

УДК 630*232 + 630*811

**ИЗМЕНЕНИЯ В СТРОЕНИИ ДРЕВЕСИНЫ СОСНЫ И ЕЛИ
НА АНАТОМИЧЕСКОМ УРОВНЕ В ДРЕВОСТОЯХ,
ПРОЙДЕННЫХ РУБКАМИ УХОДА И КОМПЛЕКСНЫМ УХОДОМ**© Д.А. Данилов¹, канд. с.-х. наукВ.Б. Скупченко², д-р биол. наук, проф.¹ГНУ Ленинградский НИИСХ «Белогорка» Россельхозакадемии, ул. Институтская, 1, д. Белогорка, Ленинградская обл., Россия, 188388; e-mail: stown200@mail.ru²С.-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, Институтский просп., 5, С.-Петербург, Россия, 194021; e-mail: vlask@vs16579.spb.edu

Различные типы и режимы ухода за лесом оказывают влияние на камбиальную деятельность ствола дерева, что приводит к изменению показателей анатомического строения древесины и ее базисной плотности. В чистых и смешанных хвойных древостоях эти изменения имеют различный характер. Анализ общего прироста древесины ствола дерева и ее анатомического строения у сосны и ели показывает различный механизм формирования базисной плотности древесины после рубок ухода и внесения удобрений. В зависимости от состава древостоя влияние макропоказателей строения древесины на ее плотность может существенно отличаться. Плотность древесины у сосны и ели коррелирует с разными показателями строения древесины. С увеличением доли поздней древесины в годичном приросте у обеих пород возрастает и плотность. Наиболее тесно изменения плотности связаны с изменениями площади поперечного сечения ствола и зоны поздней древесины обеих пород. Изменения на уровне строения клеток поздней и ранней древесины сосны и ели определяют ее плотность после ухода за лесом. У ели увеличение количества клеток поздней древесины влияет на рост плотности древесины в целом как после разреживания, так и при совместном внесении удобрений, у сосны увеличение толщины клеточных стенок и их размеров в поздней древесине годичного прироста после комплексного ухода приводит к повышению плотности древесины. После разреживания насаждения плотность древесины сосны уменьшается, так как происходит увеличение зоны ранней древесины в годичном приросте. В смешанных сосново-еловых насаждениях изменения плотности древесины зависят от доли участия породы. Таким образом, количественные показатели древостоя влияют на качественные параметры – плотность древесины. С увеличением доли сосны в составе смешанного хвойного древостоя после комплексного ухода плотность древесины у ели и сосны увеличивается.

Ключевые слова: сосновые, еловые, сосново-еловые древостои, лесоводственные уходы, площадь поперечного сечения, базисная плотность древесины, ширина годичных приростов, корреляционный анализ.

Многочисленные исследования показывают, что сезонное изменение внешних факторов (освещенность, фотопериод, водный дефицит, минеральное питание, температура) оказывает влияние как на количество клеток поздней древесины, так и на толщину их клеточных стенок. Изменяется и соотношение между числом, размерами и толщиной клеточной стенки клеток ксилемы [4, 5]. По мнению многих исследователей, характерной особенностью влияния удобрений на строение древесины является изменение соотношения ранней и поздней древесины [1–5, 8–10]. При этом отмечается, что если процент поздней древесины не изменяется, то сохраняется и плотность. После внесения удобрений плотность не уменьшается при сохранении доли поздней древесины.

Цель исследования – изучение воздействий ухода за лесом на происходящие количественные и качественные изменения в древесине, выявление взаимосвязей базисной плотности и анатомического строения древесины.

Объектами исследования были чистые сосновые и еловые насаждения, а также смешанные сосново-еловые древостои разных классов бонитета черничных типов леса, достигшие к настоящему времени возраста сплошной рубки. Постоянные пробные площади, заложенные в 1970–80-х гг. сотрудниками лаборатории лесоводства СПбНИИЛХа (бывший ЛенНИИЛХ) под руководством проф. С.Н. Сеннова, расположены на территории ОЛХ «Сиверский лес» в Ленинградской области. Во всех случаях выделялись контрольные, разреженные и удобренные варианты пробных площадей.

Характеристика постоянных пробных площадей (ППП)

Серия ППП-18:

секция 18-1 без ухода (контрольный участок): состав древостоя на начало опыта – 5,4С4Е10,2Б0,4Ос, в настоящее время – 5,2Е4,6С0,2Б0,2Ос;

секция 18-2 (объект комплексного ухода): состав древостоя на начало опыта – 5,4Е4,3С0,1Б0,2Ос, в настоящее время – 5Е04,7С0,1Б0,2Ос;

секция 18-3 (объект комплексного ухода): состав древостоя на начало опыта – 4,9С4,7Е0,4Ос+ед.Б, в настоящее время – 5С4,2Е7Е0,6Ос0,2Б.

После проходной рубки небольшой интенсивности (15 %) на ППП-18 вносили суперфосфат с помощью МВУ-1 в дозе 100 кг/га по действующему веществу (д. в.), а через 2 года вручную разбрасывали аммиачную селитру в дозе 150 кг/га азота по д. в.

Серия ППП-10:

секция 10-1 без ухода (контрольный участок): состав древостоя на начало опыта – 8Е1Б1Ос+С, в настоящее время – 7Е1С1Б1Ос;

секция 10-2 (объект рубки ухода): состав древостоя на начало опыта 10ЕедС,Б,Ос, в настоящее время – 10Е; двухкратная рубка в 1974 и 1983 гг.;

секция 10-3 (объект комплексного ухода): состав древостоя на начало опыта – 8Е01С1Б+Ос, в настоящее время – 10Е; двухкратная рубка в 1974 и 1983 гг. и трехкратное внесение удобрения (мочевина) в 1974, 1979, 1986 гг.

Почва: влажно-грубогумусная сильноподзолистая суглинистая на пылеватых покровных суглинках.

Серия ППП-6:

секция 6-3 без ухода (контрольный участок): состав древостоя в начале опыта – 10С ед.Б, в настоящее время – 10С;

секция 6-2 (объект рубки ухода): состав древостоя на начало опыта 10С ед.Б, в настоящее время – 10С; двухкратная рубка в 1971 и 1981 гг.;

секция 6-5 (объект комплексного ухода): состав древостоя на начало опыта 10С ед.Б, в настоящее время – 10С; рубка в 1971 г. и трехкратное внесение удобрений (мочевина) в 1972, 1977, 1982 гг.;

секция 6-6 (объект комплексного ухода): состав древостоя на начало опыта – 10С+ед. Б, в настоящее время – 10С; двукратная рубка в 1971 и 1981 гг. и двукратное внесение удобрения (мочевина) в 1972, 1982 гг.

Почва: грубогумусная сильноподзолистая железисто-иллювиальная песчаная на флювиогляциальных песчаных отложениях.

Методика исследования

На опытных объектах с помощью приростного бурава Преслера было отобрано на уровне груди по 6–8 кернов из представленных в насаждениях ступеней толщины стволов деревьев. Образцы исследовали на микрофотометрическом анализаторе слоистых структур с выводом рефлектограммы на диаграммную ленту самописца. Параметры рефлектограмм измеряли с помощью электронного штангельциркуля (точность измерений 0,01 мм). Размеры ранней и поздней древесины приводили к масштабу кернов. Подсчет количества клеток ранней и поздней древесины осуществляли с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9. Базисную плотность измеряли способом максимальной влажности на образцах древесины из каждой ступени толщины, отобранных на опытных объектах по всем секциям. Полученный материал обрабатывали методами математической статистики на 95 %-м доверительном уровне по критерию Стьюдента, применяли корреляционный анализ [7].

Результаты и обсуждение

Изменение количества клеток ранней и поздней древесины, а также толщина клеточных оболочек служат наглядным примером воздействия ухода на древостой. Вариация этих показателей влияет на плотность древесины. При этом могут быть следующие варианты в изменчивости размеров клеток и толщины их оболочек [9]:

- 1) при равных размерах клеток варьируют толщина их оболочек и размер полостей;
- 2) при равной толщине клеточных стенок варьируют размеры клеток и их полостей;
- 3) одновременно варьируют размер клеток и толщина их оболочек.

Вследствие этого разные комбинации параметров клеток древесины могут давать одинаковую плотность. С учетом этого проведен анализ отобранных образцов древесины сосны и ели, позволяющий делать выводы о влиянии рубок ухода и удобрений на количественные и качественные показатели древесины этих пород.

В чистом сосновом древостое на секции с рубками ухода (6-2) произошло увеличение средней ширины годичного кольца (рис. 1, а), количество

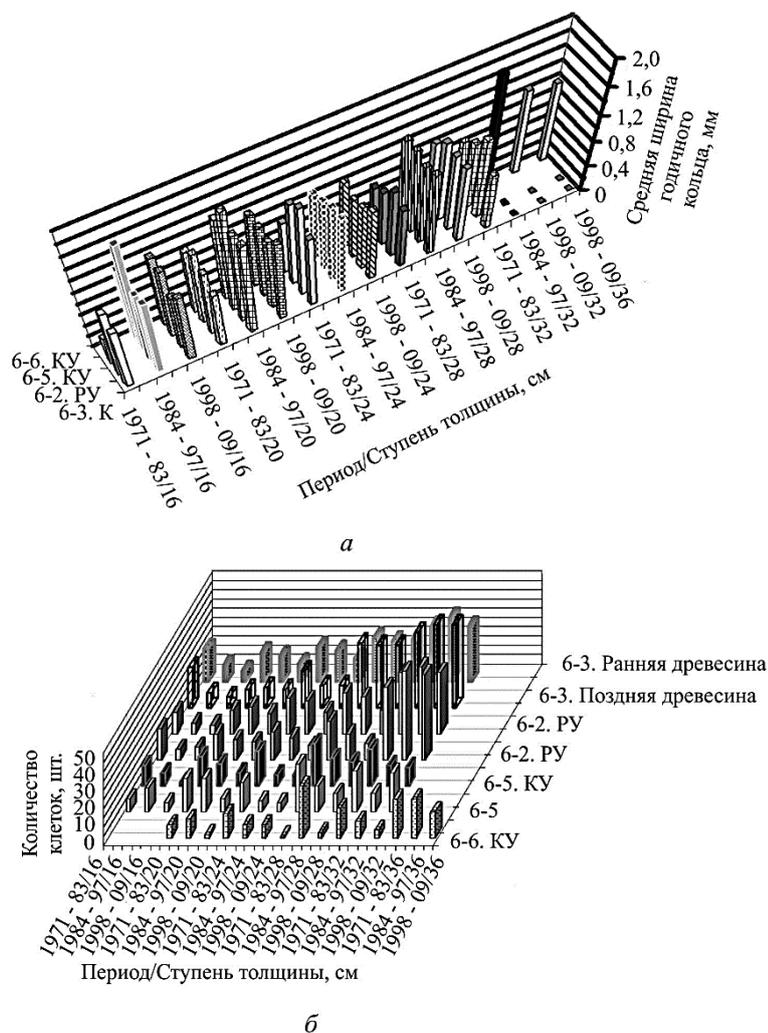


Рис. 1. Изменение средней ширины годичного кольца по ступеням толщины (а) и количества клеток ранней и поздней (б) древесины сосны на серии ППП-6 за период с 1971 г. по 2009 г. (КУ – комплексный)

тангенциальных слоев клеток ранней древесины в годичном кольце увеличилось, поздней – уменьшилось (рис. 1, б). Это привело к уменьшению базисной плотности древесины, если судить о древостое в целом. На секциях с комплексным уходом 6-5 и 6-6 произошло снижение средней ширины годичного кольца и количества слоев клеток ранней древесины (рис. 1, б), что сопровождалось формированием более плотной (по сравнению с контролем) древесины.

Деревья разных ступеней толщины по-разному прореагировали на разреживание и внесение удобрения. В ступенях 16...20 см количество слоев клеток поздней древесины уменьшилось незначительно, в ступенях 24...36 см произошло их значительное уменьшение по сравнению с

контролем и меньшими ступенями на секциях 6-5 и 6-6. Однако базисная плотность древесины на секции 6-6 выше, чем на 6-5, что можно связать с разным режимом ухода. На секции 6-5 древостой один раз разрежен и трижды внесено удобрение, на секции 6-6 древостой разрежен дважды и один раз удобрен. Поздняя древесина сформировалась из разных по строению клеток и эта разница заметна в сравнении с контролем. На секции 6-6 при меньшем количестве клетки имели большую толщину стенки и полостей, чем на секции 6-5 и контроле. Следовательно, можно предположить, что данный режим ухода позволяет получить более плотную древесину.

В сосняке зависимость базисной плотности от ширины годичного слоя небольшая на контроле и несколько возрастает после рубки ухода (табл. 1). На секции с комплексным уходом (6-6) корреляция плотности древесины и ширины годичного слоя также увеличилась, по-видимому, вследствие более сильного режима разреживания, на секции 6-5 зависимость незначительная и обратная. Вероятно, при данном режиме ухода базисная плотность больше зависит от толщины стенок клеток поздней древесины, поскольку корреляция доли поздней древесины с количеством поздних клеток также обратная и практически не прослеживается ($R = -0,1$). Это подтверждает, что режим ухода на секции 6-6 позволяет получить более плотную древесину.

В результате исследования базисной плотности хвойных древостоев стало очевидно, что этот важный показатель качества древесины зависит не только от какого-либо одного параметра строения древесины. Особенно это явно выражено для секций с уходами. Анализ литературных источников также подтверждает это наблюдение [1–5, 6–10]. Многие исследователи, изучавшие плотность древесины после воздействия лесохозяйственных мероприятий, в конечном итоге приходили к выводу, что ее изменения наиболее тесно коррелируют с несколькими показателями строения древесины. В связи с этим возник вопрос об отборе факторов, при учете которых будет просматриваться тесная взаимосвязь с базисной плотностью.

Используя аппарат коэффициента множественной корреляции, удалось выявить показатели строения древесины, оказывающие существенное влияние на ее плотность. Вычисленные множественные коэффициенты корреляции связи плотности древесины с изучаемыми показателями позволяют сделать вывод об их комплексном влиянии (табл. 1). Также просматривается влияние вида ухода. На контроле связь базисной плотности с шириной годичного слоя, площадью поперечного сечения и долей поздней древесины значительная и описывает половину зависимости. На объекте рубок ухода данная взаимосвязь описывает только треть уровня зависимости, что можно объяснить повышенной долей ранней древесины на этой секции.

Таблица 1

Множественные коэффициенты корреляции средней базисной плотности древесины сосны с ее структурными показателями *
на серии ШЩ-6 за период с 1971 г. по 2009 г.

Ступень толщины ствола, см	Секция 6-3. К		Секция 6-2. РУ		Секция 6-5. КУ		Секция 6-6. КУ	
	Базисная плотность древесины, кг/м ³	Ширина годового слоя древесины, мм						
16	502,3	1,12	519,4	1,26	568,4	0,49	700,3	—
20	542,6	1,32	539,2	1,33	471,6	1,71	649,9	1,47
24	524,1	1,41	513,1	1,41	674,5	1,41	717,3	1,16
28	542,1	1,14	509,3	1,17	504,9	1,05	547,1	1,04
32	526,8	1,11	522,1	1,35	539,8	1,34	547,1	1,11
36	—	—	—	—	—	—	558,5	1,14
Коэффициент корреляции	0,25		0,31		-0,15		0,31	
Ступень толщины ствола, см	Площадь, мм ² , поперечного сечения							
16	9 111,64	18 322,74	23 756,38	50 891,00	5341,75	10 378,52	—	общая
20	13 001,11	25 385,62	17 775,22	36 614,24	18 831,85	37 544,23	31 796,24	общая
24	17 954,12	33 135,21	18 662,55	37 180,26	18 831,85	37 544,23	24 546,12	61 602,75
28	19 145,93	36 567,91	12 736,15	25 236,67	17 385,91	34 019,60	16 021,33	45 502,22
32	23 225,80	46 365,06	9 652,54	19 209,91	25 630,58	49 811,72	17 890,13	33 075,03
36	—	—	—	—	—	—	17 890,13	33 135,21
Коэффициент корреляции**	0,45		0,12		-0,10		0,42	
Коэффициент корреляции***	-0,12		0,02		0,79		0,94	
Множествен- ный коэффи- циент корреляции****	0,52		0,32		0,15		0,49	
	0,49		0,34		0,16		0,74	

*Здесь и далее, в табл. 2-4, средняя ширина годовичного слоя, общая площадь поперечного сечения древесины ствола, площадь поперечного сечения поздней древесины.
 **Здесь и далее, в табл. 2, связь средней базисной плотности древесины с долей поздней древесины ствола и общей площадью поперечного сечения древесины.
 *** » связь средней ширины годовичного слоя с долей поздней древесины ствола и общей площадью поперечного сечения древесины.
 **** » связь базисной плотности древесины со средней шириной годовичного слоя, долей поздней древесины ствола и общей площадью сечения прироста древесины.

На объекте
комплексного ухода

(секция 6-5) корреляционная связь между этими показателями незначительная и, как отмечалось ранее, повышение плотности здесь происходит за счет увеличения количества клеток поздней древесины. На секции 6-6 связь между рассматриваемыми показателями значимая и наиболее тесная ($R = 0,49; 074$), показатель плотности древесины здесь самый высокий. Высокая степень корреляции ширины годовичного кольца и доли поздней древесины особенно заметна на объектах комплексного ухода в сосняках, т. е. комплексный уход способствует повышению качества сосновой древесины за счет увеличения содержания в ней клеток поздней древесины.

Изменения, происходящие в строении древесины в чистом ельнике под влиянием ухода, отличаются от тех, что наблюдаются в сосняках. Эти изменения носят более равномерный характер (рис. 2). Соотношение ранней и поздней древесины в годовичном кольце у ели сохраняется относительно стабильным (рис. 2, б). Изменения плотности древесины связаны с увеличением

числа образуемых клеток. На секциях с рубками ухода и комплексным уходом формируется более плотная древесина, чем на контроле.

Зависимость плотности древесины от ширины годичного слоя у деревьев ельника значимо обратная на контроле и в варианте комплексного ухода, на секции с рубками ухода – умеренная обратная (табл. 2). В отличие от сосняка

Рис. 2. Изменение средней ширины годичного кольца по ступеням толщины (а) и изменение количества клеток ранней и поздней (б) древесины ели на серии ППП-10 за период с 1974 г. по 2009 г. (см.

обозначения на рис. 1)

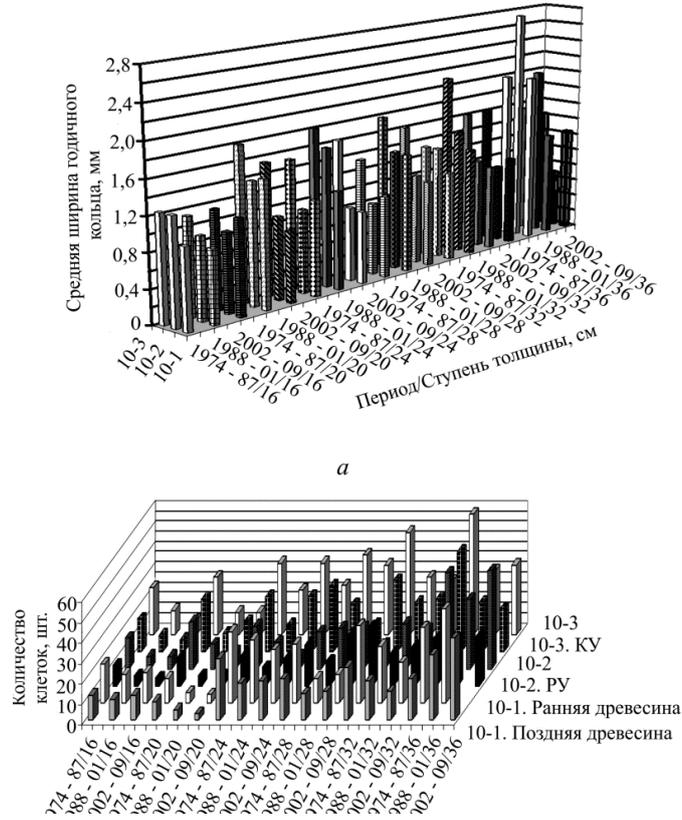


Таблица 2

Таблица 2. Изменение средней базисной плотности древесины ели с ее структурными показателями на серии ППП-10 за период с 1974 г. по 2009 г.

Толщина годичного слоя, мм	Секция 10-2, РУ		Секция 10-3, КУ	
	Базисная плотность древесины, кг/м ³	Ширина годичного слоя древесины, мм	Базисная плотность древесины, кг/м ³	Ширина годичного слоя древесины, мм
14	442,3	1,60	505,0	1,13
14	469,8	1,26	458,0	1,58
10	417,8	1,38	413,7	1,60
19	490,5	1,31	480,7	1,52
10	461,2	1,31	454,2	1,72
15	447,7	2,20	434,4	1,34
		-0,29		-0,54
Толщина годичного слоя, мм	Площадь, мм ² , поперечного сечения		Площадь, мм ² , поперечного сечения	
	общая	поздней древесины ствола	общая	поздней древесины ствола
16,86	31 086,70	14 802,85	18 353,92	10 199,39
11,52	27 134,65	14 209,06	542 757,90	290 476,20
3,01	36 295,65	15 353,12	38 864,48	20 067,69
6,53	43 479,35	18 965,09	49 995,60	25 736,82
15,26	63 184,91	29 667,41	52 266,96	26 287,91
8,05	86 292,47	37 460,00	70 744,07	32 682,54
11	-0,001	0,04	-0,04	-0,03
14	0,75	0,71	0,26	0,26
15	0,66	0,38	0,55	0,54

между данными показателями у ели также просматривается обратная зависимость по всем секциям. В удобренном древостое увеличение плотности древесины происходит за счет роста числа более толстостенных клеток в зоне поздней древесины. На секции с рубками ухода эта зависимость проявилась слабее. В неразрезанном ельнике от совместного влияния этих показателей на плотность древесины прослеживается более тесная множественная корреляционная связь, чем в сосняке. Эта зависимость характерна и для разреженного ельника, но она сильно ослаблена в варианте комплексного ухода. В отличие от сосняка в удобренном ельнике ширина годичного кольца слабо коррелирует с долей поздней древесины.

Соответственно, увеличивается и вариабельность соотношения между шириной годичного кольца и долей поздней древесины. У деревьев в сосняке видна обратная картина по отношению к ельнику. Для хвойных пород в варианте комплексного ухода наблюдается увеличение плотности древесины, но происходит это по-разному: у сосны в большей мере за счет увеличения толщины клеточных стенок, у ели в результате увеличения числа клеток поздней древесины. Это различие, проявляющееся на уровне структурных изменений в древесине, обусловлено разницей в биологии и стратегии роста сосны и ели. Сосна, как конкурентная порода, демонстрирует более жесткую детерминированность как внешней, так и внутренней структуры, проявляющейся на уровне древостоя (популяции) и отдельного дерева; ель, как толерантная порода, проявляет большую гибкость или пластичность своих структурных элементов.

В смешанном сосново-еловом древостое реакция ели на комплексный уход отличается от чистого ельника тем, что при увеличении средней ширины годичного кольца увеличивается количество тангенциальных слоев клеток поздней древесины в еще большей мере (рис. 3, 4). Плотность древесины ели по всем ступеням толщины на секциях с комплексным уходом выше, чем в чистом ельнике (табл. 3). Это вызвано, очевидно, более мелким размером полостей клеток поздней древесины при большем количестве тангенциальных слоев в приросте годичного кольца.

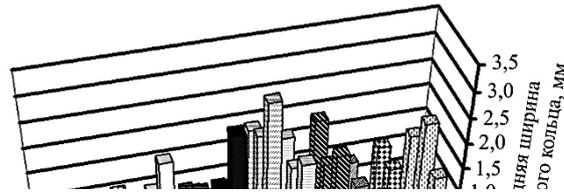
Конкурентные отношения между сосной и елью, проявляющиеся на ценолитическом уровне и выражающиеся в различной степени дифференциации деревьев обеих пород, на анатомическом уровне сопровождаются качественными изменениями древесины. Плотность древесины ели здесь выше, чем в чистом ельнике. При большем долевым участии ели в составе древостоя она имеет меньшую базисную плотность, чем при меньшем участии. На уровне структуры древесины это проявляется, по-видимому, в том, что в поздней древесине преобладают клетки с большими полостями, чем на секции, где ели меньше в составе. Иначе говоря, поздняя древесина здесь характеризуется большей пористостью. Изменение в строении клеток ели есть проявление ее пластичности в стратегии роста на клеточном уровне структуры древесины

в смешанном древостое. Сосна формирует позднюю древесину за счет утолщения стенок ограниченного количества клеток, ель – за счет увеличения активности деления камбиальных инициалей и количества клеток, в чем и проявляется гибкость ее стратегии роста. На объектах комплексного ухода теснота связи ширины годичного кольца и базисной плотности древесины зависит от долевого участия ели в составе сосново-елового древостоя. Связь ширины годичного слоя и базисной плотности древесины ели на секции 18-2, где ель преобладала в составе, обратная и более тесная, чем в чистом ельнике.

Таблица 3

Множественные коэффициенты корреляции средней базисной плотности древесины ели с ее структурными показателями* на серии ПШП-18 за период с 1980 г. по 2010 г.

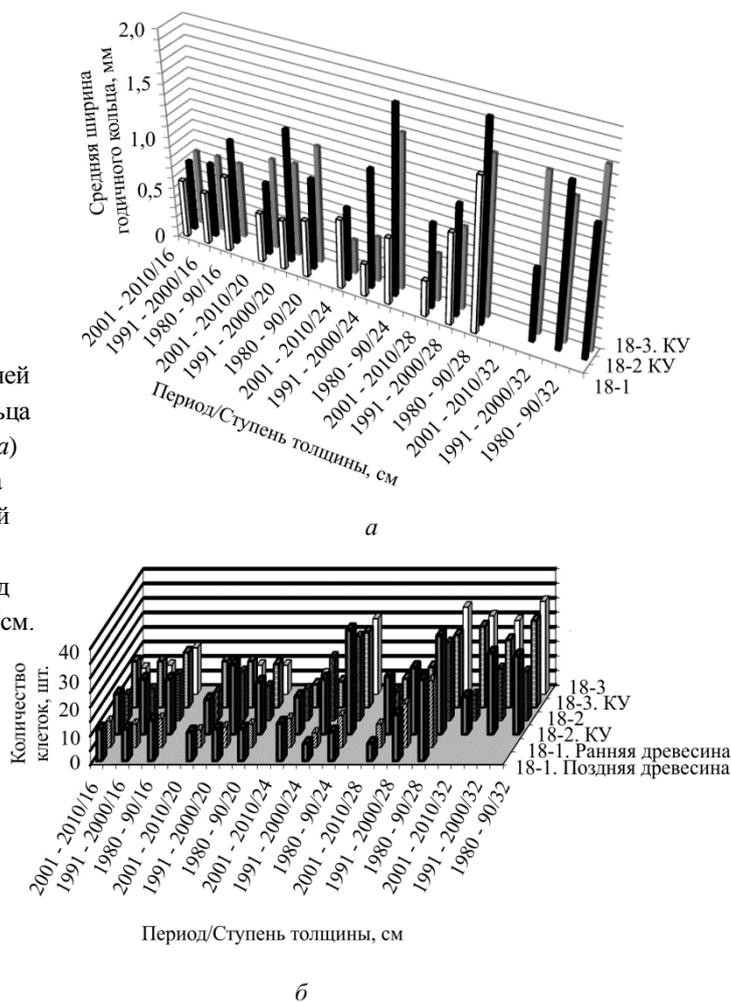
Ступень толщины ствола, см	Секция 18-1		Секция 18-2		Секция 18-3	
	Ширина годичного слоя древесины, мм	Базисная плотность древесины, кг/м ³	Ширина годичного слоя древесины, мм	Базисная плотность древесины, кг/м ³	Ширина годичного слоя древесины, мм	Базисная плотность древесины, кг/м ³
16	1,10	486,7	0,34	513,3	0,69	429,0
20	1,20	498,4	1,33	498,3	0,79	571,5
24	1,81	478,0	1,73	447,0	1,25	614,6
28	1,32	478,0	1,86	506,6	1,46	501,3
32	–	–	1,93	506,6	1,58	517,9
Коэффициент корреляции	–0,60		–0,50		0,34	
Ступень толщины ствола, см	Площадь, мм ² , поперечного сечения				общая	коэффициент корреляции
	общая	поздней древесины ствола	общая	поздней древесины ствола		
16	17 007,74	4 850,61	11 062,48	3 815,45	12 288,91	4 809,86
20	16 463,80	3 309,22	29 269,29	6 790,48	17 651,90	48 525,1
24	46 847,11	86 760,86	45 737,87	11 173,76	45 651,91	15 129,04
28	49 600,50	12 800,85	69 201,63	18 878,21	50 044,40	15 333,61
32	–	–	–	–	56 255,02	16 021,43
Коэффициент корреляции**	–0,83	–0,83	–0,23	–0,13	0,32	0,53
Коэффициент корреляции***	0,72	0,98	0,91	0,84	0,99	–0,26
Множественный коэффициент корреляции****	0,83	0,99	0,90	0,74	0,37	0,72



*См. табл. 1.
 **Здесь и далее, в табл. 4, связь средней базисной плотности древесины с площадью поперечного сечения поздней древесины ствола и общей площадью поперечного сечения древесины ствола.
 *** » » » связь средней ширины годичного слоя с площадью поперечного сечения поздней древесины ствола и общей площадью поперечного сечения древесины ствола.
 **** » » » связь средней базисной плотности древесины со средней шириной годичного слоя, площадью поперечного сечения поздней древесины ствола и общей площадью поперечного сечения древесины ствола.

Рис. 3. Изменение средней толщины (а) и изменения базисной плотности (б) древесины ели на серии ПШП-18 за период с 1980 г. по 2010 г.

Рис. 4. Изменение средней ширины годичного кольца по ступеням толщины (а) и изменение количества клеток ранней и поздней (б) древесины сосны на серии ППП-18 за период с 1980 г. по 2010 г. (см.



На секции 18-3, где доля ели меньше, данная зависимость положительная и умеренная. Увеличение плотности древесины ели на секции 18-3 по сравнению с секцией, где она преобладает, может служить показателем специфики конкурентных межвидовых взаимоотношений в древостое. Оказываясь в подчиненном положении и в состоянии невозможности реализовать дополнительные ресурсы в приросте, ель на уровне камбиальной активности трансформирует нереализованный дополнительный прирост в повышение плотности древесины, т. е. дополнительный прирост здесь реализуется не столько в увеличении объема древесины за счет изменения числа клеток, сколько в увеличении ее массы в результате усиления роста оболочек клеток. Представленные данные (табл. 3) показывают тесную взаимосвязь между шириной годичного кольца ели, долей поздней древесины и площадью поперечного сечения ствола дерева на контроле. Совокупность этих показателей определяет плотность древесины на секциях, не затронутых уходами ($R = 0,83; 0,99$). После комплексного ухода в смешанном насаждении с преобладанием ели в составе (секция 18-2) эта зависимость сохраняется.

Таким образом, в смешанном сосново-еловом древостое реакция ели на комплексный уход зависит от ее долевого участия в составе древостоя или степени подчиненности сосне как доминирующей конкурентной породе. Если ели в составе меньше, чем сосны, то происходит более заметное повышение плотности ее древесины, что можно рассматривать как ростовую реакцию на конкурентное давление со стороны сосны. Но связь между показателями радиального прироста и плотностью древесины здесь проявляется слабее, чем на контроле и в варианте с преобладанием ели в составе.

В сосновой части смешанного древостоя после комплексного ухода увеличилась средняя ширина годичного кольца. При этом возросло и количество клеток поздней древесины, но базисная плотность древесины сосны не повысилась (рис. 4, табл. 4). Связано это с активным нарастанием клеток ранней древесины, что и наблюдалось в процессе всего опыта. Конкурируя с елью за дополнительные ресурсы питания, сосна реализует таким путем присущую ей стратегию роста.

Внесенное удобрение не сглаживает конкурентных отношений между обеими популяциями, а скорее обостряет их. Сосна, как конкурентная порода, перехватывает у ели дополнительные ресурсы питания, и для этого ей необходимо развивать транспортную систему, что сопровождается активным формированием клеток ранней древесины путем активизации процесса пролиферации камбиальных инициальных клеток ксилемы. Количество клеток ранней древесины в годичном приросте больше на секции 18-2, где сосны меньше в составе, а клеток поздней древесины хоть и больше по сравнению с контролем, но они, вероятно, имеют более крупные полости и тонкие клеточные оболочки. По этой причине обнаружена меньшая базисная плотность древесины сосны по всем ступеням толщины и по секции в целом.

На секции 18-3, где сосна преобладает в составе, показатель плотности древесины меньше, чем на контроле (секция 18-1), но выше, чем на 18-2. Количество клеток ранней и, вероятно, тонкостенных клеток поздней древесины здесь также увеличено по сравнению с контролем.

Характер изменений в анатомическом строении древесины ели и сосны в смешанном

МОЖНО
малой
КГ Д.
В
на
слоя
18-2,
В
концу
с елью
4).

Таблица 4

Множественные коэффициенты корреляции средней базисной плотности древесины сосны с ее структурными показателями на серии ППП-18 за период с 1980 г. по 2010 г.

Ступень толщины ствола, см	Секция 18-1. К		Секция 18-2. РУ		Секция 18-3. КУ	
	Ширина годичного слоя древесины, мм	Базисная плотность древесины, кг/м ³	Ширина годичного слоя древесины, мм	Базисная плотность древесины, кг/м ³	Ширина годичного слоя древесины, мм	Базисная плотность древесины, кг/м ³
16	0,75	557,1	1,52	564,8	1,20	507,4
20	0,74	525,0	1,22	514,4	0,79	519,4
24	0,65	527,2	1,32	506,4	0,92	542,1
28	1,17	529,9	1,41	478,4	1,12	555,4
32	1,11	534,8	1,42	516,0	1,66	504,0
Коэффициент корреляции	-0,10		0,46		-0,18	
Ступень толщины ствола, см	Площадь, мм ² , поперечного сечения		Площадь, мм ² , поперечного сечения		Площадь, мм ² , поперечного сечения	
	общая	поздней древесины ствола	общая	поздней древесины ствола	общая	поздней древесины ствола
16	12 998,47	5 979,30	16 533,19	7 843,35	14 036,82	6 611,34
20	16 463,80	7 841,71	26 989,41	11 915,83	23 724,60	1 050,53
24	17 524,55	6 589,23	33 544,97	13 548,81	23 999,37	9 009,64
28	36 438,35	14 294,77	41 522,78	19 810,52	34 789,01	12 980,15
32	-	-	-	-	59 080,00	23 632,00
Коэффициент корреляции	-0,39		-0,98		-0,17	
Коэффициент корреляции	0,94		-0,32		0,77	
Множествен- ный коэффи- циент корреляции	0,87		0,89		0,20	
					0,20	

насаждении отличен от чистых древостоев. В некоторой степени это объяснить и другим режимом ухода за смешанным древостоем: интенсивностью рубки, предварительным внесением фосфорного удобрения и только затем азотного. Отмечается сходная тенденция при внесении фосфорных и азотных удобрений (N150 в., P100 кг д. в.), описываемая работами других исследователей, в изменениях анатомии древесины сосновых древостоев таежной зоны фоне увеличения прироста древесины [6, 10, 11]. Теснота связи плотности древесины с показателями средней ширины годичного имеет существенный уровень только на секции где в составе первоначально преобладала ель, но к опыту сосна сравнялась в составе древостоя (табл.

Плотность древесины сосны на секции 18-2 меньше, чем на секции 18-3, но корреляция выше; на секции 18-3 теснота связи ширины годичного слоя и плотности древесины небольшая ($R = 0,18$). На секции 18-2 лучше развита ранняя древесина, на 18-3 – поздняя. Стоит отметить, что связь плотности древесины с площадью сечения поздней древесины ствола на секции 18-2 значимая ($R = -0,95$). На контроле связь с шириной годичного кольца практически минимальна.

Плотность древесины сосны на контроле зависит не только от доли поздней древесины ($R = -0,37$), но и от комплекса структурных показателей анатомического строения древесины (табл. 4). При рассмотрении полученных результатов установлена тесная корреляционная связь базисной плотности древесины на контроле с площадью поперечного сечения ксилемы ствола дерева, площадью сечения поздней древесины ствола, а также средней шириной годичного слоя, как и на других контрольных пробных площадях хвойных насаждений. После комплексного ухода взаимосвязь остается высокой на секции 18-2, а на 18-3, где преобладает сосна, теснота связи с этими показателями незначительная. Как отмечалось выше, плотность древесины зависит не только от соотношения доли ранней и поздней древесины, но и от изменений, происходящих на уровне строения размера клеточной оболочки в результате комплексного ухода.

Необходимо отметить, что при исследовании корреляции базисной плотности с шириной годичного кольца, площадью поперечного сечения ксилемы ствола дерева, площадью сечения

поздней древесины ствола в зависимости от породы, состава древостоя и вида воздействия уходов взаимосвязь проявляется по-разному.

У сосны в чистом древостое множественная корреляция с этими показателями объясняет изменения базисной плотности древесины на контрольной секции на уровне 51 %, на секции с рубками ухода – только 37 %. Это указывает на то, что в строении древесины годичных колец преобладают клетки ранней древесины, которые оказывают влияние на базисную плотность сосновой древесины. На секции с комплексным уходом 6-6 корреляция плотности древесины с площадью сечения поздней древесины ствола и общей площадью поперечного сечения древесины ствола близка к уровню функциональной зависимости от этих показателей. Это служит проявлением реакции древостоя на увеличившийся объемный прирост, вследствие дополнительного питания в виде удобрений и, как следствие, необходимости развивать транспортную систему и механические функции ствола. Секция 6-5 показала слабую связь с этими показателями, что указывает на изменение плотности древесины, по-видимому, на уровне изменений, происходящих в строении клеток поздней древесины.

В смешанном сосново-еловом древостое базисная плотность древесины на контроле и секции с равным количеством сосны и ели в составе зависит в большей мере от этих же показателей. Секция 18-3 с преобладанием сосны показала незначительную зависимость плотности древесины от них. Взаимосвязи в смешанном древостое находятся под конкурентным давлением еловой части, и плотность древесины сосны при ее преобладании в составе тесно зависит от прироста по площади сечения древесины.

У ели в чистом древостое базисная плотность древесины находится в тесной взаимосвязи с шириной годичного кольца и долей поздней древесины как на контроле, так и на комплексном уходе. На секции с рубками ухода более тесная взаимосвязь с показателем площади поперечного сечения стволов. В смешанном древостое у ели прослеживается аналогичная степень взаимосвязи на секциях с комплексным уходом. На контроле базисная плотность находится практически в функциональной зависимости от общей площади поперечного сечения древесины ствола и площади сечения поздней древесины ствола. Проявление таких зависимостей для ели служит показателем более равномерных реакций в росте древостоя, происходящих после уходов. Сосна более активно проявляет свою активную стратегию роста, и ее плотность может изменяться в зависимости от разных показателей строения древесины. Таким образом, изменения плотности древесины сосны и ели могут зависеть как от системного действия нескольких структурных показателей строения древесины, так и от одного из них.

Выводы

Степень ухода и состав древостоя на уровне строения ценоза по-разному оказывают влияние на характер и взаимосвязь базисной плотности с показателями строения древесины. После рубок ухода в сосновом древостое плотность древесины понизилась, а в еловом возросла относительно контрольных секций без рубок.

Комплексный уход в хвойных древостоях увеличивает среднюю ширину годичного кольца с одновременным ростом показателей плотности древесины. Зависимость плотности древесины от количества тангенциальных слоев клеток в зоне поздней древесины имеет положительную тенденцию. В исследуемых чистых древостоях эта зависимость выражена более ярко, чем в смешанных.

Рассчитанные множественные коэффициенты корреляции плотности древесины со средней шириной годичного кольца, площадью сечения поздней древесины ствола и общей площадью поперечного сечения древесины ствола (по абсолютной полноте) показывают, что теснота взаимосвязей у нее с этими показателями высокая.

В смешанном древостое взаимосвязь базисной плотности древесины с макроструктурными показателями – распределением деревьев по ступеням толщины, проявляется в большей мере там, где доля сосны была меньше.

Стратегии роста хвойных пород, в зависимости от степени ухода и напряженности межвидовой конкуренции, по-разному влияют на базисную плотность древесины, что необходимо учитывать при целевом выращивании хвойных древостоев, назначая режим ухода за лесом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонов А.М., Коновалов Д.Ю., Чалых Д.Е., Корчагов С.А. О взаимосвязи влияния топографии анатомических элементов на показатели плотности и прочности древесины // Изв. СПбГЛТА. 2010. № 190. С. 25–34.
2. Бабич Н.А., Мелехов В.И., Антонов А.М., Коновалов Д.Ю., Корчагов С.А., Чалых Д.Е. Влияние изменчивости анатомических элементов на плотность и прочность древесины сосны в культурах // Современные проблемы теории и практики лесного хозяйства: сб. статей Всерос. науч.-практ. конф. Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. С. 188–192.
3. Бахвалов Ю.М. Влияние минеральных удобрений на анатомическое строение древесины ели // Материалы годичной сессии по итогам работ за 1977 г. Архангельск: АИЛиЛХ, 1978. С. 55–57.
4. Ваганов Е.А., Круглов В.Б., Васильев В.Г. Дендрохронология: учеб. пособ. Красноярск: СФУ, 2008. 120 с.
5. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
6. Гелес И.С., Шубин В.И. Влияние удобрений на рост сосновых молодняков, свойства древесины сосны и получаемых из нее целлюлоз // Отходы окорки и некоторые направления их комплексного использования. Петрозаводск: Ин-т леса Кар. филиал АН СССР, 1984. С. 127–144.
7. Дворецкий М.Л. Пособие по вариационной статистике. М.: Лесн. пром-ть, 1971. 103 с.
8. Корчагов С.А. Повышение качественной продуктивности насаждений на лесоводственной основе: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Архангельск, 2010. 42 с.
9. Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 59 с.
10. Степаненко И.И. Лесоводственные основы целевого выращивания сосновых насаждений в подзоне южной тайги европейской части России: автореф. дисс. ... д-ра с.-х. наук. Архангельск, 2009. 44 с.
11. Tuula Jyske. The effects of thinning and fertilisation on wood and tracheid properties of Norway spruce (*Picea abies*) – the results of long-term experiments. Department of Forest Resource Management, Faculty of Agriculture and Forestry University of Helsinki, Academic dissertation, 2008. 59 p.

Поступила 11.03.14