

УДК 630*228.1:630*24:630*181

МОРФОЛОГИЯ КРОН И СОСТОЯНИЕ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ ЛЕСОСТЕПИ

© 2009 г. Н. Ф. Каплина, Н. Н. Селочник

Институт лесоведения РАН

143030 Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл.

E-mail: kaplina@inbox.ru

Поступила в редакцию 21.05.2008 г.

На основе 25-летнего изучения дубовых насаждений на постоянных пробных площадях показана перспективность предложенного выделения типов развития кроны по характерным для дуба особенностям ее строения с целью мониторинга и прогноза состояния деревьев и древостоев. Исследована динамика численности, размеров, состояния и выживаемости деревьев по типам развития кроны и выявлено положительное влияние рубок ухода на структуру древостоя по развитию крон.

Тип развития кроны, категория состояния, первичная и вторичная крона, рубки ухода, структура древостоев, выживаемость, усыхание, мониторинг, прогноз.

Одной из основных задач лесоведения является развитие научных основ поддержания устойчивости и прогнозирования параметров древостоев. Метод исследования, наиболее соответствующий данной задаче, – мониторинг в стационарных условиях показателей деревьев и древостоев. Теллермановский лес (Воронежская обл.) представляет собой один из самых крупных и ценных дубравных массивов лесостепи. Изучение экосистем здесь имеет длительную историю и особенно активизировалось после образования в 1945 г. Теллермановского опытного лесничества Института лесоведения РАН [2, 3, 25, 29].

Для древостоев дуба на южной границе их произрастания характерна колебательная динамика продуктивности и усыхания деревьев. В средневозрастных древостоях такие колебания выражены в еще большей степени, чем в молодняках [6]. Так, отмечено снижение не только прироста, но и объемного запаса древостоя даже при благоприятных условиях среды и фоновых (до 20%) повреждениях листвьев фитофагами. Следовательно, устойчивость функционирования этих древостоев зависит от показателей деревьев “группы риска” – их численности, состояния и выживаемости, что делает актуальной задачу выявления и описания этой группы при исследовании древостоев.

Текущее состояние деревьев наиболее точно отражают показатели их крон. Их можно подразделить на две группы: 1) показатели качества кроны и 2) показатели роста и развития кроны. Показатели повреждения крон внешними факторами используются в методиках оценки санитарного состояния. В Европе в системе ГИС при оценке санитарного состояния большинства лист-

венных и хвойных пород используют главным образом процент потери листвы или хвои и их пожелтение. В Великобритании с 1984 г. состояние дерева оценивалось по степени дефолиации листвы, предлагалась также оценка по прозрачности (сквозистости) кроны; обе эти оценки отражают по существу снижение густоты кроны [32]. И, наконец, вышел объемный труд Международной европейской экономической комиссии по методам и критериям для оценки, мониторинга и анализа влияний воздушного загрязнения на леса [31], предлагающий новую программу. Вся вторая часть этой работы посвящена визуальной оценке состояния кроны. Однако при этом предлагаются исключить те части кроны, которые подвержены затенению или угнетению, чтобы вычленить влияние загрязнения воздуха. Поэтому описанный подход наиболее подходит для насаждений, где конкурентные отношения между деревьями невелики: спелых, редкостойных и парковых. Для средневозрастных же древостоев Теллермановского леса, где нет загрязнения воздуха, повреждение крон фитофагами слабо выражено, а кроны, как правило, подвержены именно затенению и угнетению, эти методы совершенно недостаточны.

Можно отметить в литературе и тенденцию отхода от чисто визуальных способов оценки состояния всего дерева. Так, было предложено обратить внимание на характер ветвления и структуру кроны как инструмент определения жизненности дерева [30, 33]. Н.А. Лохматов [11] также подчеркивает, что морфоструктура, развитость, динамика кроны во времени предопределяют жизнеспособность дерева, продуцирование орга-

нической массы и кислорода, устойчивость и долговечность. В то же время корона является как индикатором оценки проведенных лесоводственных мероприятий, так и портретом дерева, в котором отразились прошлые и текущие “рост-формообразовательные” [11, с. 112] процессы и просматриваются предстоящие изменения.

Форма, рост и развитие крон в настоящее время активно изучаются, в том числе в связи с онтогенезом и различным ценотическим положением деревьев в древостое, хотя в основном вне связи с их состоянием [28]. Онтогенез дуба в свое время был подробно изучен и проф. И.Г. Серебряковым [22]. По Серебрякову, в период от 15–30 до 60–90 лет формируется взрослое дерево. О.В. Смирновой и А.А. Чистяковой [23] разработана шкала этапов онтогенеза лиственных деревьев умеренной зоны как при их нормальном развитии, так и в угнетенном состоянии. Диагнозы онтогенетических состояний растений и групп жизненности обобщены в работе О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой [24], согласно которым меньшие размеры и биомасса свойственны особям пониженной жизненности и ведут к снижению продолжительности этапов их онтогенеза вплоть до выпадения.

Еще М.Е. Ткаченко [26] указывал, что обильные водяные побеги появляются на деревьях пониженной жизнедеятельности. У деревьев дуба при усыхании и опадении ветвей первичной кроны в условиях водного стресса, дефолиации насекомыми или других неблагоприятных воздействиях происходит ее переформирование и образование вторичной кроны за счет покоящихся боковых почек на стволе и ветвях [5, 10, 27]. И именно последний период жизни дерева характеризуется формированием вторичной кроны за счет водяных побегов из спящих почек, пробуждающихся при появлении суховершинности и подсыхания первичной кроны [22].

Для совершенствования оценки и прогноза состояния деревьев и древостоев необходимо изучение развития крон, состояния и выживаемости деревьев в многолетней сопряженной динамике. В данной статье этот вопрос рассматривается по материалам 25-летнего мониторинга в трех средневозрастных древостоях с различной историей формирования. При этом использовалась оригинальная классификация крон дуба, предложенная Н.Н. Селочник [17, 20].

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОДИКА

Постоянные пробные площади (пр. пл.) и учетные показатели. Объекты исследования – три пробные площади в средневозрастных нагорных смытево-осоковых дубравах (кв. 6 Теллермановского опытного лесничества), которым в начале

периода наших наблюдений (1983 г.) было порядка 50 лет. Пробные площади (каждая площадью 0,1 га) представляют собой варианты опыта по рубкам ухода различных способов и интенсивности. Рубки проведены трехкратно (1954, 1963 и 1975 гг.) в возрасте древостоев 22, 31 и 43 года с выборкой деревьев: на пр. пл. 4 низовым методом (удаление “угнетенных, искривленных и суковатых деревьев” и поврежденных и пораженных грибами) соответственно с интенсивностью 17%, 11 и 10% по запасу; на пр. пл. 5 в первый прием – верховым методом (удаление стадийно старых деревьев по В.Г. Нестерову), а в следующие два приема – комбинированным методом (удаление “худших по росту и чрезмерно суковатых деревьев”) – 28%, 41 и 17%; пр. пл. 2 является контролем (без рубок) [12, 13].

На всех пробных площадях сформировались высокополнотные древостои с абсолютным господством дуба в первом ярусе, с умеренным отпадом, обычно не превышающим средних величин, приводимых в таблицах хода роста дубовых древостоев [4, 13]. Эти дубравы отличались активным ростом, высокой полнотой (1,1) и не были затронуты массовым усыханием, прошедшим в конце 1970-х – начале 1980-х годов, как и прочие древостои моложе 60 лет [15]. В табл. 1 приводятся показатели древостоев в начале и конце анализируемого периода. Из табл. 1 видно, что наибольшие средние размеры деревьев, а также суммы площадей сечений стволов и горизонтальных проекций крон наблюдаются в древостое, сформированном низовыми рубками ухода средней интенсивности (пр. пл. 4), а наименьшие показатели – на пробных площадях с верховыми рубками ухода высокой интенсивности (пр. пл. 5).

Все деревья после проведения рубок ухода были пронумерованы, измерялись диаметры на высоте 1,3 м и высоты деревьев с периодичностью не реже 3–5 лет. Дважды (1985 и 2002 гг.) на пр. пл. 2 были обмерены радиусы крон по странам света. Помимо перечетов и обмеров с той же периодичностью велось описание деревьев прежде всего по категориям состояния как обобщающему показателю: 1 – внешне здоровое дерево, 2 – ослабленное, 3 – сильно ослабленное, 4 – усыхающее, 5 – свежий сухостой, 6 – старый сухостой. Этот показатель объединяет 25 различных параметров, охватывающих состояние кроны и ствола, наличие грибных повреждений и фауто. При визуальном описании кроны учитывались ее форма, густота, цвет и процент первичной и вторичной кроны [17]. По густоте кроны подразделялась на густую (у деревьев I категории), изреженную (у деревьев II категории), редкую (у деревьев III категории, усохло до 50% кроны) и очень редкую (усохло до 75% кроны, как правило, у деревьев IV категории). Одновременно с характери-

Таблица 1. Таксационные показатели древостоев на пробных площадях в начале и конце периода наблюдений

Год	<i>A</i>	Пр. пл.	<i>D</i> _{1,3}	<i>H</i>	<i>D</i> _{ср}	<i>N</i>	<i>G</i>	<i>G</i> _{ср}	<i>M</i>	<i>Z</i> _М
1985	53	2	20.7	20.0	3.7	790	26.5	0.83	280	12.4
		4	21.3	—	—	760	27.1	—	281	14.1
		5	20.2	—	—	710	22.9	—	241	13.5
2005	73	2	29.1	25.1*	4.9	370	24.6	0.69	283	7.9
		4	31.1	30.8*	5.4	370	28.2	0.80	293	9.7
		5	30.0	26.9*	4.3	400	25.5	0.55	284	9.4

* Экстраполяция по обмерам 2001 г.

Примечание. В табл. 1, 2: *A* – возраст, лет; *D*_{1,3} – средний диаметр стволов, см; *H* – средняя высота, м; *D*_{ср} – средний диаметр крон, м; *N* – число стволов, шт. га⁻¹; *G* – сумма площадей сечений, м² га⁻¹; *G*_{ср} – сумма площадей горизонтальных проекций крон, га га⁻¹; *M* – запас, м³ га⁻¹; *Z*_М – текущий прирост, м³ год⁻¹ га⁻¹.

стикой формы и густоты мы отмечали процент сухих веток в кроне.

Особо определяли тип развития кроны по оригинальной классификации, описанной ниже. На основании оценки категорий состояния был определен средний балл для каждого типа развития кроны [19]. В последние 5 лет также оценивали класс роста и развития деревьев по Крафту. Показатели каждого года получали интерполяцией данных смежных лет учета, основываясь на относительной стабильности самих показателей либо их динамики. В последние 5 лет визуальные обследования проводили ежегодно.

Предлагаемая классификация развития крон деревьев дуба. В основу положены морфологические особенности крон дуба черешчатого, характерные для различных стадий угнетения кроны дерева в древостое. При отсутствии либо слабом угнетении наблюдается развитие крупных “раскидистых” ветвей, при более сильном угнетении – усыхание этих ветвей в нижней части кроны, часто с замещением их водяными побегами, при дальнейшем усилении угнетения отставших в росте деревьев либо в загущенном древостое – усыхание первичной кроны с заменой ее водяными побегами. Опираясь на указанное соответствие между условиями роста и развития кроны и характерной ее структурой (формой), мы выделили типы развития кроны дуба по ее форме: 1) раскидистая, 2) зонтиковидная и 3) узкокронная (протяженная) форма. На рис. 1 приводятся схематическое и фотографическое изображения этих форм кроны.

Присутствуют и переходные формы крон, их мы относили к одной из указанных трех форм. Это вносит некоторую субъективность, однако, на наш взгляд, значительно меньшую, чем при классификации по Крафту, так как в нашем случае форм кроны всего три, причем характерные для дуба. Крупные деревья (I–II классы роста и развития по Крафту) обычно имеют раскидистую форму кроны, несколько напоминающую крону

деревьев, растущих на свободе, но расположенную более высоко на стволе. Водяные побеги у таких деревьев, возникающие из спящих почек, обычно расположены только на крупных скелетных ветвях. Деревья с зонтиковидной формой кроны (II–IV, но чаще III класс по Крафту) отличаются меньшим ее куполом и прикреплением ветвей под более острым углом, что характерно для ветвей раскидистых деревьев только в верхней половине кроны. Они могут иметь развитые водяные побеги и на стволе, и тогда крона является одновременно и протяженной. У узкокронных деревьев (редко III, в основном IV–V классы по Крафту) первичная крона сведена до минимума (несколько некрупных ветвей первичной кроны на верхушке дерева), и существуют они в основном за счет вторичной кроны. Этот период в онтогенезе дерева является последним [22, 23]. При полном отсутствии первичной кроны и наличии только очень узкой вторичной из водяных побегов мы условно называли такие деревья “свечами”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На начало периода наблюдений (1983 г.) на трех пробных площадях в общей сложности насчитывалось 262 дерева, из которых 79% относилось к 1-, 2-й категориям состояния, 7% к ослабленным, 14% к сухостойным деревьям. Более половины деревьев (52–66%) имели изреженную крону, что соответствует параметрам деревьев 2-й категории (слабо ослабленные) и характерно для дубрав Теллермановского леса. Деревья с густой кроной относились, как правило, к 1-й категории состояния, и их число составляло в 1985 г. 17–28%. В неблагоприятные годы число деревьев с густой кроной уменьшалось, и появлялись деревья с редкой и очень редкой кроной, последние вскоре усыхали. Больше всего было деревьев, имеющих до 25% сухих ветвей. Их число составляло от 72% на пр. пл. 5 до 94% на контрольной пр. пл. 2. Деревьев с числом сухих веток не более

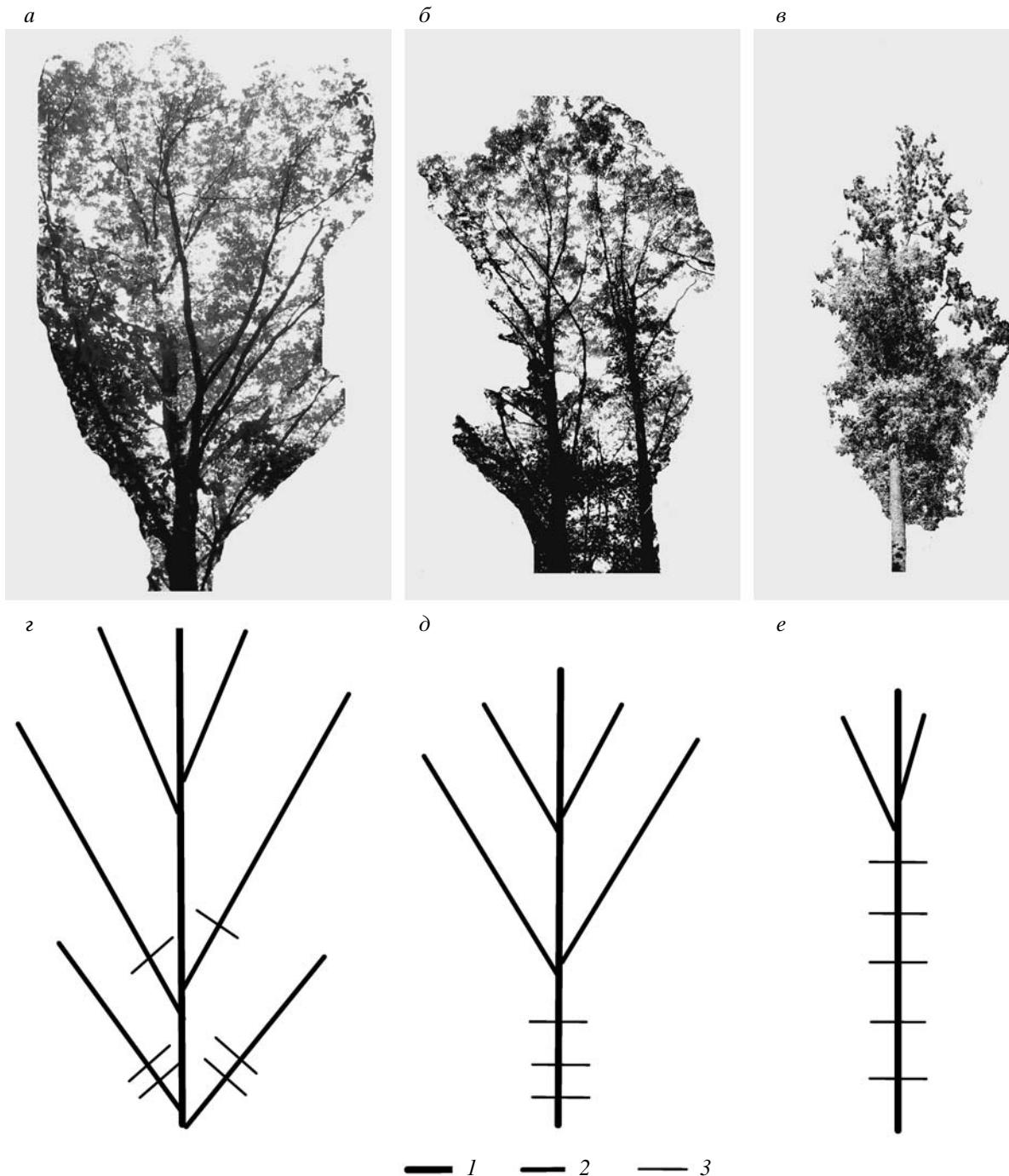


Рис. 1. Фотографическое (*a*, *b*, *e*) и схематическое (*g*, *d*, *e*) изображение типов развития кроны: раскидистая крона (*a*, *g*), зонтиковидная (*b*, *d*) и узокронная (*e*, *e*): 1 – ствол, 2 – первичная ветвь, 3 – вторичная ветвь.

50% было значительно меньше (6–28% на разных пробных площадях). В некоторых наиболее выраженных случаях, когда отмирание было особенно интенсивным, мы снижали оценку категории состояния дерева, рассматривая этот факт как естественное очищение ствола от сучьев, интенсивность которого связана с полнотой насаждения, погодными условиями и степенью угнетенности дерева.

В дальнейшем общее число деревьев на этих пробных площадях постоянно уменьшалось: в 1992 г. – 212, в 1998 г. – 202, в 2005 г. – 114 экз. При этом относительное число деревьев 1-, 2-й категорий существенно не менялось, однако наблюдался переход деревьев из одной категории в другую [18]. На протяжении всего срока наблюдений мы отмечали и изменение формы кроны, что зависело от расположения деревьев по отношению

Таблица 2. Показатели (среднее ± стандартное отклонение) деревьев по типам развития кроны в начале и конце периода наблюдений

Показатель	Год учета	Пр. пл.	Тип развития кроны			
			1	2	3	всего
$D_{1.3}$	1985	2	25.6 ± 3.3	17.5 ± 2.6	13.5 ± 1.5	20.0 ± 5.2
		4	24.8 ± 4.7	18.8 ± 2.5	16.3 ± 2.6	20.7 ± 5.1
		5	23.8 ± 3.8	17.7 ± 2.9	16.0 ± 3.9	19.7 ± 4.7
	2005	2	37.0 ± 4.4	28.7 ± 3.9	22.6 ± 3.2	28.5 ± 6.2
		4	38.4 ± 5.0	29.9 ± 5.2	23.5 ± 3.7	28.8 ± 6.8
		5	34.7 ± 3.8	26.0 ± 2.6	23.3 ± 2.7	28.1 ± 5.9
	H	1985	20.9 ± 1.1	19.3 ± 1.4	17.9 ± 1.4	19.7 ± 1.6
		2001	25.6 ± 1.0	24.5 ± 1.5	23.9 ± 1.2	24.5 ± 1.4
		4	27.7 ± 1.0	26.1 ± 1.4	25.3 ± 1.6	26.0 ± 1.6
		5	27.6 ± 1.2	26.3 ± 1.1	25.7 ± 1.1	26.5 ± 1.4
D_{cr}	1985	2	4.7 ± 0.9	2.9 ± 0.7	2.1 ± 0.6	3.4 ± 1.2
		2	7.1 ± 0.7	4.7 ± 1.1	2.7 ± 0.7	4.6 ± 1.8
	2006	4	8.4 ± 3.4	4.8 ± 1.3	2.8 ± 1.0	4.8 ± 2.4
		5	5.7 ± 0.9	3.4 ± 0.8	2.3 ± 0.6	3.8 ± 1.6
P_{cr}	1986–1992	2	81 ± 6	67 ± 14	50 ± 23	69 ± 18
		2	71 ± 6	68 ± 11	25 ± 16	56 ± 23
	2005–2007	4	70 ± 7	58 ± 13	24 ± 14	47 ± 22
		5	75 ± 7	63 ± 9	30 ± 19	56 ± 23
		2	1.7 ± 0.5	2.2 ± 0.6	2.6 ± 0.9	2.1 ± 0.7
C_{st}	1990	4	2.0 ± 0.2	2.2 ± 0.6	2.3 ± 0.5	2.1 ± 0.4
		5	2.0 ± 0.2	2.1 ± 0.3	2.6 ± 0.8	2.2 ± 0.8
		2	1.7 ± 0.5	1.6 ± 0.6	2.1 ± 0.8	1.7 ± 0.6
	2005–2007	4	1.4 ± 0.4	1.9 ± 0.4	2.2 ± 0.5	2.0 ± 0.5
		5	1.2 ± 0.4	1.7 ± 0.5	2.0 ± 0.9	1.6 ± 0.7
		2	2.0 ± 0.7	3.1 ± 0.7	4.2 ± 0.3	3.2 ± 1.0
C_{Kraft}	2005–2007	4	1.6 ± 0.5	3.2 ± 0.8	4.2 ± 0.5	3.3 ± 1.1
		5	1.7 ± 0.8	3.6 ± 0.6	4.3 ± 0.6	3.2 ± 1.3

Примечание. P_{cr} – доля первичной кроны, %, C_{st} – категория состояния, C_{Kraft} – класс роста и развития по Крафту.

друг к другу и условий освещенности в пологе насаждения. Основным был переход зонтиковидных деревьев в узкокронные. Отпад в насаждении был преимущественно низовой – за счет угнетенных и сильно ослабленных деревьев (деревья в форме “свечи” отмирали в первую очередь).

Средние показатели деревьев различных типов развития кроны дуба. В табл. 2 приводятся показатели ствола и кроны деревьев по типам развития кроны и в целом для древостоев в начале и конце периода наблюдений. Средние диаметры стволов деревьев уменьшаются в ряду типов развития кроны: 1 → 2 → 3 на всех пробных площадях как в начале, так и в конце периода наблюдений при их соотношении в среднем 1 : 0.75 : 0.63. Наибольшая дифференциация по диаметрам – в

контрольном древостое. На пр. пл. 5 диаметр деревьев с наиболее развитой кроной (1- и 2-го типов) ниже, чем на других площадях, несмотря на меньшую полноту древостоя. Стандартное отклонение диаметра ствола по типам развития кроны ниже в 1.5 и более раза, чем для древостоя в целом, т.е. деревья, сходные по форме кроны, также более однородны и по толщине.

По показателю средней высоты деревьев наблюдаются сходные, но менее выраженные тенденции в ряду типов развития кроны (соотношения 1 : 0.94 : 0.91). Тем не менее эти различия по высоте существенно отражаются на условиях роста и развития крон. Средняя величина солнечной радиации различается в верхнем, среднем и нижнем слоях облиственной толщи полога древостоя, со-

ставляя в полуденные часы при малооблачной погоде (1986 г.) соответственно 488, 237 и 123 Вт m^{-2} [14]. Листья высоких деревьев размещены большей частью в верхней и средней третях облиственной части полога, средних по высоте деревьев – в средней и нижней третях, а отставших в росте деревьев – в его нижней трети [21]. Отметим, что, по данным тех же авторов, в двух верхних третях облиственной толщи полога древостоя подавляющая часть листьев принадлежит ветвям первичной кроны, в нижней трети листьев вторичной кроны в два раза больше, чем первичной.

На пр. пл. 2 средняя высота деревьев заметно ниже для всех трех типов развития кроны, что позволяет предположить снижение класса бонитета древостоя в результате самоугнетения, наблюдавшееся в Теллермановском лесу и ранее [29]. Стандартное отклонение средней высоты меньше, чем в целом по древостою, только у деревьев 1-го типа развития; деревья двух других типов отличаются значительным варьированием высоты.

В наибольшей степени различия между типами развития крон проявляются по диаметру крон: в ряду типов кроны 1 → 2 → 3 среднее соотношение по этому показателю 1 : 0.61 : 0.38. На пр. пл. 5 средние диаметры крон всех типов развития значительно ниже, чем на других пробных площадях.

Также существенно различаются типы развития крон и по визуально оцениваемым качественным показателям. Доля первичной кроны составила в ряду 1 → 2 → 3 типов развития кроны 74%, 64 и 32%, мало различаясь по пробным площадям. Стандартное отклонение по доле первичной кроны в разных типах кроны оказалось значительно меньше, чем в древостое в целом, особенно для 1-го типа в 3–4 раза, для 2-го типа примерно в 2 раза меньше.

Категория состояния в ряду ухудшения развития кроны также ухудшается, составив в среднем соответственно 1.7, 2.0 и 2.3 балла. Такая картина наблюдается во все годы на всех пробных площадях. На площадях с рубками ухода отмечено лучшее состояние “раскидистых” деревьев на конец наблюдения при более низком его варьировании; состояние деревьев двух других форм крон не различается по пробным площадям.

Класс роста и развития деревьев по Крафту существенно ухудшается в ряду типов развития кроны 1 → 2 → 3 (в среднем соответственно 1.8, 3.3, 4.2) при снижении стандартного отклонения по типам в 1.5–2 раза в сравнении с древостоем в целом, что говорит о согласованности этих классификаций.

В целом по данным табл. 2 можно заключить, что типы развития крон различаются по ряду количественных и качественных показателей ство-

ла и особенно кроны дерева. Из вариантов опыта пр. пл. 5 выделяется значительно меньшим размером (компактностью) крон деревьев и несколько меньшим размером стволов. Это, несомненно, является следствием селекции при рубках ухода, и повторим проявляется даже на фоне более низкой полноты древостоя. На пр. пл. 4 большие размерные показатели могут быть обусловлены как периодическим снижением полноты древостоя рубками ухода, так и селективным характером последних, разделить эти влияния не представляется возможным.

Динамика структуры древостоев по развитию крон деревьев. Как и отношения средних показателей деревьев по типам крон, соотношения численности деревьев различных типов весьма устойчивы в многолетней динамике, хотя варьируют как по годам, так и по более длительным периодам (рис. 2, г, д, е).

За 25-летие наблюдалось два характерных периода: хорошего роста (до 1996 г.) и его депрессии [6], вызвавшей в контрольном древостое (пр. пл. 2) волну усыхания деревьев (рис. 2, а). Напротив, в древостоях, пройденных рубками ухода, усыхание довольно равномерное (рис. 2, б, в). При этом состояние оставшихся деревьев на всех пробных площадях стабильное (особенно 1- и 2-го типов развития кроны) и даже несколько улучшается, особенно на пр. пл. 5 (рис. 2, ж, з, и). Это улучшение в последние годы, видимо, связано с обилием осадков, способствующих развитию водяных побегов, что повышает густоту крон. Тем не менее, период депрессии проявился во всех вариантах опыта через уменьшение доли деревьев 1-го типа и увеличение 3-го типа, т.е. повысилась степень угнетенности на уровне древостоя. Причина снижения доли 1-го типа развития кроны в период депрессии заключается скорее всего в интенсивном отмирании “раскидистых” ветвей. Это предположение подтверждается результатами моделирования массы ветвей деревьев в зависимости от их возраста и радиального прироста [8], а также хорошо наблюдавшимся в сезон 1996 г. отмиранием нижних ветвей, развивающихся из водяных побегов, и самих водяных побегов в смытево-осоковых и пойменных дубравах. В последние благоприятные годы ситуация вновь улучшилась (направленность изменений типов крон более подробно описывается ниже).

Влияние рубок ухода на вклад типов развития кроны в сложение древостоя выражено даже больше, чем на средние показатели деревьев по типам кроны. Наибольшей стабильностью структуры древостоя по годам отличается пр. пл. 5, где кроны компактнее, а полнота древостоя наименьшая. Наиболее вариабельна доля деревьев 2-го типа кроны на пр. пл. 4: до периода депрессии она была меньше, чем в других древостоях, а затем значи-

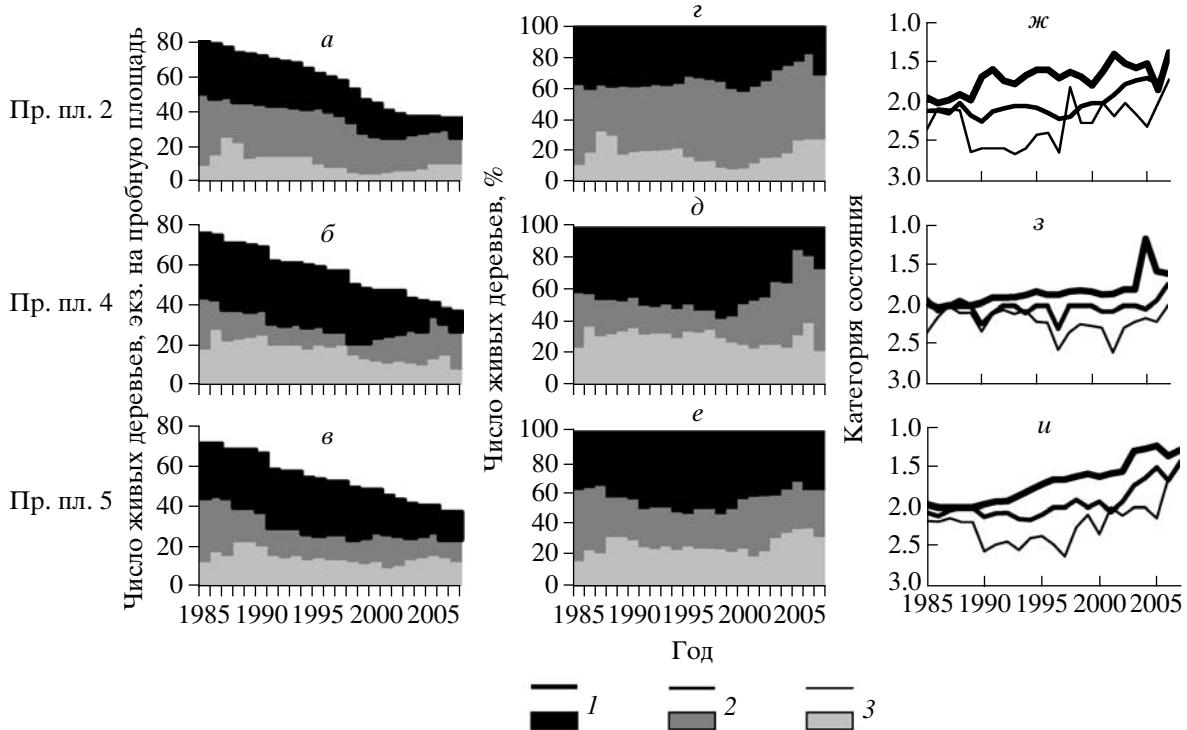


Рис. 2. Погодичная динамика абсолютной (*а, б, в*) и относительной (*г, д, е*) численности и средней категории состояния (*ж, з, и*) деревьев дуба по типам развития кроны в учетные годы. Тип развития кроны: 1 – раскидистая, 2 – зонтико-видная, 3 – узкокронная.

тельно увеличилась за счет перехода деревьев из 1-го типа (рис. 2, *г, д, е*). Такая низкая доля деревьев 2-го типа на пр. пл. 4 может быть объяснена более высоким светолюбием деревьев, оставленных при низовом методе рубок ухода. Так, доля раскидистых деревьев здесь выше, чем в контрольном древостое (пр. пл. 2), несмотря на более

высокую полноту. Но при отмирании нижних крупных ветвей такие деревья не смогли длительно поддерживать жизнедеятельность оставшейся первичной кроны и быстро перешли в 3-й тип. Поэтому структура древостоя в конце периода наблюдений не оптимальная, в случае неблагоприятных внешних условий это может привести к массовому переходу деревьев 2-го типа в 3-й.

В среднем за весь период наблюдений доля числа деревьев 1-го типа составляет в контролльном древостое 34%, а в сформированных рубками ухода – по 44% (табл. 3). Численность 2-го типа на пр. пл. 2 в среднем за период наблюдений существенно выше: 47% против 26 и 29% на пр. пл. 4 и пр. пл. 5. Вклад 3-го типа по числу стволов на пр. пл. 2 наименьший, в то время как на пр. пл. 4 и пр. пл. 5 он составил 30 и 27%. В многолетней динамике стандартное отклонение относительной численности типа кроны составляет 5–8%, за исключением пр. пл. 4, причины повышенного варьирования на которой обсуждались выше. По сумме площадей сечений доля 1-го типа развития кроны в древостое значительно выше, чем по числу стволов. Отметим, что фитомасса листьев модельных деревьев дуба прямо пропорциональна сумме площадей сечений [8]. Интересно, что за весь период наблюдений средние величины категории состояния довольно стабильны (табл. 3) и

Таблица 3. Средние за период наблюдений показатели (среднее ± стандартное отклонение) деревьев различных типов развития кроны

Показатель	Пр. пл.	Тип развития кроны				Всего
		1	2	3		
P_N	2	34 ± 6	47 ± 8	19 ± 7	100	
	4	44 ± 11	26 ± 12	30 ± 5	100	
	5	44 ± 6	29 ± 7	27 ± 6	100	
P_G	2	50 ± 8	39 ± 9	11 ± 5	100	
	4	60 ± 12	21 ± 13	19 ± 4	100	
	5	60 ± 6	22 ± 6	18 ± 4	100	
C_{st}	2	1.7 ± 0.2	2.0 ± 0.2	2.3 ± 0.3	1.9 ± 0.2	
	4	1.8 ± 0.2	2.0 ± 0.1	2.2 ± 0.2	2.0 ± 0.1	
	5	1.7 ± 0.3	1.9 ± 0.2	2.2 ± 0.3	1.9 ± 0.2	

Примечание. P_N – доля по числу деревьев, %, P_G – доля по сумме площадей сечений, %, C_{st} – категория состояния.

различаются меньше, чем за отдельные годы (табл. 2, рис. 2): по типам кроны в пределах 0.3, а по вариантам опыта – в пределах 0.1.

Динамика развития кроны и усыхания деревьев. Выше выявлена среднемноголетняя устойчивость соотношений показателей деревьев различных типов развития крон, а также их долевого участия в сложении древостоя. Эта устойчивость, как рассматривалось выше на особенно ярких примерах, поддерживается посредством: 1) дифференциации деревьев в процессе их роста и развития (в том числе изменения типа развития кроны, т.е. перехода из типа в тип) и 2) усыхания деревьев.

Основная направленность этих переходов, как уже отмечалось: 1 тип → 2 тип → 3 тип → → усохшие деревья (табл. 4). Так, переходов из 1-го во 2-й тип и из 2-го в 3-й тип больше, чем обратных переходов, в два и более раз. Наиболее многочисленны переходы из 2-го в 3-й тип, их больше, чем из 1-го во 2-й тип в 1.2–1.7 раз, поскольку это “транзитное” направление из 1-го в 3-й тип. Отметим, что частота переходов весьма непостоянна во времени, причем прямые переходы особенно характерны для неблагоприятных лет, а обратные переходы – для благоприятных.

Вероятность обратных переходов снижается в исследуемых древостоях с возрастом, поскольку все меньше остается ветвей, образованных в период кульминации прироста ствола по высоте и отличающихся наибольшими размерами и энергией роста [1, 7, 9]. Эти ветви образуются здесь у деревьев примерно в 10–40 лет и расположены по высоте стволов от 3–5 м до 15–17 м. В конце периода наблюдения они представлены лишь “раскидистыми” ветвями, расположенными в диапазоне 13–17 м. Верхние части раскидистых крон и зонтиковидные кроны образованы ветвями с уже меньшей энергией роста. По этой причине возврат деревьев от 2-го к 1-му типу кроны идет в основном за счет активного роста вторичных побегов на выживших осях первого порядка нижних ветвей, а не за счет разрастания выше расположенных ветвей. Переход крон от 3-го типа ко 2-му происходит тем не менее за счет роста первичной кроны на вершине дерева.

Факт усыхания деревьев 1-го типа отмечен только на пр. пл. 2, видимо, за счет высокой доли в нем дефектных, больных и двухвершинных деревьев, удалявшихся на других пробных площадях при рубках ухода. Отметим, что двухвершинные деревья независимо от их размера находятся в группе риска и обычно отмирают после усыхания одной из вершин, вероятно, вследствие недостатка ассимилятов для поддержания проводящей системы непропорционально крупного ствола. На деревья 2-го типа приходится уже 18–37% всех усохших за период наблюдений деревьев (в зави-

Таблица 4. Средняя за период наблюдений частота изменения типа развития кроны и усыхания деревьев, шт. га⁻¹ год⁻¹

Пр. пл.	Изменение типа развития кроны				Усыхание		
	1 → 2	1 ← 2	2 → 3	2 ← 3	1	2	3
2	12	5	20	10	2	7	10
4	14	2	17	5	0	3	15
5	10	4	12	0	0	5	11

Примечание. Цифры – типы развития кроны, стрелки – направление изменения.

симости от их долевого участия в структуре древостоя), т.е. эти деревья не проходили стадию 3-го типа развития крон.

Влияние исходного типа развития кроны и крупности деревьев на дальнейшую динамику их параметров. Проанализируем возможность прогноза роста и развития деревьев на примере трех их совокупностей, объединенных по типам кроны при учете в 1985 г. Выживаемость деревьев в этих совокупностях (рис. 3, а, б, в) довольно четко определена их исходным типом, существенно снижаясь от первоначального 1-го типа к 3-му. В контролльном древостое выживаемость совокупности наиболее развитых деревьев значительно ниже, чем в остальных древостоях, что обсуждалось выше.

Средняя величина типа развития кроны (рис. 3, г, д, е) в анализируемых совокупностях имеет тенденцию снижения, уменьшаясь в результате дифференциации деревьев и увеличиваясь в связи с усыханием их угнетенной части. Средняя категория состояния (рис. 3, ж, з, и) совокупностей исходно 1- и 2-го типов деревьев весьма стабильна, и различие между этими совокупностями сохраняется в течение длительного периода во всех вариантах опыта. Состояние совокупности деревьев с исходно наименее развитыми кронами, напротив, изменчиво, сочетаясь и с более низкой выживаемостью. Исключение составляет пр. пл. 4, где совокупность с исходным 3-м типом развития кроны не уступает по состоянию и меньше отстает по выживаемости от совокупности с исходно 2-м типом развития крон.

Выживаемость деревьев зависит не только от исходного типа развития их крон, но и от их исходного распределения по размерным показателям. При обсуждении данных табл. 2 мы указывали на наибольшую обосновленность типов развития крон по показателям диаметра ствола и кроны. На рис. 4 показаны распределения деревьев на пробных площадях по диаметру ствола для каждого типа развития кроны и отдельно – распределения части этих же деревьев, которая выживет за 20-летний период (без указания типа

КАПЛИНА, СЕЛОЧНИК

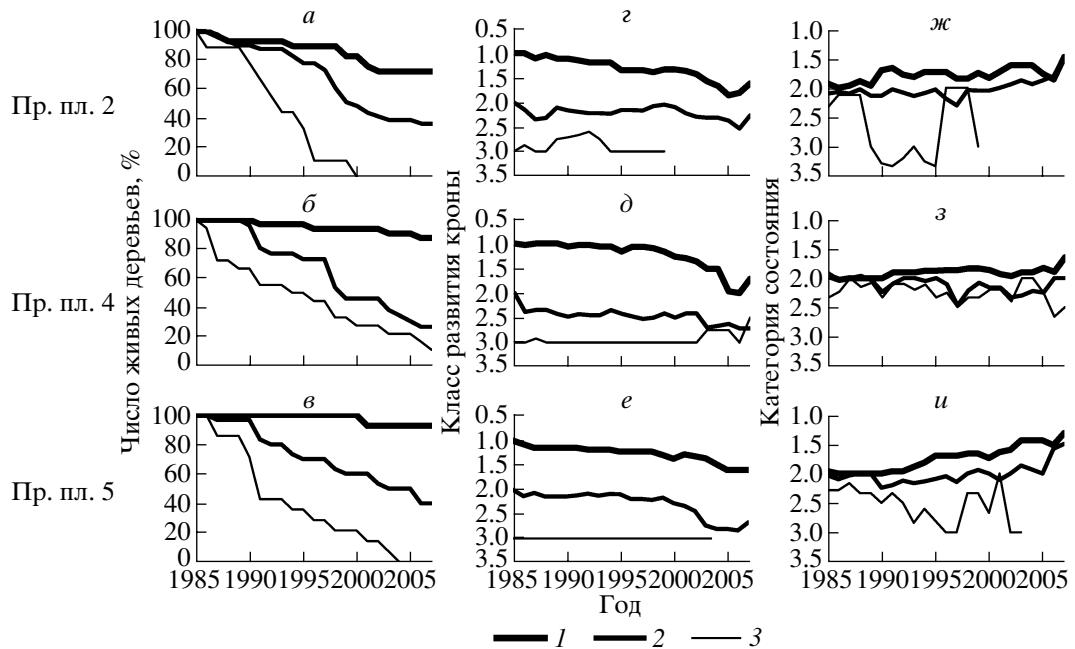


Рис. 3. Погодичная динамика выживаемости (*а, б, в*), средней величины типа развития кроны (*г, д, е*) и средней категории состояния (*ж, з, и*) деревьев дуба по исходным типам развития кроны, учтенным в 1985 г. Тип развития кроны: 1 – раскидистая, 2 – зонтиковидная, 3 – узокронная.

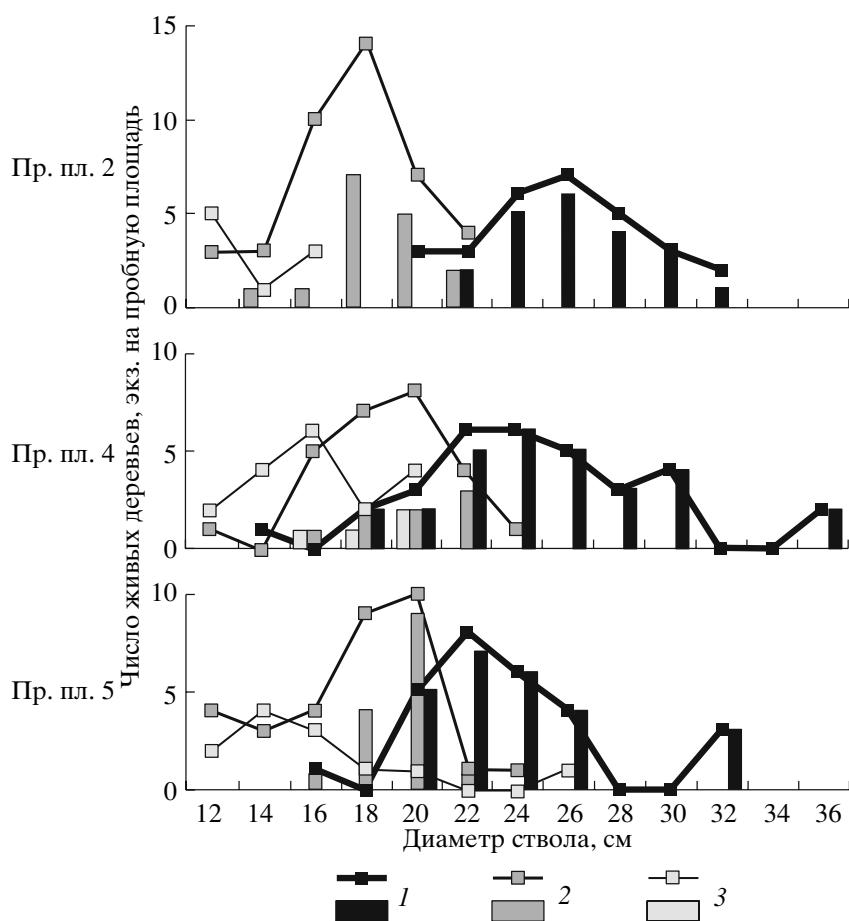


Рис. 4. Распределение по диаметру деревьев различных типов развития кроны по учету в 1985 г. и выживших из них за 20 лет. Тип развития кроны в 1985 г.: 1 – раскидистая, 2 – зонтиковидная, 3 – узокронная.

крон на конец периода наблюдений). Сходная картина наблюдается и при распределении деревьев по высоте и по диаметру крон. Из рис. 4 видно, что если для совокупностей с исходно более развитыми кронами (1- и 2-й типы) выживаемость зависит практически только от крупности дерева, то для совокупности исходно узкокронных деревьев выживаемость ничтожна, в том числе и деревьев со средним (для древостоя) диаметром ствола. Тот факт, что выживаемость деревьев в совокупности с исходно зонтиковидными кронами не ниже, чем с исходно раскидистыми при равных диаметрах ствола, позволяет рассматривать зонтиковидную форму как адаптационную. Вместе с тем имеется резкое снижение выживаемости исходно зонтиковидных деревьев от крупных степеней толщины к мелким, т.е. адаптация рассчитана на ограниченный срок, в течение которого может снизиться конкурентная напряженность в окружении дерева. По истечении этого срока состав деревьев со 2-м типом крон обновляется за счет рассмотренного выше прямого перехода деревьев. Жизнеспособность узкокронных деревьев, поддерживающаяся за счет запаса спящих почек ствола, "рассчитана" на еще меньший срок. Несколько отличается от общей картины на пр. пл. 4, где в исходно зонтиковидной и узкокронной совокупностях выживаемость сходная (при равных диаметрах ствола).

Исследования М.Г. Романовского с соавт. [16] отпада деревьев в период массового усыхания показали сохранение деревьями категории крупности ствола (которую авторы, исходя из корреляции диаметров ствола и кроны, обозначили как ширококронная, средняя, узкокронная). При этом наблюдался отпад деревьев в каждой категории, но преимущественно более тонких. Некоторые различия по структуре отпада, очевидно, связаны с различиями в их причинах: в нашем случае, как мы подчеркивали, ведущий фактор – конкурентные отношения, во втором случае – повреждение внешними факторами.

Можно заключить, что последующий рост и развитие деревьев в исследуемых нами средневозрастных дубравах в значительной степени предопределен развитием их крон, которое вносит существенные коррективы в судьбу деревьев одинаковой крупности. Следовательно, для прогноза состояния (жизненности) древостоя необходима оценка его структуры по развитию крон.

Выводы. 1. Предложена и апробирована классификация деревьев дуба, позволяющая по характерным морфологическим особенностям идентифицировать следующие типы развития крон: 1 – раскидистая, 2 – зонтиковидная, 3 – узкокронная.

2. Выделенные типы развития крон устойчиво различаются в многолетней динамике по средним размерным и качественным показателям дере-

вьев, их вкладу в структуру древостоя, частоте переходов крон из одного типа в другой и выживаемости деревьев.

3. Рубки ухода оказали положительное длительное воздействие на устойчивость древостоя: особенности их строения по развитию крон, как и различия типов крон по средним показателям, сохранились и через 30 лет после окончания уходов.

4. Классификация по типу развития кроны расширяет возможности существующих методов оценки состояния деревьев и древостоя в части прогнозирования.

5. Использование предложенной классификации в средневозрастных дубравах перспективно как при мониторинге, так и для прогноза устойчивости древостоя на основе даже однократных обследований.

Авторы выражают признательность сотрудникам лаборатории широколиственных лесов Института лесоведения РАН, принявшим участие в данной работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонова И.С., Тертерян Р.А. К вопросу о структурной организации кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Ботан. журн. 2002. Т. 85. № 1. С. 109–123.
2. Вакин А.Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 16. С. 50–109.
3. Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. 374 с.
4. Ильюшенко А.Ф. Динамика погодичного отпада дуба в снытево-осоковой дубраве Теллермановского лесничества и изменение таксационных показателей древостоя // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 56–60.
5. Ильюшенко А.Ф., Романовский М.Г. Формирование вторичной кроны дуба и ее роль в динамике состояния древостоя // Лесоведение. 2000. № 3. С. 65–72.
6. Каплина Н.Ф. Динамика прироста деревьев в нагорных антропогенных дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2006. № 4. С. 3–11.
7. Каплина Н.Ф., Лебков В.Ф. Прирост и продукция ветвей сосны (*Pinus sylvestris* L.) по периодам онтогенеза в сложных сосновых Подмосковья // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева. М.: Наука, 2006. С. 195–212.
8. Каплина Н.Ф., Жиренко Н.Г., Ильюшенко А.Ф. Погодичная динамика фитомассы и продукции средневозрастного древостоя дуба южной лесостепи: методические подходы и результаты (2009, в печати).
9. Кренке Н.П. Теория циклического старения и омоложения растений. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.
10. Лохматов Н.А. О перестройке крон дуба в очагах его усыхания от неблагоприятных условий // Лесо-

- водство и агролесомелиорация. 1981. Вып. 59. С. 21–25.
11. Лохматов Н.А. Развитие и возобновление степных лесных насаждений. Балаклея: Сим., 1999. 498 с.
 12. Молчанов А.А. Комплексные исследования в дубравах лесостепи // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970. С. 32–77.
 13. Молчанов А.А. Воздействие антропогенных факторов на лес. М.: Наука, 1978. 138 с.
 14. Молчанов А.Г. Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К°, 2007. 284 с.
 15. Осипов В.В. Усыхание дуба в разных условиях произрастания // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 54–56.
 16. Романовский М.Г., Ильюшенко А.Ф., Гопиус Ю.А. Исследования дифференциации деревьев на постоянных пробных площадях // Лесные стационарные исследования. Методы, результаты, перспективы. Матер. совещ. Москва, 18–20 сентября 2001 г. Тула, 2001. С. 483–485.
 17. Селочник Н.Н. К методике оценки состояния дубовых насаждений в лесостепной зоне РСФСР // Защита агролесомелиоративных насаждений и степных лесов от вредителей и болезней. Сб. науч. тр. Волгоград, 1987. Вып. 3 (92). С. 176–183.
 18. Селочник Н.Н. Лесопатологическое состояние дубрав лесостепи // Лесоведение. 1999. № 1. С. 60–67.
 19. Селочник Н.Н. Динамика фитопатологической ситуации в Теллермановском лесу (южная лесостепь европейской России) в период 1983–1999 гг. // Лесн. вестн. 2003. № 2. С. 54–59.
 20. Селочник Н.Н., Кондрашова Н.К. Общая оценка состояния насаждений по данным рекогносировочного и детального лесопатологических обследований // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 138–153.
 21. Селочник Н.Н., Ильюшенко А.Ф., Кондрашова Н.К. Мучнистая роса дуба и распределение ее в пологе насаждения // Лесоведение. 1994. № 4. С. 61–70.
 22. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
 23. Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ фитоценотических потенций некоторых древесных видов широколиственных лесов Европейской части СССР // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 3. С. 350–363.
 24. Смирнова О.В., Торопова Н.А. Общие представления популяционной биологии и экологии растений // Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 154–164.
 25. Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. 230 с.
 26. Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. Изд. 2-е. М.: Гослесбумиздат, 1952. 599 с.
 27. Уткина И.А., Рубцов В.В. Прорастание почек и регенеративное побегообразование у дуба после дефолиации насекомыми // Лесоведение. 1989. № 3. С. 46–54.
 28. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б. Морфологические и физиологические исследования короны деревьев (литературный обзор). М.: Мир Урании, 2000. 96 с.
 29. Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука, 2004. 340 с.
 30. Innes J.L. An assessment of the use of crown structure for the determination of the health of beech (*Fagus sylvatica*) // Forestry. 1998. V. 71. № 2. P. 113–130.
 31. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part II. Visual Assessment of Crown Condition. 2006. 69 p. // <http://www.icp-forests.org/Manual.htm>
 32. Redfern D.B., Boswell R.C. Assessment of crown condition in forest trees: comparison of methods, sources of variation and observer bias // Forest Ecology and Management. 2004. V. 188. P. 149–160.
 33. Roloff A. Crown morphology as a tool to determine tree vitality // L'arbre biologie et development. Actes du 2. Colloque international sur l'arbre, Montpellier 1–15 September 1990. Montpellier, 1991. P. 115–126.

Morphology of Crowns and *Quercus robur* State in Middle-Aged Forest-Steppe Plantations

N. F. Kaplina, N. N. Selochnik

A verified classification of trees by crown shape is proposed. The following types of crowns were distinguished: spreading, umbrella-like, narrow ones. In the long-term dynamics, these crown types differ in the mean characteristics (size and quality), their contribution to the stand, and survival of trees. The effect of cutting on the stands is preserved for 30 years after the thinning. The use of the classification proposed for the middle-aged oak forests is promising for both monitoring and forecast of stability of trees even on the basis of single observations.