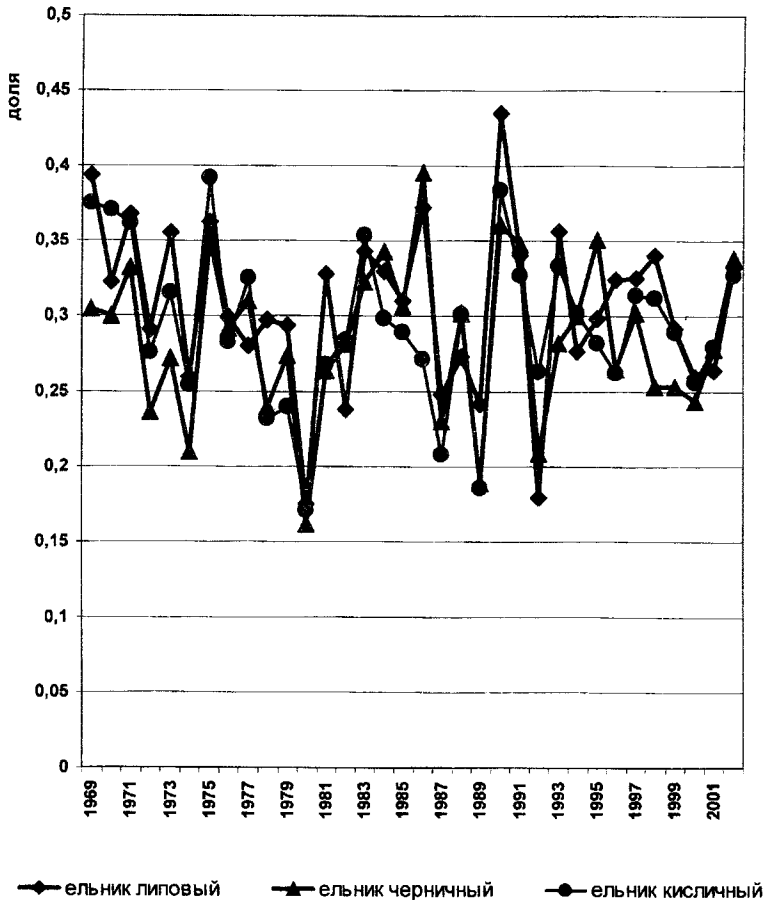


Рис. 3.12. Изменчивость доли поздней древесины в годичном кольце ели европейской из разных типов леса

Из рис. 3.12. видно, что по доле поздней древесины в рассматриваемых типах леса ель не отличается. В среднем за период 1969–2002 доля поздней древесины в годичном кольце составляет 31% в ельнике липовом и по 29% в ельнике черничнике и ельнике кисличнике. В то же время, от года к году доля поздней древесины варьирует сильно, изменяясь от 18% до 44% в ельнике липовом, от 16% до 40% в ельнике черничном, от 17% до 39% в ельнике кисличном. Таким образом, в данных типах леса совпадают и средняя доля поздней древесины и пределы варьирования доли поздней древесины в годичном кольце. Закономерности варьирования от года к году также сходны во всех типах леса, коэффициент корреляции между временными рядами по доле поздней древесины составляет 0,71–0,75.

На основе расчета коэффициентов корреляции между временными рядами по доле поздней древесины и рядами метеопараметров (среднемесячные температуры, месячная сумма осадков) анализировалось влияние климатического режима разных лет на долю поздней древесины в годичном кольце ели. При числе значений во временном ряду 34 число степеней свободы соответственно равно 32 и при уровне доверительной вероятности 0,01 достоверными могут считаться значения коэффициента корреляции от 0,44 [3]. При уровне доверительной вероятности 0,05 достоверны значения коэффициентов корреляции от 0,34 [3].

Даже при уровне доверительной вероятности 0,05 не было обнаружено достоверных значений коэффициентов корреляции между рядами доли поздней древесины и рядами метеопараметров. Что касается метеопараметров календарного года формирования годичного кольца, то достоверные при уровне доверительной вероятности 0,05 значения коэффициентов корреляции были обнаружены между хронологиями и рядами по таким показателям, как: осадки января (ельник черничник: значение коэффициента корреляции 0,34), осадки августа (ельник липовый: -0,32; ельник черничник: -0,38; ельник кисличник: -0,47); осадки сентября (ельник липо-

вый: 0,39); температура мая (ельник липовый; 0,39; ельник черничник 0,41); температура сентября (ельник липовый: -0,37).

Таким образом, оказалось, что на долю поздней древесины в годичном кольце ели во всех типах леса влияют только метеоусловия в конце вегетационного сезона, когда собственно поздняя древесина и формируется. Данный вывод не является тривиальным, например, в работе Эклунда [16] было установлено, что изменчивость поздней древесины от году к году соответствует изменчивости ранней древесины и зависит от температур конца мая и температур июня. Поэтому полученные нами результаты о влиянии метеоусловий мая на долю поздней древесины в ельнике сложном и ельнике черничнике по видимому не следует рассматривать как артефакт.

Выявленные с помощью корреляционного анализа закономерности варьирования доли поздней древесины в годичном кольце были проверены руководствуясь методологией дендроклиматического анализа, широко используемой Н.В. Ловелиусом [5]. Рассчитав обобщенную хронологию по доле годичного кольца для всех типов леса мы произвели затем сортировку лет, отобрав по пять крайних значений ранжированного ряда. В результате были отобраны годы с высокой (34–39%) долей поздней древесины (1986, 1971, 1969, 1975, 1990 г.г.) и годы с низкой (17–24%) долей поздней древесины (1980, 1989, 1992, 1987, 1974 г.г.). Оценка достоверности отличий двух выделенных групп по значениям метеопараметров производилась по критерию Стьюдента. При числе степеней свободы 8 и уровне доверительной вероятности 0,05 в двух выборках нулевая гипотеза об отсутствии достоверных отличий между средними отвергаются, если расчетное значение критерия Стьюдента (T_f) составляет менее 2,31. Достоверные отличия были выявлены между суммами осадков за август ($T_f=2,32$) и среднемесячными температурами мая ($T_f=2,51$). Таким образом, климатический режим лет, когда формировались кольца с высокой долей поздней древесины достоверно отличается от климатического режима лет, когда формирова-

лись кольца с низкой долей поздней древесины по значениям таких метеопараметров, как сумма осадков за август и среднемесячная температура мая.

Повышенное количество осадков в августе препятствует формированию годичных колец с высокой долей поздней древесины. Пониженные температуры в мае также отрицательно сказываются на последующем формировании годичных колец с высокой долей поздней древесины.

Более подробное рассмотрение структуры изменчивости метеопараметров в выделенных группах лет показывает, что например в 1974 году количество осадков в августе было небольшим (49 мм при среднемноголетней норме 76мм) и небольшая доля поздней древесины в годичном кольце по видимому была обусловлена холодным маем (среднемесячная температура $7,6^{\circ}\text{C}$ при среднемноголетней норме $10,8^{\circ}\text{C}$).

В 1992 году количество осадков в августе (59мм) было близко к среднемноголетнему, среднемесячная температура мая полностью совпала со своим среднемноголетним значением ($10,8\text{мм}$). Очевидно, что низкая доля поздней древесины в годичном кольце не была обусловлена указанными выше факторами, а была связана с экстремально засушливым режимом данного года (сумма осадков за июнь составила 16мм при среднемноголетней норме 79мм; сумма осадков за июль составила 21мм при среднемноголетней норме 97,4мм). Этот вывод в целом согласуется с наблюдениями М.Д. Мерзленко [9] над анатомической структурой годичного кольца сосны в засушливом 1972 году: в некоторых типах условий местопроизрастания им отмечалось снижение доли поздней древесины в годичном кольце 1972 г. по сравнению с долей в годичных кольцах 1971 и 1973 года. Особенно выраженным оно было в древостое произрастающем в условиях В2. Здесь доля поздней древесины упала до 17 % против 27,6% в 1971 г. и 30,6% в 1973 году. В тоже время, в типе условий С3, данный эффект не проявился, здесь соотношение доли поздней древесины в годичных кольцах по годам (1971, 1972, 1973 г.г.) было соответственно 36,1%; 38,1%;

37,1%. Как видно из рис. 3.12 на нашем объекте у ели также наблюдалось выраженное снижение доли поздней древесины в годичном кольце в засушливом 1972 году во всех рассматриваемых типах леса. Следует заключить, что засухи оказывают влияние на долю поздней древесины в годичном кольце хвойных.

Анализируя ценность того или иного типа леса с точки зрения возможности получения там древесины ели обладающей высокими техническими свойствами, необходимо учесть и возможные отличия по скорости роста древостоев. Отличия по среднему радиальному приросту неугнетенных деревьев из разных типов леса характеризует рис. 3.13.

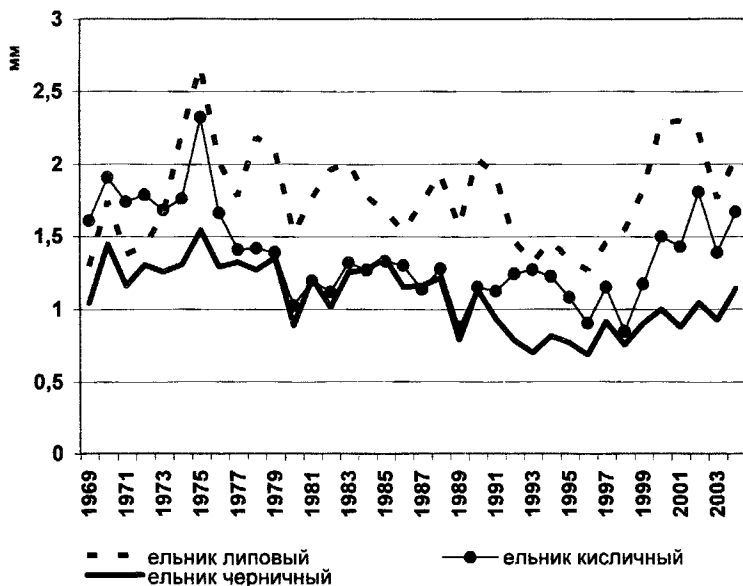


Рис. 3.13. Средняя ширина годичного кольца у деревьев ели европейской в разных типах леса

Как и следовало ожидать исходя из данных о бонитетах насаждений в рассматриваемых типах леса [2, 11], ельник липовый характеризуется наибольшим радиальным приростом, а ельник кисличник несколько превосходит по радиальному приросту ельник черничник. В среднем за период 1969–2002 год ширина годичного кольца в ельнике липовом равна 1,78 мм; в ельнике кисличном 1,38 мм; в ельнике черничном 1,08 мм. Следовательно, наиболее быстрорастущи и в связи с этим наиболее ценны древостои ельника липового.

Подводя итог данному этапу исследований можно сделать следующие выводы:

1. У ели европейской в условиях Центрально-Лесного заповедника скорость роста по диаметру различна в пределах таких типов леса как ельник кисличник, ельник черничник, ельник липовый. В то же время, качество древесины (диагностированное по доле поздней древесины годичном кольце) в пределах данных типов леса не отличается и, следовательно, предпочтение в хозяйственной практике быстрорастущих древостоев из ельников липовых не должно отрицательно сказываться на технических свойствах получаемой древесины.

2. Формированию у ели древесины с малой долей поздней древесины в годичном кольце и пониженными техническими свойствами как правило способствуют низкие температуры воздуха в начале вегетационного сезона и обильные осадки в конце вегетационного сезона. В то же время есть и другие факторы, которые могут вызывать у ели европейской формирование годичных колец с низкой долей поздней древесины, например засушливые условия в середине вегетационного сезона.

Литература

1. Вихров, В.Е. Исследование строения и технических свойств древесины в связи с типами леса. // Вопросы лесоведения и лесоводства. М.: АН СССР, 1954 – с.317–325.
2. Дендрология с основами геоботаники. Под ред. В.Н. Сукачева. Л.: ГОСЛЕСТЕХИЗДАТ, 1934 – 612с.
3. Лакин, Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973 – 343 с.
4. Липаткин, В.А, Мазитов, С.Ю. Перекрестная датировка дендрохронологических рядов с помощью ПЭВМ. // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. Научн. тр. Вып. 288(1) М.:МГУЛ, 1997 –с. 103–110.
5. Ловелиус, Н.В. Дендроиндикация. С.Пб.: Петровская академия наук, 2000 – 313 с.
6. Мелехов, И.С. Лесоведение. М.: МГУЛ, 2002 – 258с.
7. Мелехов, И.С. Значение типов леса и лесорастительных условий в изучении строения древесины и ее физико-механических свойств.// Тр. Ин-та леса. М.: Л., 1949. т.4, №6 с.11–20
8. Мелехова, Т.А. Формирование годичного слоя сосны в связи с лесорастительными условиями.// Тр. АЛТИ, 1954. т.54, с. 123–138.
9. Мерзленко, М.М. Влияние засухи на строение годичного кольца сосны в культурах.// Лесоведение. №4, 1977 – с.29–32.
10. Пугачевский, А.В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск: Наука и техника, 1992 – 204с.
11. Рысин, Л.П., Савельева, Л.И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002 – 334с.
12. Сукцессионные процессы в заповедниках России проблемы сохранения биологического разнообразия. Под ред. О.В. Смирновой, Е. С. Шапошникова – Слб.: РБО, 1999 – 459 с.
13. Уголев, Б.Н. Древесиноведение и лесное товароведение. М.: Академия, 2004 – 272 с.
14. Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983 – 317с.

15. Щекалев, Р.В., Тарханов, С.Н. Радиальный прирост и качество древесины сосны обыкновенной в условиях атмосферного загрязнения. Екатеринбург, УрО РАН, 2006 – 127с.
16. Eklund, B. Om granens arsrings variationer inom mellersta Norrland och deras samband. Statens Skogsforskningsinstitut. Band 47, Nr. 1, 1957 – 63p.
17. Olesen, P.O. The interrelation between basic density and ring width of Norway spruce.// Det Forstlige Forsøgsvæsen I Danmark. Dind XXXIV, 1976- p.341–359

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирующееся направление исследований – лесная дендрохронология имеет под собой солидную историческую базу, как в работах классиков дендрохронологии, так и в работах классиков лесоводства. Необходимость формирования этим разделом науки специфичной, по сравнению с классической дендрохронологией, методологии обусловлена, во-первых, особенностями объекта ее интересов – насаждений в неэкстремальных условиях произрастания, имеющих значительные запасы древесины и представляющих интерес с точки зрения лесохозяйственной практики. Привычные методы дендрохронологических исследований здесь часто оказываются неэффективными. Так, использование трендов в рядах радиального прироста для оценки изменений объемного прироста здесь невозможно, применение процедуры корреляционного анализа для выявления влияния климатических факторов на прирост древесины здесь часто не приносят ожидаемого результата, не позволяет раскрыть закономерности варьирования прироста под действием климатических факторов.

Во-вторых, сама постановка задачи, для решения которой привлекается дендрохронологическая информация в лесоведческих и в особенно-

сти лесоводственных исследованиях специфична и зачастую требует формирования адекватных методологических и методических подходов к ее анализу, что авторы и пытались осуществить в соответствующих разделах. Применение дендрохронологической информации в различных областях лесоведения и лесоводства имеет на взгляд авторов большие перспективы. Так, на основе привлечения дендрохронологической информации к анализу причин дифференциации популяций ели Русской равнины по фену формы семенной чешуи была сформулирована гипотеза, позволившая в рамках единой концепции объяснить результаты, полученные значительным числом исследователей, интересовавшихся различными аспектами данного вопроса. Более широкое привлечение дендрохронологической информации в разнообразные сферы наук о лесе может дать не менее продуктивный результат.

Возможно, что о формировании какого-то нового направления не стоило бы говорить, но интересы лесной науки требуют четкого ограничения его от дендрохронологии классической. На взгляд авторов в восприятии дендрохронологии основной массой ученых - лесоводов уже сложились определенные стереотипы. Традиционные представления о дендрохронологии, кажется сводятся к тому, что дендрохронология полезна при датировка ископаемой древесины, реконструкция климатов прошлых эпох и изучении цикличности в колебаниях прироста и ее связи с солнечной активностью. На фоне подобного рода масштабных задач проведенный анализ дендрохронологической информации для решения задач, поставленных в ходе локального лесоводственного исследования, иногда выглядит скромно, что порождает критику. При этом о целях, которые изначально ставились авторами исследования нередко забывается. И чтобы лесоводу, использующему в исследовании дендрохронологическую информацию каждый раз не приходилось вступать в войну с «ветряными мельницами» (например, раз за разом отвечая на вопрос зачем знать зависимость при-

роста от климата, если за последние 100 лет по Москве и так есть подробные данные метеонаблюдений), мы посчитали целесообразным предложить далее выделять лесную дендрохронологию в качестве отдельного научного направления. Основателем его в отечественной науке по праву должен считаться Т.Т. Битвинкас.

Надеемся, что представленная нами монография поможет в обеспечении информированности ученых - лесоводов о возможностях лесной дендрохронологии, даст им представление о некоторых допустимых в ее рамках методологических и методических подходах, во многом еще не совершенных, и стимулирует интерес к использованию дендрохронологической информации в их собственных исследованиях.

АВТОРЫ

Александрова М.С. , Главный ботанический сад им Н.В. Цицина РАН

Коровин В.В., Московский государственный университет леса

Коротков С.А., Московский государственный университет леса

Крылов А.М., Московский государственный университет леса

Липаткин В.А., Московский государственный университет леса

Румянцев Д.Е., Московский государственный университет леса

Николаев Д.К., Институт лесоведения РАН

Мельник П.Г., Московский государственный университет леса

Степанова О.В., Московский государственный университет леса

Стоноженко Л.В., Московский государственный университет леса

Научное издание

**ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКАЯ ИНФОРМАЦИЯ В
ЛЕСОВОДСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ**

Редактор И. И. Кожмяко

Оригинал-макет подготовил Д. Е. Румянцев

На первой странице обложки: девственный еловый лес в условиях
Центрально-Лесного заповедника

Подписано в печать 21.11.2007. Формат 60×90 1/16. Бумага 80 г/м²
Гарнитура «Таймс». Ризография. Усл. печ. л. 8,75.
Тираж 300 экз. Заказ № 650.

Издательство Московского государственного университета леса.
141005, Мытищи–5, Московская обл., 1-я Институтская, 1, МГУЛ.
E-mail: izdat@mgul.ac.ru

По вопросам приобретения литературы издательства ГОУ ВПО МГУЛ
обращаться в отдел реализации.
Телефон: (498) 687-37-14.