

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Г. Ф. ХИЛЬМИ

**ВЛИЯНИЕ ТОЛЩИНЫ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ НА ЧИСЛЕННОСТЬ
ВСХОДОВ СОСНЫ И ЕЛИ И НА КОНКУРЕНТНЫЕ
ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ НИМИ**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 8 I 1954)

Лесоводами давно замечено и неоднократно отмечалось в литературе, что плотность всходов некоторых древесных пород (количество проростков на единице площади) существенно зависит от толщины мертвой лесной подстилки. В общих чертах эта зависимость очень проста: чем толще подстилка, тем меньше, при прочих равных условиях, численность всходов. Однако такая формулировка закономерности слишком общая и не может удовлетворить требования практики.

Для количественного анализа интересующего нас явления необходимо обратиться к детальному строению лесной подстилки, к учету ее неоднородной структуры. Вполне определенное указание на неоднородное строение лесной подстилки содержится в работе Г. Н. Высоцкого (1). Он пишет: «при наличии толстого (до 6 см) сложившегося мертвого покрова последний, будучи высохшим, не промачивается сразу на всю толщину, а в нем образуются трещины, по которым вода проникает в почву лишь местами. Если осенью снять такой покров, мы увидим на обнаженной почве густую сеть темных пятен и разветвленных полос влажных мест, в которых влага проникла в почву, а между ними более светлые промежутки сухой почвы, над которой и мертвый покров в своей нижней части оставался еще сухим».

Лесная подстилка, несомненно, неоднородна. На всяком горизонте (глубине) встречаются места рыхлого строения и плотные места. Когда на поверхности подстилки прорастают семена, то корешки развивающихся проростков проникают вниз и достигают почвы, если они не встретят на своем пути какого-нибудь местного уплотнения, представляющего для них непреодолимое препятствие. В тех случаях, когда углубляющиеся корешки встречают местное уплотнение подстилки, которое они не могут преодолеть или обойти, молодое растение как бы повисает в подстилке и погибает. Поэтому только часть проросших семян может достигнуть стадии укоренившихся проростков.

При любом числе проросших на поверхности подстилки семян, приходящихся на единицу площади, но при условии равномерного покрытия ими данной территории, одна и та же доля проростков достигает той стадии развития, при которой их корневые системы достигнут глубины x . Численно эта доля равна отношению той части территории, которая проницаема для развивающихся корешков до глубины x , ко всей площади территории.

Пусть γ_0 — плотность (число на единице площади) семян, проросших на поверхности подстилки, γ — число проростков, корневые

системы которых достигли глубины x , а $f(x)$ — доля таких проростков. Тогда

$$v = v_0 f(x), \quad (1)$$

где $f(x)$ — пока неизвестная и подлежащая определению функция. Логарифмируя это равенство, получим

$$\lg v = \lg v_0 + \lg f(x),$$

а затем дифференцированием найдем

$$\frac{dv}{v} = \frac{f'(x)}{f(x)} dx.$$

Это равенство имеет простой и ясный смысл. Величина dv равна изменению числа проростков за промежуток времени, в течение которого корневые системы опустились с глубины x до глубины $x + dx$. Поэтому dv/v — это доля тех проростков, корневые системы которых, достигнув глубины x , не смогли пробиться через слой толщины dx и достигнуть глубины $x + dx$. Если подстилка однородна, т. е. на всех глубинах имеет одно и то же строение, то dv/v зависит только от толщины слоя dx , но не зависит от глубины x его залегания. Поэтому в рассматриваемом случае правая часть последнего равенства не зависит от x , т. е.

$$\frac{f'(x)}{f(x)} = \text{постоянному числу.}$$

Но так как v убывает с глубиной и, следовательно, $dv/v < 0$, то это постоянное число должно быть отри-

цательным; обозначим его через $-k$, где $k > 0$. Тогда

$$\frac{f'(x)}{f(x)} = -k$$

или, после интегрирования,

$$f(x) = Ce^{-kx},$$

где C — постоянная интегриации.

Подставив полученное выражение для $f(x)$ в уравнение (1), получим

$$v = Cv_0 e^{-kx}.$$

Нам остается определить C . Из условия $v = v_0$ при $x = 0$ находим, что $C = 1$ и, следовательно,

$$v = v_0 e^{-kx}.$$

Наконец, полагая x равным толщине подстилки h , найдем, что число укоренившихся проростков (отнесенное к единице площади) равно

$$v = v_0 e^{-kh}. \quad (2)$$

Это и есть наша окончательная формула.

Теперь посмотрим, в какой мере полученная формула отражает фактически наблюдаемую в природе зависимость густоты всходов от толщи-

ны подстилки. Первые данные по этому вопросу, опубликованные Г. Ф. Морозовым (2), получены его учеником А. К. Новаком и относятся к сосне. Однако Г. Ф. Морозов указывает, что данные А. К. Новака не отвечают требованию однородного строения подстилки при разной ее толщине. Поэтому они не пригодны для проверки нашей формулы.

Но мы можем воспользоваться данными для сосны и ели, опубликованными А. А. Молчановым (3), которые оказались достаточно точными и однородными.

По этим данным мы вычислили для сосны и ели значения v_0 и k , пользуясь обычными методами определения эмпирических параметров (изложение этих методов читатель может найти в книге К. А. Семендяева (4)).

Располагая значениями v_0 и k , мы можем теперь по формуле (2) вычислить для сосны и ели значения v для разных значений h и сравнить вычисленные данные с фактическими. Результаты этих вычислений содержатся в табл. 3.

Просмотр табл. 3 дает основания для вывода, что формула (2) способна с удовлетворительной степенью точности отражать количественные закономерности рассматриваемых нами явлений.

Из формулы (2) ясно, что чем больше значение k , тем быстрее идет убыль численности укоренившихся всходов с увеличением толщины подстилки. Из табл. 2 мы видим, что значение k для сосны в два раза

Таблица 2

Значения v_0 и k для сосны и ели

Порода	v_0	k
Сосна	27970	0,7598
Ель	36990	0,3792

Таблица 3

Сопоставление фактической и вычисленной численности всходов сосны и ели в зависимости от толщины подстилки

Толщина подстилки в см	Сосна		Ель	
	$v_{\text{факт.}}$	$v_{\text{выч.}}$	$v_{\text{факт.}}$	$v_{\text{выч.}}$
1	13900	13080	22670	25320
2	5900	6121	18670	17330
3	2250	2863	13000	11860
4	1850	1339	7350	8115
5	750	626	3660	5554
6	220	293	5100	3801
7	77	137	4810	2601
8	50	64	2200	1780

больше, чем для ели. Следовательно, для сосны подстилка является значительно большим препятствием для самовозобновления, нежели для ели. Это обстоятельство, повидимому, имеет большое значение в конкурентных отношениях сосны и ели. Мы должны, таким образом, сделать вывод, что не только существенно большая теневыносливость ели, нежели сосны, но и способность всходов ели лучше преодолевать сопротивление лесной подстилки дает ели конкурентные преимущества перед сосной.

Далее следует отметить, что значение k в разных условиях будет разным, например в случае рыхлой подстилки без признаков плесени и в случае более плотной, с ясно выраженной плесенью.

В заключение заметим, что в цитированной выше работе А. А. Молчанова приведены также данные для лиственницы, березы и осины. Однако для этих пород получены слишком короткие ряды чисел, недостаточные

для количественного анализа и исключают возможность уверенного определения v_0 и k . Поэтому рассмотрение других пород, кроме сосны и ели, мы вынуждены оставить в стороне впредь до появления в научной литературе более полных и точных данных для них.

Мы должны, таким образом, считать, что рассмотренный нами вопрос несколько освещен пока лишь только для основных хвойных пород — сосны и ели.

Поступило
18 XII 1953

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. Н. Высоцкий, Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство, М., 1950, стр. 45. ² Г. Ф. Морозов, Учение о лесе, М., 1949, стр. 281 и 282. ³ А. А. Молчанов, Агробиология, № 4, 104 (1946). ⁴ К. А. Семендяев, Эмпирические формулы, 1933.