



М.А. Проскуряков

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА  
ГОРНЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР  
ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

М. А. ПРОСКУРЯКОВ

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ  
СТРУКТУРА ГОРНЫХ  
ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ



Издательство «НАУКА» Казахской ССР

АЛМА-АТА · 1983

**Проскуряков М. А.** Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. — Алма-Ата: Наука, 1983. — 216 с.

В монографии на примере лесов Тянь-Шаня и Рудного Алтая дано решение задачи моделирования и прогноза норм естественной заселенности горных склонов лесообразующими породами; решена задача количественного анализа парцеллярной дискретности древостоев. Обоснована новая единица горизонтального сложения древостоев — элементарная группа деревьев. Рассмотрена роль элементарных групп в лесу и их лесоводственное значение. В целом материал монографии дает научную основу для дифференцированного решения исследовательских и прикладных задач с учетом природного разнообразия горизонтального сложения горных лесов.

Работа рассчитана на геоботаников, биогеоценологов, лесоводов, географов, а также на работников лесохозяйственных предприятий и лесных хозяйств.

Библиогр. 342 назв. Ил. 67. Табл. 44.

Ответственный редактор

член-корреспондент АН КазССР

**И. О. БАЙТУЛИН**

Рецензент

академик АН КазССР **Б. А. БЫКОВ**

П 40502—147  
407(05)—83 92.83.3903000000

© Издательство «Наука» Казахской ССР, 1983.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Важность проблемы горизонтальной структуры лесов доказывается всем накопленным опытом ее разработки в равнинных условиях. Здесь исследования биогрупп деревьев, лесных синузий, микрогруппировок, микрофитоценозов, биогеоценологических парцелл, ценочеек и других единиц структуры позволили углубить знания закономерностей биологической устойчивости леса, усовершенствовать методику научных исследований и повысить эффективность методов лесной таксации, учета и оценки естественного возобновления лесов, разработать теорию и методы рубок ухода по биогруппам и рубок главного пользования, поддерживающих биологическую устойчивость лесов, обосновать более эффективное, чем рядовое, групповое размещение деревьев в лесных культурах.

В отличие от равнинных, горизонтальная структура горных лесов имеет свою специфику. В горных лесах насаждения нередко имеют парковый облик. Обилие главной лесобразующей породы в них варьирует в широком диапазоне. По причинам экологического характера оказываются сближенными биогеоценозы, столь же резко отличающиеся горизонтальной структурой, как и их равнинные аналоги, отстоящие на тысячи километров друг от друга. Отсюда возникает необходимость дифференцировать решение исследовательских и прикладных задач с учетом специфики природного разнообразия, в первую очередь горизонтальной структуры горных древостоев как основной эдифицирующей части этих биогеоценозов. Поэтому целью данных исследований ставилось разработать научную и методическую основу количественного анализа горизонтальной структуры горных древостоев.

Необходимо было решить ряд задач экологического и ценологического плана: 1) установить закономерности природной изменчивости обилия лесобразующих пород в насаждениях; 2) выяснить тип распределения деревьев в насаждениях и

причины, его обуславливающие; 3) решить задачу количественного анализа дискретности древостоев на уровне биогеоэкологических парцелл; 4) выделить основную единицу горизонтальной структуры горных древостоев и выяснить ее лесоводственное значение.

Исследования проводились в относительно разновозрастных темнохвойных лесах Восточного, Северного и Центрального Тянь-Шаня, ксерофитных арчевых лесах Западного Тянь-Шаня и темнохвойных лесах Рудного Алтая. Основными объектами изучения являлись ценопопуляции хвойных лесобразующих пород. В работе широко использован метод ординации. Это связано как со спецификой объектов, так и с тем, что данный этап изучения только еще предшествует созданию лесотипологических классификаций, учитывающих горизонтальную структуру древостоев.

**ПРОБЛЕМА ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ  
СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЕВ.  
РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

**Значение проблемы**

Интерес к горизонтальной структуре древостоев в отечественной науке о лесе вначале был связан с решением задач лесовосстановления. Поскольку цель данного исследования — изучение естественных закономерностей формирования структуры лесов, мы не будем детально останавливаться на особенностях создания лесных культур с регулярным размещением деревьев, достаточно широко освещенных в литературе (Мартынов, 1977; Миронов, 1977 и др.). Как свидетельствуют материалы этих обобщений, создание культур с регулярным размещением особей в значительной мере определялось ранее сложившейся в сельскохозяйственной науке концепцией и возможностью проще механизировать работы. Параллельно этому направлению формировалось и другое, основывающееся на природных особенностях горизонтальной структуры лесов.

Еще А. Д. Длатовский (1843), обсуждая вопрос посева семян лесообразующих пород, пришел к заключению, что нужно создавать культуры путем неравномерного посева семян («местами») с таким расчетом, чтобы семена в подготовленные места высевались густо. При этом величина подготовленных мест ставилась в зависимость от мощности конкурентов лесообразующих пород. Как отмечает М. Е. Ткаченко (1955), в дальнейшем эти идеи нашли отражение в работе лесоведа В. А. Тихонова, который в 1891 г. писал о необходимости создавать культуры дуба чистыми биогруппами для того, чтобы другие породы не препятствовали их формированию в раннем возрасте.

По данным наблюдений В. Д. Огиевского (1898), густая культура местами позволяет избежать разрастания сосны в сучья и способствует уменьшению заболеваемости деревьев. Развитие культур такого типа аналогично ходу естественного возобновления в более благоприятных условиях. В дальней-

шем исследования и наблюдения В. Д. Огиевского сыграли весьма важную роль в восстановлении дубрав Тульских засек, где густые культуры местами нашли широкое применение (Огиевский, 1966).

Успешность лесоразведения гнездовым способом отмечается и рядом позднейших исследователей. Это подтвердил Ф. М. Касьянов (1962) для культур дуба, вяза и ясеня, созданных на Богдинской опытной станции возле оз. Баскунчак. Изучив гнездовые культуры сосны на вырубках Подмосковья, В. В. Грибков (1962) приходит к выводу, что они развиваются успешнее и требуют меньших затрат на уход. Целесообразность создания гнездовых культур дуба и ели на Украине показали М. И. Калинин (1965), П. А. Басун (1965), Г. М. Чередниченко (1967). Преимущества биогрупп сосны в культурах ленточных боров Казахстана отмечены Л. Н. Грибановым (1965), а для ели в условиях Тянь-Шаня — П. А. Ган и Н. П. Ган (1972). Групповые посадки культур в Кокчетавской области Казахской ССР для целого ряда пород (тополя бальзамического, березы бородавчатой, вяза обыкновенного, яблони сибирской) рекомендованы И. М. Болдыревым и В. Ф. Данчевым (1974). По данным Е. Н. Науменко и Т. С. Смогуновой (1975), продуктивность лучших деревьев в посадках биогрупп сосны к двадцатилетнему возрасту на 22% превышает обычную, достигаемую в рядовых посадках.

Таким образом, большинство исследователей сходятся на том, что характер размещения особей в посадках имеет важнейшее значение. Групповое, неравномерное размещение лесобразующих пород в посадках и посевах способствует сохранению заданного породного состава, формированию более здоровых и устойчивых насаждений, облегчению ухода за посадками и решению задачи выращивания и выбора лучших деревьев.

Однако, как справедливо отмечает Н. Р. Письменный (1976), вопрос о создании гнездовых культур пока еще далеко не исчерпан. Мало изучены биологические явления, наблюдающиеся при взаимодействии пород в почве и надземном ярусе, отсутствует четкая теория организации искусственно создаваемых лесных сообществ, а также теория правильного подбора и размещения древесных пород. Тем не менее, по мнению Н. Р. Письменного, недооценка группового сложения насаждений как биологического явления и связанная с этим ограниченность применения групповых лесных культур дорого обходится лесному хозяйству и нашей экономике в целом.

Целесообразность развития данного направления убедительно подтверждается работами не только отечественных, но и зарубежных исследователей. По свидетельству Л. А. Кай-

рюкштиса (1968), групповое смешение древесных пород широко практикуется при лесовосстановлении в ГДР, ФРГ, Австрии, Швейцарии, Англии, Чехословакии, Болгарии и других странах.

Полезность группового размещения особей подроста для естественного возобновления лесов также отмечалась многими исследователями. Например, для лесов Карелии Н. И. Казимировым (1959) было установлено, что групповой подрост ели формирует насаждения с преобладанием ели, когда высота его в год рубки достигает 0,2—0,3 м. Между тем одиночный подрост ели выдерживает конкуренцию с лиственными породами лишь тогда, когда он в момент рубки имеет высоту более 1,5 м. Сходное с этим заключение в отношении ельников Урала высказал и В. Н. Данилик (1978). Исследуя леса Татарской АССР, В. К. Веткасов и Ч. С. Хасанкаев (1964) также показали, что подрост пихты и ели хорошо сохраняется при расположении биогруппами. Согласно данным В. П. Соловьева (1968), в группах подрост ели легче переносит и заморозки.

По мнению П. Л. Горчаковского (1966), групповое расположение деревьев в горных насаждениях дает им известные преимущества в неблагоприятных условиях среды, конкуренции с травянистыми растениями, в задержании осадков и т. д. Групповой рост деревьев им расценивается как защитный фактор в крайне неблагоприятных условиях существования. Появление групп деревьев в сфере влияния и под прикрытием деревьев-пионеров в местах первичных сукцессий П. Л. Горчаковский предлагает рассматривать как новый качественный этап в процессе облесения.

Высокую биологическую устойчивость крупных порослевых гнезд дуба наблюдал В. А. Бугаев (1968) при возобновлении дубово-осиновых насаждений Центральночерноземной полосы. Изучая процесс восстановления леса на вырубках Закарпатской области, Н. М. Горшенин и др. (1972) пришли к выводу, что подрост бука и других пород наиболее благоприятные условия для выживания и развития находит в биогруппах, внутри которых травяной покров почти отсутствует.

Для условий сплошных вырубок Горьковской области Е. И. Иванова и Е. Н. Успенский (1973) установили, что в куртинах подроста поддерживается более высокая влажность подстилки и верхнего минерального горизонта почвы. В результате создаются более благоприятные почвенные и микроклиматические условия для его выживания и дальнейшего роста. Отпад группового подрост ели составил 25,1%, одиночного — 32,6%.

Наблюдая естественное возобновление ореха грецкого в

Средней Азии, М. Т. Сушко (1978) также приходит к выводу, что растения вне биогрупп не способны противостоять мощному травяному покрову.

Вопросы горизонтальной структуры древостоев оказались важны и для решения методологических задач ухода за лесом.

Выступая в защиту комбинированного метода ухода, Г. Р. Эйтинген (1934, 1959) настойчиво пропагандировал необходимость отбора деревьев в рубку с учетом их жизненного состояния в биогруппе. Он доказывал, что преимущества того или иного дерева необходимо устанавливать путем сравнения его с другими деревьями биогрупп. Это исключает шаблонность в отборе деревьев, могущую принести в условиях большого качественного разнообразия возрастного состава деревьев в лесу непоправимый вред.

Целесообразность такого подхода А. В. Давыдов (1934), а за ним и З. Я. Солнцев (Давыдов, Солнцев, 1935) видели в том, что именно внутри биогрупп лучше выражены однородность состава пород, взаиморасположение крон и сомкнутость полога. Отсюда предполагалось, что отбор деревьев в рубку с учетом неравномерного их размещения в лесу должен быть наиболее эффективным.

В дальнейшем эти соображения были подтверждены М. В. Колпиковым (1949) на основе проведенных им исследований чистых березняков Поволжья и еще раз Г. Р. Эйтингеном (1950) — на материале 100-летних наблюдений за формированием естественных и искусственных насаждений лесной опытной дачи Тимирязевской сельскохозяйственной академии (ТСХА). Идея рубок ухода с учетом характера роста деревьев в биогруппах получила широкую поддержку. Она продолжает углубляться и отшлифовываться (Колпиков, 1968; Казимиров, 1970; Соколов, 1973; Макаренко, Смирнов, 1973; Изюмский, 1975; Внучков, 1978 и др.) и к настоящему времени признана методическими руководствами, составленными для всех лесов нашей страны (Основные положения по рубкам ухода в лесах СССР, 1970 и др.).

С проблемой горизонтальной структуры древостоев связывается и другой важный вопрос — о степени изреживания древостоев при рубках главного пользования, в особенности в отношении все более широко применяемых постепенных рубок. Эти рубки, как известно, направлены на формирование сложного по форме древостоя, преследуют цель непрерывного пользования лесом при условии сохранения лесной обстановки и без дополнительных затрат труда на лесовосстановление.

В. Г. Атрохин (1967), основываясь на результатах литера-

турного обзора о рубках за весь период становления отечественного лесоводства, писал, что обоснованное решение о способе рубок и числе приемов их еще не значит, что поставленная цель — сформировать или оставить насаждение высокой продуктивности — достигнута. Необходимо установить, до какого предела можно изреживать древостой в первый прием рубки, чтобы оставшаяся часть не потеряла своего свойства — быть насаждением — и своего основного назначения — дать максимальный прирост древесины, создавая благоприятные условия для второго яруса и подростка целевой древесной породы. Этот очень важный вопрос в лесоводстве до настоящего времени неразрешен.

Значение рассматриваемой нами проблемы распределения деревьев в лесу далеко не исчерпывается вопросами лесовосстановления, рубок ухода и главного пользования лесом. Другие не менее важные стороны этой проблемы вытекают из необходимости изучения леса, получения объективных оценок его жизненного состояния, классификации, проведения лесоустроительных работ и т. д.

Вначале кратко остановимся на значении проблемы для оценки успешности естественного возобновления. От правильности решения данной задачи в значительной мере зависит понимание биологии леса и своевременность назначения большинства хозяйственных мероприятий.

Работа по оценке возобновления, как известно, складывается из двух этапов: учета количества подростка и его сравнения с установленной для данных условий нормой. Отсюда вытекают две задачи: получение объективных данных о количестве подростка и разработка норм его обилия. Пока еще, согласно принятым у нас стандартам, задача определения фактического количества подростка решается путем расчета численности подростка, усредненной для всей площади насаждения (или вырубки). Количество подростка выражается числом экземпляров на 1 га (шт/га). Для оценки же успешности естественного возобновления разрабатывается специальная шкала, в которой нормы количества подростка также даются усредненными на всю площадь и выражаются в шт/га.

К настоящему времени разработано достаточно большое число шкал оценки возобновления (Гуман, 1929; Нестеров, 1943; Гулисашвили, 1956; Чешев, 1963; Побединский, 1966; Гуриков, 1968; Исаева, 1971) и испытаны самые различные методики учета численности подростка на учетных площадках (Федоров, 1958; Мухамедшин, 1962; Бузыкин, Побединский, 1963; Маслаков, 1972 и др.). В свете этого подхода одновременно развивались и методы бесплощадного учета численности подростка (Wormann, Buell, 1964; Быков, 1966; Priesol, 1968;

Злобин, 1972). Широко используемый усредненный подход к учету количества подроста закреплен ГОСТом 16128—70, определяющим требования по закладке лесоустроительных пробных площадей.

Однако уже и авторами метода оценочных шкал рассматриваемого типа было отмечено, что, пользуясь только данными о численности подроста, нельзя объективно оценить успешность естественного возобновления. Так, еще В. В. Гуман (1931) показал это на следующем примере: в пределах лесосеки площадью 1 га имеется 7 тыс. экземпляров подроста 5—7-летнего возраста; по существующим шкалам оценки такое количество подроста должно обеспечить успешное возобновление. Но подрост располагается по краям лесосеки, а в ее центральной части отсутствует, поэтому возобновление не может быть признано успешным.

Влияние неравномерности размещения на результаты учетов численности особей обсуждается и теперь (Фрей, 1968; Злобин, 1972 и др.). Отмеченный методологический недостаток шкал оценки возобновления некоторые авторы пытались исправить путем введения поправочных коэффициентов на групповость размещения подроста (Чешев, 1963; Гуриков, 1968). Но использование таких коэффициентов в сущности ничего не давало, так как, умножая учтенную общую численность подроста на поправочный коэффициент, мы лишь пропорционально уменьшаем установленное количество подроста. Его размещение по площади при этом не учитывается.

Как справедливо отмечают А. Н. Мартынов и И. В. Шутов (1975), все фиксирующиеся в процессе лесоинвентаризационных работ показатели подроста не позволяют уверенно прогнозировать полноту насаждений и запас древесины, которые могут быть получены со временем. В связи с этим как отечественные, так и зарубежные авторы пытаются найти иное решение вопроса. Предлагалось вместе с оценкой численности подроста по шкалам дополнительно оценивать встречаемость или процент заселенной подростом площади (Колпикив, 1962; Побединский, 1966; Иванюта, 1969). Наряду с комбинированным способом начали активно развиваться методы, предусматривающие оценку обилия подроста только по встречаемости особей или по числу «пустых», незанятых подростом площадок. Метод, основанный на определении процента «нулевых» площадок, в лесоводственной литературе получил название метода облесенных квадратов. Р. Braathe (1966) было установлено, что в условиях Норвегии при 19% нулевых площадок подрост ели может обеспечить запас нормального насаждения, при 50% нулевых площадок — 82—97% запаса нормального насаждения, а при 75—52—55%. На этом осно-

вании автор приходит к выводу, что по проценту нулевых площадок можно уверенно прогнозировать ценность древостоя из имеющегося подроста и обоснованно решать вопрос о необходимости вмешательства в процесс естественного возобновления. Как отмечает А. Н. Мартынов (1977), метод облесенных квадратов нашел широкое применение в Канаде, США, Новой Зеландии, Австралии, Норвегии, Швеции, Финляндии. Например, в условиях Норвегии возобновление принято считать успешным при 30% нулевых площадок, менее успешным — при 31—50% (тогда назначаются частичные культуры). При числе нулевых площадок более 50% признано целесообразным назначать частичные или сплошные культуры.

Исследования в данном направлении продолжают развиваться и в отечественной науке (Мегагинский, 1963; Бузыкин, 1969; Мартынов, 1974, 1977; Мартынов, Шутов, 1975; Тихонов, 1978). Главная трудность здесь, на наш взгляд, та, что норма заселенности площади лесообразующими породами может варьировать в самых широких пределах. Нельзя всегда считать ее близкой к 100%, как это пока принято. Следовательно, встает задача не только совершенствования методов учета обилия подроста, но и разработки дифференцированных норм встречаемости подроста в разных экологических ситуациях.

Значение пространственной структуры древостоев для решения задач лесной таксации рассматривалось в целом ряде работ. Еще Б. А. Ивашкевич (1929) в качестве примера практической значимости размещения деревьев в лесах указывал, что отдельные небольшие участки, или сомкнутые группы, состоящие из чистого кедра, могут дать запас до 750 м<sup>3</sup> стволовой древесины при перечислении на 1 га. Но такое перечисление практически бесцельно, так как в первобытном лесу насаждений одинаковой сомкнутости нельзя найти даже на площади в половину гектара.

Вслед за Б. А. Ивашкевичем значение неоднородности распределения стволов на площади насаждений было наглядно показано и А. П. Гавриловым (1930). На примере лесов Уральской области он выяснил, что уклонение крайних от наименьших в ступени толщины коэффициентов формы стволов за счет их неравномерного размещения в насаждении достигают 16%. Еще большую изменчивость он обнаружил для видовых чисел стволов.

И. В. Логвинов (1955) в своих исследованиях сосново-еловых насаждений Ленинградской области приходит к выводу, что высоты, диаметры и объемы деревьев в сосново-еловых насаждениях зависят от расстояния между стволами. При этом средний объем одного дерева в смешанных биогруппах

больше, чем у отдельно стоящих деревьев и деревьев в чистых биогруппах. Такие особенности И. В. Логинов считал необходимым учитывать при таксации строения и роста насаждений.

Исследования таксационной характеристики насаждений в связи с особенностями их группового сложения были проведены и Н. Д. Лесковым (1956). Он пришел к выводу, что деревья изученных им насаждений бора-брусничника расположены преимущественно биогруппами и что таксация этих насаждений с учетом состояния биогрупп даст возможность выяснить наиболее эффективные биогруппы при данном сочетании древесных пород, при данных условиях и данном возрасте. Н. Д. Лескову удалось выявить тесные связи между густотой биогруппы и проекцией крон деревьев, средним диаметром стволов, средней их высотой, т. е. наиболее важными таксационными показателями насаждений.

В. Г. Анисочкиным (1972) на примере древостоев лесной опытной станции ТСХА было также подтверждено, что распределение деревьев по площади в насаждениях влияет на рост и развитие, форму и размеры отдельных деревьев и потому без учета этих особенностей нельзя добиться высокой точности выборочной таксации.

Не менее важные данные получены и в отношении влияния размещения деревьев на результаты оценки полноты древостоев. Закладывая кольцевые пробные площади для оценки полноты 65-летних сосновых древостоев Горьковской области и 75-летних ельников Московской области, Б. Б. Зейде (1975) обнаружил своеобразные «волны полноты». Кольцевые пробные площади с повышенной полнотой (около 4 м в диаметре) закономерно сменялись участками с пониженной полнотой. В связи с этим он обращает внимание на необходимость учитывать выявленные закономерности при таксационных работах.

Основные выводы А. П. Гаврилова, А. П. Сляднева, И. В. Логвинова, Н. Д. Лескова, В. Г. Анисочкина и других нашли также подтверждение в работе А. А. Макаренко и Н. Т. Смирнова (1973) для ленточных боров Казахстана.

Как известно, при описании и изучении лесов важнейшее место занимает их типологическая классификация. В этой связи необходимо отметить, что с развитием представлений о структуре лесов и при разграничении типов леса все более пристальное внимание начинает уделяться их пространственной структуре (Ильинская, Брысова, 1965; Уткин, Дылис, 1968; Александрова, 1969 и др.). Здесь уместно напомнить высказывание С. А. Ильинской и Л. П. Брысовой (1965) о том, что структурная организация фитоценозов — важнейший типологический признак для их классификации,

недооценка которого ведет к созданию эклективных лесотипологических схем.

Н. В. Дылис (1964, 1969 и др.) в своих работах, посвященных парцеллярной структуре лесных биогеоценозов, заложил первооснову изучения парцеллярной структуры типов леса, а затем и классификации типов леса с учетом их парцеллярного состава. Однако работы этого направления пока еще малочисленны, в особенности по горным лесам (Солодкова, 1974; Татаринев и др., 1978).

Помимо рассмотренных выше во многих отношениях прикладных аспектов значения горизонтальной структуры древостоев ее анализ исключительно важен для познания биологии леса и законов его устойчивости. Поэтому не случайно данная сторона проблемы была подчеркнута уже в первом издании методического руководства «Программа и методика биогеоценотических исследований» (1968) при его переиздании в 1974 г., в научно-методическом руководстве АН СССР «Полевая геоботаника» (1976), а также в работах целого ряда ведущих исследователей. В биогеоценотических исследованиях изучение горизонтальной структуры лесных сообществ было признано важным для понимания законов материально-энергетического режима лесов, в фитоценологии — для выяснения закономерностей смен растительного покрова, его динамики и устойчивости.

В отечественной и зарубежной литературе начиная с 30-х годов активно обсуждаются статистические методы анализа характера распределения особей в формируемых ими сообществах. Чаще всего данная задача решается путем сопоставления фактически наблюдаемого типа распределения особей с ожидаемым случайным распределением. Детальный обзор работ данного направления проведен зарубежными (Грейг-Смит, 1967) и отечественными авторами (Василевич, 1969; Злобин, 1972; Миркин, Розенберг, 1978 и др.). При этом, как отмечают Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг (1978), к настоящему времени в связи с высокой сложностью задачи методологическая сторона анализа характера размещения растений в сообществах еще не получила окончательного решения.

Лесоводственными, геоботаническими, фитоценологическими и биогеоценотическими исследованиями установлено, что с размещением деревьев в лесах тесно связываются размещение всех других растительных организмов, изменения среды, почвы, варьирование материально-энергетического обмена, характера взаимосвязей растений всех ярусов. В результате возникает мозаичность различных уровней, определяющихся и рассматривающихся соответственно задачам научных направлений.

В фитоценологии и геоботанике для обозначения мелких сочетаний растений внутри горизонтально-неоднородных растительных сообществ было предложено использовать термин «микрोगруппировка» (Ярошенко, 1931). Детальный обзор достижений советских и зарубежных исследователей по изучению мозаичности растительных сообществ в фитоценологическом и геоботаническом плане сравнительно недавно был сделан П. Д. Ярошенко (1971, 1974), который по итогам обобщения материалов более чем двухсот авторов пришел к выводу, что исследование мозаичности фитоценозов открывает новое перспективное направление в геоботанике, основанное на последовательной диалектико-материалистической трактовке закономерностей растительного покрова. Основное значение этого направления П. Д. Ярошенко видел в том, что разработка учения о мозаичности фитоценозов, их расчленении в горизонтальном направлении на микрофитоценозы будет неизбежно связана с признанием взаимопроникновения, единства непрерывности и дискретности в растительном покрове. Микрофитоценозы как нельзя лучше иллюстрируют сущность переходов между фитоценозами, т. е. их относительный континуум (Ярошенко, 1974).

На значение исследования пространственной неоднородности лесных сообществ для изучения биогеоценологических процессов впервые обратил внимание М. И. Сахаров (1950). Он предложил выделять в лесу ценоэлементы, т. е. внутриценозные группировки растений, обособленные по составу, строению, густоте, росту, развитию особей и динамике формирования, которым соответствуют определенные особенности почвы, фитоклимата и фауны. В дальнейшем это направление было развито в работах Н. В. Дылиса, А. И. Уткина и И. М. Успенской (1964), Н. В. Дылиса (1969) и их последователей. В результате к настоящему времени в биогеоценологии начало формироваться новое учение — о парцеллярной структуре биогеоценозов. По мнению его авторов, биогеоценологические парцеллы представляют собой комплексные части биогеоценоза, отличающиеся друг от друга как радиальным сложением компонентов, так и спецификой их радиально направленного материально-энергетического метаболизма и на этом основании обособленные друг от друга на всю радиальную толщу биогеоценоза.

Интенсивно формирующееся сейчас направление — о консортивных связях в фитоценозах — также в значительной мере начинает испытывать необходимость учитывать горизонтальную структуру лесных сообществ. Как еще ранее отмечалось в фитопатологии (Воронцов, 1958), неоднородность фитоклимата леса тесно связывается с неоднородностью размещения

деревьев. Тем самым определяется и разнообразие распределения вредных для лесообразующих пород организмов по микростациям. Сейчас уже появились работы, освещающие изменчивость как относительно биогрупп деревьев, так и биогеоценотических парцелл, численности, биомассы и калорийности почвообитающих и наземных консументов древесных растений (Кудряшова, 1973). Анализируя итоги работы этого направления, Т. А. Работнов (1973) приходит к заключению, что изучение размещения особей, площади и объема среды, используемой ими, имеет исключительное значение для познаний энергетической основы консорций. Необходимость уделить особое внимание размещению отдельных консортов была констатирована и участниками состоявшегося в г. Москве в 1973 г. Всесоюзного совещания по структуре биогеоценозов. Значение познания характера пространственной структуры древостоев представляется не менее важным для изучения индивидуальных консорций у растений (Воронов, 1974).

В заключение обзора нужно отметить, что сегодня мы даже еще не можем охватить всех сторон значения вопроса о горизонтальной структуре лесов. По каждому из рассмотренных научных и прикладных аспектов проблемы обзор литературы мог бы быть существенно пополнен. Но в этом, очевидно, нет необходимости. Даже основываясь на проведенном обсуждении значения проблемы, можно с полным основанием сделать вывод о ее многогранности и крайней важности. Нет такой области в науке о лесе, где теория горизонтальной структуры древостоев не играла бы существенной роли. Однако ряд фундаментальных вопросов данной проблемы еще остается нерешенным.

### **Гипотезы о распределении деревьев**

К настоящему времени нет единого мнения о том, какое распределение деревьев в лесу является закономерным. Одни исследователи считают, что закономерно групповое, другие предполагают закономерным случайное распределение.

Формированию гипотезы о групповом размещении деревьев в лесу способствовали взгляды уже первых отечественных лесоводов. Так, еще Д. М. Кравчинский в своей книге «Лесовозвращение» (1883, с. 138) писал: «...в пределах даже одного и того же насаждения сомкнутость деревьев бывает весьма неодинакова, полной правильности и равномерности в насаждении не наблюдается ни в чем, а тем более в этом отношении». Такого же мнения придерживался и В. Д. Огиевский (1898). Развивающие эту мысль высказывания мы находим в целом ряде работ. На неравномерность размещения

подроста и деревьев в сосновых лесах Брянского лесного массива указывают А. В. Тюрин (1925), а затем А. П. Сляднев (1952). Б. А. Ивашкевич (1929), основываясь на наблюдениях за структурой кедровых лесов Приморского края, приходит к выводу, что «групповое размещение деревьев вообще характерно для девственных лесов, которые по общему характеру смеси представляются иногда сравнительно однообразными на больших площадях, но в которых очень трудно выбрать достаточно однородную пробу именно благодаря наличию этих перемешанных групп, нередко почти чистых и однородных, но занимающих всегда небольшие площади по 200—600 квадратных метров» (с. 33).

На материале исследования размещения деревьев сосны в естественных лесах Кувшинской лесной дачи Нижне-Тагильского треста Уральской области А. П. Гаврилов (1930) также отмечает, что распределение деревьев по площади в пределах одного насаждения неравномерно. Поэтому резко варьируют размеры крон, видовые числа стволов, коэффициенты формы ствола и другие таксационные показатели.

В своем обосновании рекомендаций по рубкам ухода за лесом А. В. Давыдов (1934) тоже указывает на типичность группового размещения деревьев в лесах. Это мнение еще более четко изложено в его совместной работе с З. Я. Солнцевым (Давыдов, Солнцев, 1935), где авторы пишут, что в лесу деревья никогда не располагаются равномерно в одинаковой зависимости на более или менее значительной площади. Обычно древостой состоит из маленьких ячеек, однородных внутри себя и отличных от других групп сомкнутостью полога, взаимным расположением крон и составом пород. Эти ячейки слагаются небольшим количеством деревьев (3—5—10 экз.) и настолько ясно выражены, что глаз специалиста невольно выделяет их при отборе деревьев в рубку.

Вслед за этими авторами Г. Р. Эйтинген (1950) на основании изучения планов размещения деревьев и динамики формирования естественных и искусственных насаждений лесной опытной дачи ТСХА доказывал, что групповое размещение характерно не только для естественно формирующихся насаждений, но и искусственных, даже если первоначально было задано регулярное размещение саженцев. Рассматривая материалы почти вековых наблюдений, он приходит к заключению, что групповое размещение деревьев в лесу является закономерным явлением и обусловлено всем ходом процесса формирования древостоя.

Сходное с рассмотренными выше мнение было высказано и В. Г. Нестеровым (1961) в связи с анализом теории рациональной структуры насаждений.

Вместе с пополнением сведений о групповом характере размещения деревьев, установленных визуальными наблюдениями (Гончар, 1954; Molski, 1962; Zukrigl e. a., 1963; Piusi, 1964; Фалалеев, 1966; Лазарев, Бобкова, 1970; Анисочкин, 1972; Краснобаева, Мурзов, 1973; Алексеев, 1975 и др.), появляется целый ряд работ, доказывающих наличие неравномерного размещения с помощью статистических методов (Бочаров, Самойлович, 1964; Грейг-Смит, 1967; Prodan, 1968; Плотников, 1968; West, 1969, Johann, 1970; Payandeh, 1970; Ипатов, 1970, 1974 и др.).

Наряду с изучением наиболее продуктивных лесов исследованиями шире охватываются северные, южные границы лесной зоны, а также леса горных районов.

Изучая особенности строения и роста смешанных сосново-еловых насаждений Ленинградской области, И. В. Логвинов (1956) констатирует, что деревья здесь распределяются на 80—90% биогруппами у крайних северных пределов лесной зоны.

Как отмечает Н. А. Миняев (1963), нередко почти все деревья насаждений расположены группами по 3—5 в каждой, не имеющими, по его мнению, ничего общего с кольцеобразными небольшими группами, возникшими в результате укоренения нижних ветвей и не являющихся потомками (по крайней мере вегетативного происхождения) одного и того же материнского дерева.

Публикуется много указаний на характерность группового размещения подроста и деревьев в горных лесах (Серебряков, 1945; Соорег, 1961; Гниденко, 1967; Манько, 1967; Беручашвили, 1972; Мальцев, 1973; Каргин, 1976; Борисов, 1978 и др.).

В обобщающих работах по лесной биогеоценологии В. Н. Сукачев (1964, 1972) высказывает мысль о том, что мозаичность может быть постоянным структурным элементом лесного биогеоценоза и динамика последнего бывает связана с непрерывным перемещением мозаичного строения биогеоценоза в результате неоднородности процесса естественного возобновления в лесу. Однако, как отмечает В. Н. Сукачев, дать определенный ответ о распространенности данного явления еще не представляется возможным.

В целом, судя по литературе, и степень уверенности, и категоричность высказываний, даже сторонников концепции группового сложения древостоев, оказываются весьма различными. Ряд авторов (Сляднев, 1952; Успенский, 1973; Макаренко, Смирнов, 1973; Мартынов, 1977) считают, что групповое размещение повсеместно распространено, закономерно. Другие, в особенности использовавшие для исследований количественные методы оценки, высказываются более осторожно. Так,

П. Грейг-Смит (1967), основываясь на широком обобщении данных зарубежных ученых, приходит к заключению о необходимости сосредоточить основное внимание на групповом размещении растений, хотя всеобщую его закономерность не считает абсолютно доказанной. В. И. Василевич (1969), отдавая предпочтение групповому размещению, полагает, что случайный тип распределения все же может встречаться. Ю. А. Злобин (1972), а вслед за ним В. С. Ипатов и Т. Н. Тархова (1976), констатируя широкую распространенность неравномерного размещения подроста и деревьев, одновременно отмечают, что дальнейшее накопление материала в этом направлении весьма желательно, так как имеющиеся сведения о характере размещения подроста пока не доказывают универсальности этого явления.

Такая осторожность высказываний основывается на том, что материалы ряда исследователей (Вгау, 1962; Патацкас, 1964, 1967; Жирич, 1970 и др.) не показали отклонения от случайного распределения деревьев в лесу.

Некоторые авторы, применявшие визуальные методы оценки распределения деревьев, также не считают нужным категорически отрицать равномерное распределение. Так, А. В. Побединский (1965, 1966) на примере лесов Средней Сибири и Забайкалья делает вывод о том, что в районах с небольшим количеством осадков на сухих хорошо дренированных почвах подрост расположен группами и приурочен к окнам или прогалинам. Наоборот, в районах с достаточным количеством осадков он относительно равномерно распределен по площади. И. С. Мелехов (1972) отмечает вероятность обоих типов распределения деревьев, но связывает характер размещения подроста не с внешней средой в целом, а с условиями внутренней среды леса и размещением источников обсеменения. По его мнению, в нетронутых лесах возобновление носит очаговый характер из-за неравномерности появления свободных окон. Под пологом же одновозрастного леса возобновление может быть и равномерным.

Многие сторонники концепции о случайном, равномерном, распределении деревьев исходят из того, что групповое распределение характерно главным образом для подроста древесных пород, но не для взрослых деревьев. В числе отстаивающих это мнение следует, прежде всего, отметить основателя отечественного лесоведения Г. Ф. Морозова, писавшего в своем знаменитом «Учении о лесе»: «Во многих случаях спелые насаждения леса, представляющие собою подеревное смешение пород, в молодости отличались групповым распределением пород» (1930, с. 91). Однородность в размещении самосева Г. Ф. Морозов считал редким явлением в лесу. Он

указывал на важность вопроса о биологическом значении не только формы, состава, густоты леса, но и его структуры. Отмечая это, Г. Ф. Морозов говорил, что неодинаковая возобновительная спелость лесной почвы и связанная с этим неравномерность размещения подроста были подчеркнуты немецкими учеными, требовавшими на основании этого неравномерных рубок. Рассматривая причины неравномерности самосева, Г. Ф. Морозов указывал на причастность к этому всех почвообразующих факторов: состава материнской породы (именно его неоднородности), рельефа и, наконец, состояния насаждений, в особенности их большей или меньшей полноты. В сухих условиях самосев и подрост приурочены больше к потным и более влажным местам, в малодренированных — к кочкам, валежнику и т. п., при более или менее однородных почвенно-грунтовых условиях — к небольшим прогалинам (Морозов, 1930).

В геоботанике концепция о том, что для установившегося ценоза характерно равномерное сложение покрова, еще в 1938 г. высказывалась Л. Г. Раменским (1938), связывавшим характер размещения особей главным образом с различными этапами сукцессионного процесса. По его мнению, неравномерное, пятновое, размещение растений характерно для пионерного ценоза, для установившегося же — характерно диффузное, равномерное, тонко перемешанное сложение покрова и предельная занятость территории. Эта идея была поддержана и лесоводами (Поликарпов, 1962).

Позднее А. П. Шенников (1964) развил мысль Л. Г. Раменского. Он писал, что раздельное сложение характерно для начальных фаз формирования фитоценоза, когда растения-пионеры еще отделены друг от друга и взаимоотношения между ними ничтожно малы. По мере размножения, разрастания и расселения этих растений происходит образование отдельных групп, куртин и т. п. — еще разобщенных скоплений растений. Получается раздельно-групповое сложение. При дальнейшем разрастании растительный покров смыкается, но в нем еще ясно видны отдельные группы, пятна или куртины. Такое сложение А. П. Шенников относил к сомкнуто-групповому типу. Наконец, в завершение процесса вид или виды, слагающие отдельные группы, проникают в соседние группы. В результате на однородной территории возникает диффузное сложение фитоценоза, т. е. более или менее равномерное распределение всех видов. Такая же точка зрения была высказана и Б. А. Быковым (1970).

Концепция равномерного распределения деревьев в лесах нашла отражение в ряду ведущих руководств по геоботанике, фитоценологии и лесоводству. Например, в учебнике «Горное

лесоводство», составленном для высших учебных заведений нашей страны, указано: «Характер расположения всходов, подроста, а после и деревьев бывает равномерным и групповым. Равномерное распределение наблюдается на глубоких почвах в лесной зоне, где почвенно-климатические условия способствуют произрастанию деревьев. *Групповое расположение особей в лесу не является закономерным* (выделено нами. — М. П.), оно может иметь место только при возобновлении в окнах древостоя и обуславливается особенностями в них светового режима. Такое расположение носит закономерный характер у климатических пределов распространения пород: наверху у альпийской границы леса (в субальпийском редколесье) и у нижнего предела лесной зоны при переходе ее в полупустыню, в светлых лесах» (Гулишавили, 1956; с. 12).

Сходное мнение о характере размещения деревьев в лесах высказывалось и зарубежными исследователями. Так, L. Dice (1952) пришел к заключению, что у лесных деревьев, достаточно высоких, чтобы их кроны образовали общий полог, распределение должно быть равномерным, поскольку конкуренция за свет у деревьев столь сильна, что у них отмечается тенденция отстоять друг от друга на равные расстояния. Такая точка зрения была поддержана и Ю. Одумом (1975). Развивая эти идеи, В. В. Плотников (1979) говорит о том, что с эволюционной точки зрения групповое размещение растений имело преимущества лишь на заре освоения суши. В тот период оно увеличивало шансы на выживание сообщества, так как растения имели еще слабые защитные, проводящие, запасные и механические ткани. По мере увеличения индивидуальной мощности растений, ослабления функций вегетативного размножения, укрепления жизнеспособности семенного потомства преимущества группового сложения сообщества утратились. В. В. Плотников считает, что групповое размещение сохранило свое значение лишь в экстремальных условиях, например для лесных сообществ верхней границы леса в горах.

В работах В. Г. Анисочкина (1972), В. С. Ипатова и Т. Н. Тарховой (1975), В. В. Плотникова (1979) на основе статистических исследований динамики формирования древостоев указывается на выравнивание размещения деревьев с увеличением возраста древостоев. Интересно, что отмеченные выше работы В. В. Плотникова и В. Г. Анисочкина выполнены по тем же материалам лесной опытной станции ТСХА, по которым ранее Г. Р. Эйтинген на основе визуальных наблюдений сделал совершенно противоположный вывод: с увеличением возраста древостоев групповое распределение деревьев становится более выраженным.

Таким образом, вопрос о закономерности распределения деревьев в лесах остается пока дискуссионным. Ответа на данный вопрос мы не находим и рассматривая существующие концепции о причинах сложения растительного покрова. Две основные из них — концепции континуума и сообщества.

Сторонники концепции континуума (Раменский, 1924; Пачосский, 1925, 1926; Кац 1943; Hardin, 1960; Долуханов, 1970; Wittaker, 1970 и др.) считают, что основой размещения видов и их сочетаний является индивидуальность экологических свойств видов и их дифференциация по экологическим нишам фитоценозов. Приверженцы концепции сообщества за основу формирования горизонтального сложения растительного покрова принимают взаимодействие между видами, осуществляющееся как непосредственно, так и опосредованно через среду обитания (Уранов, 1935; Прозоровский, 1940; Роог, 1964; Карпов, 1968 и др.). Признание любой из этих концепций в качестве ведущей, конечно, не исключало попыток анализа всех факторов, регулирующих распределение растений.

В числе первых попыток систематизировать причины неравномерного размещения растений в сообществах была схема Л. Г. Раменского (1938), по которой выделялось три категории причин: экологические, фитоценотические и эпизодические (случайные).

В 1972 г. схема Л. Г. Раменского была детализирована Т. А. Работновым (1972). Он предложил наряду с эпизодическими различать причины экотопические, фитогенные (обусловленные взаимодействием растений), связанные с вегетативным размножением (клоновая мозаичность), зоогенные и антропогенные.

Близкая к рассмотренным схема предлагается и зарубежными исследователями. К. Kershaw (1974) подразделяет причины неравномерного размещения растений на морфологические, экологические и социологические (взаимодействие особей видов).

В. И. Василевич (1969) предложил схему математической записи причин мозаичности растительных сообществ, в которой учитывалось: варьирование растительности по причине неоднородности исходной среды; варьирование вследствие фенотипического влияния видов друг на друга; дисперсия неучтенных условий. В дальнейшем эта схема была усовершенствована Б. М. Миркиным и Г. С. Розенбергом (1978).

Основываясь на анализе большинства опубликованных работ, можно считать, что наибольшее значение в регулировании размещения лесообразующих пород исследователями придаетя двум категориям причин: экотопической и антропогенной.

При этом в числе причин естественного экотопического происхождения основной для лесных сообществ считается неоднородность мест поселения самосева, обусловленная отмиранием деревьев. Например, для самосева ели это отмечалось Д. М. Кравчинским (1911), О. Г. Каппером (1954), Е. И. Юргенсоном (1958), В. Н. Даниликом (1965), Ю. И. Манько и В. П. Ворошиловым (1978) и другими. По свидетельству Д. М. Кравчинского (1911), до 90% самосева ели в лесах европейской части нашей страны поселяется на колодах и прочих микровозвышениях. Как было показано М. Е. Ткаченко (1911), в северных лесах на гниющей древесине размещается 95% елового подроста. Его количество для лесов Западного Урала вычислил Е. И. Юргенсон (1958) — 60—90%.

В. Н. Данилик (1965) отмечает приуроченность возобновления ели к разложившимся остаткам валежа в горных районах Тянь-Шаня и Урала; причем не только на сырых и влажных почвах, но и в свежих условиях местопроизрастания, на хорошо дренированных почвах. Такой же точки зрения придерживаются и исследователи лесов крайних восточных пределов, например Камчатки. Здесь, по данным Ю. И. Манько и В. П. Ворошилова (1978), доля подроста на валеже может достигать 79%.

Все большее внимание начинают уделять и антропогенному фактору. В исследованиях многих авторов встречаются указания на грубое нарушение естественного характера размещения подроста при рубках (Колпиков, 1956; Синькевич, 1962; Дыренков, 1966). По В. И. Алексееву (1978), в процессе трелевки уничтожается до 92—95% подроста предварительной генерации. В результате вмешательства и последующей очистки лесосек каждая вырубка становится экологически разнородной.

Большая роль в регулировании размещения деревьев отводится лесным пожарам. В свое время А. В. Тюрин (1925) показал, что основной причиной неравномерного размещения деревьев в насаждениях Брянского лесного массива являются частые лесные пожары. По материалам изучения возобновления таежных лесов А. В. Побединский (1973) отмечает, что именно из-за пожаров в сосняках и лиственничниках Сибири широко распространены леса, где группы и куртины спелых, перестойных деревьев чередуются с куртинами приспевающих, средневозрастных, а также молодых деревьев и подроста.

Рядом авторов влияние антропогенного фактора расценивается как главная причина неравномерного сложения древостоев и в горных лесах. Например, Л. Б. Махатадзе (1973) объясняет образование редины в субальпийских лесах Кавказа

нерегулируемыми в прошлом рубками. Д. Е. Гуриков (1966) считает, что частая изреженность еловых лесов Северо-Восточного Тянь-Шаня обусловлена выборочными рубками и длительной пастьбой скота. Л. Н. Грибанов и др. (1970), рассматривая ельники Северного Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау, приходят к заключению, что сомкнутые леса здесь встречаются лишь в труднодоступных местах, на территориях же, доступных для систематического выпаса скота, где безлесные пространства каждой весной выжигались для улучшения травостоя, отмечаются преимущественно редкостойные, с плохим естественным возобновлением травяные и кустарниковые ельники с мозаичным расположением деревьев. В этой связи данные авторы отодвигают на второй план роль условий обитания в формировании пространственной структуры лесов.

Наряду с рассмотренной выше концепцией имеет место и противоположная. Для наглядности рассмотрим ее на примере тех же самых темнохвойных лесов Тянь-Шаня. Прерывчатый, преимущественно групповой характер распределения ели в горах Тянь-Шаня, по мнению И. Г. Серебрякова (1945), — одна из характернейших черт естественных горно-еловых насаждений, обусловленная главным образом топографическими, климатическими и биологическими особенностями ели Шренка.

Сходное с этим мнение о сложении лесов Тянь-Шаня было высказано Б. А. Быковым (1950): «Не исключая влияния фактора выпаса скота, мы, однако, решительно отодвигаем его на второе место. Рединные леса одинаково часто встречаются во всех участках посещенных нами хребтов, притом в таких местах (Тау-Чилик), где влияние выпаса скота должно быть исключено, и, наоборот, в тех местах (ущелье Дженишке, Заилийский Алатау), где выпас скота должен носить систематическое и долготетнее влияние, мы встречаем насаждения преимущественно сомкнутые» (с. 57).

Уже в 1970 г., т. е. одновременно с публикацией приведенного выше высказывания Л. Н. Грибанова и др., П. А. Ган писал, что исключительная жесткость лесорастительных условий в горах Тянь-Шаня подчеркивается резким изменением всего облика растительного и почвенного покрова при малейшем изменении в экспозиции склонов. В результате расчлененности хребтов в этих горах лесной пояс не представляет собой единого массива, протянувшегося непрерывной лентой на большие расстояния. Леса представлены отдельными группами деревьев, небольшими участками или массивами.

Таким образом, одновременно по одному и тому же объекту различные авторы высказывают в корне противоположные мнения. Насколько позволяют нам судить имеющиеся

публикации, главной причиной разногласий служит недостаток фактического материала.

Наконец, в связи с обсуждением горизонтальной структуры древостоев необходимо остановиться еще на одной очень важной стороне проблемы: о естественном пределе заселенности площади насаждений лесобразующими породами.

Вопрос о так называемых «нормальных» насаждениях уже издавна привлекает внимание лесоводов. В итоге было сформулировано довольно емкое определение. Согласно общеизвестным представлениям, нормальным называется такое насаждение, которое при данных форме, породе, возрасте и условиях местопроизрастания является наиболее совершенным и которым силы природы использованы с предельной полнотой. Соответственно этому в нормальном насаждении не должно быть ни одного лишнего и ни одного недостающего дерева. А это может быть только при полной заселенности площади насаждения лесобразующей породой (Анучин, 1952 и др.). Однако, несмотря на большое количество попыток, реализовать идею нормальных насаждений пока не удалось. Как констатируют литературные обзоры, посвященные данному вопросу, таблицы хода роста нормальных насаждений не отражают действительности, так как слабо изучено пространственно-временное строение древостоев. Современная таксационная характеристика насаждений не отражает конкретной роли пространственно-временной упорядоченности деревьев и их полога в лесу — факторов, с которыми связаны темпы роста и изреживания (Семечкин, 1975). К такому выводу приходит и В. В. Кузьмичев (1977), тщательно проанализировав отечественные и зарубежные источники.

По мере углубления исследований пространственной структуры древостоев, в первую очередь северных и южных пределов лесной зоны, а также горных областей, появляется все больше фактов, подтверждающих необходимость корректировки сложившихся представлений о естественных пределах заселенности лесных площадей. Так, все исследователи констатируют, что наряду с выраженной групповостью размещения древостоя по мере приближения к северным и южным границам лесной зоны наблюдается увеличение расстояния между группами деревьев и лес постепенно переходит к редколесьям с сомкнутостью 0,2—0,4 (Миняев, 1963; Корчагин, 1966; Котляров, Москалюк, 1975; Норин, 1979 и др.).

Особо пристальный интерес это явление вызвало у исследователей горных лесов (Серебряков, 1945; Гулисашвили, 1956; Горчаковский, 1966; Манько, 1967; Борисов, 1978; Влащенко, 1978 и др.). Оно уже неоднократно находило свое отражение в разработках классификации типов лесов горных

регионов. Например, один из ранних исследователей Тянь-Шаня И. Г. Серебряков (1945) типы лесов этой горной системы подразделил на две группы: сомкнутые и парковые. Несколько позднее П. Л. Горчаковский (1966) также прибегает к сходному приему разграничения горных мелколесий подгольцового пояса Урала. Подразделяя их по морфолого-физиономическим признакам, он считает необходимым выделить две основные категории: густосомкнутые (с сомкнутостью крон свыше 50%) и редкостойные (20—50%). Для некоторых типов леса сомкнутость крон также увязывается с условиями обитания (Манько, 1967; Мухамедшин, 1970; Назимова, 1975; Манько, Ворошилов, 1978). При этом в ряду выделяемых типов леса отмечается весьма широкая амплитуда сомкнутости древостоев, нередко от 0,3 до 1,0. В последнее время появляются специальные исследования, доказывающие целесообразность принятия в качестве нормальных при неблагоприятных условиях среды даже насаждений с сомкнутостью крон 25—30% (Жиринов, 1971).

Таким образом, наряду с проблемой правильной оценки фактической заселенности лесных площадей возникает вопрос о дифференциации норм возможной заселенности площади насаждений породами с учетом их горизонтального сложения.

### **Гипотезы о сущности процессов в группах деревьев**

Из приведенного выше обзора ясно, что решение проблемы в целом невозможно без объективного представления о сущности процессов формирования групповых поселений деревьев и подростов. Однако, оказывается, и эта сторона проблемы пока рассматривается на уровне альтернативных гипотез.

Все имеющиеся в литературе высказывания о группах деревьев сходятся только в одном отношении — в признании тесного взаимодействия деревьев внутри групп. Но пока нет согласованности взглядов по вопросу о том, что определяет это взаимодействие в динамике формирования группы: объединение или разъединение деревьев группы, а отсюда — образование длительно-устойчивых или кратковременно существующих группировок деревьев. Между тем от ответа на этот вопрос существенно зависит познание закономерностей формирования групп, их роли в лесу и в сложении пространственной структуры древостоев, решение практических задач пользования лесом и сохранения его биологической устойчивости. От правильного ответа на эти вопросы зависит оптимальное решение методологических задач управления группами деревьев, так как в зависимости от принятой теоретической концепции

группа должна пониматься либо как постоянно перестраивающаяся, перекомбинирующаяся, морфологически неустойчивое скопление деревьев, либо как длительно-устойчивая целостная ячейка лесного древостоя. В первом случае преємственность воздействия лесоводов на группы не только не обязательна, но и невозможна; во втором — группа должна быть преємственным объектом как изучения, так и воздействия в течение длительного периода.

Вопрос о густых небольших группах деревьев в лесу уже давно интересовал лесоводов. В связи с этим еще Ф. Ф. Симоном (1926) в лесоводственную литературу был введен термин «биогруппа» — небольшая группа деревьев, которая обособляется в чащи молодняка и внешне характеризуется тем, что отдельные деревья в них ветвями заходят друг другу в кроны, вследствие чего кроны образуют общий для всей группы шатер.

Позднее Н. Д. Лесковым (1956) была предпринята попытка дать более расширенное определение, которое по своему содержанию ставило биогруппу в один ряд с «микрофитоценозом» П. Д. Ярошенко (1969). В определении Н. Д. Лескова «биогруппа — это своеобразный растительный ансамбль, состоящий из растущих деревьев, тесно связанных друг с другом, с растительной средой и другими сопутствующими растительными организмами» (1956, с. 35). Однако его определение не получило широкого распространения.

Вслед за Ф. Ф. Симоном как в исследованиях отдельных авторов (Сляднев, 1952; Логвинов, 1955; Макаренко, 1965; Соловьев, 1965; Смирнов, 1969; Гортинский, 1970; Макаренко, Смирнов, 1973), так и в учебниках по лесоводству (Ткаченко, 1955; Нестеров, 1958; Колпиков, 1962; Атрохин, 1976 и др.) под биогруппой деревьев понималось «сочетание тесно взаимосвязанных и взаимовлияющих друг на друга особей» (Нестеров, 1958, с. 367).

Общепринятое определение биогруппы не содержит каких-либо иных ограничений, кроме указания на близкое стояние и взаимодействие деревьев. Поэтому оно, в принципе, позволяет считать биогруппой любую группу близкорастущих деревьев, независимо от того, когда сомкнулись их кроны, в каких условиях формировались деревья до смыкания, какой механизм был основой их объединения. Иными словами, за основу выделения биогруппы был принят морфологический подход.

Представляет интерес предложение Ю. В. Титова (1978) понимать под биогруппой (элементарной группой) такую совокупность особей одного вида, в которой осуществляются непосредственные пищевые и другие формы взаимодействия

между особями, проявляющиеся в особенностях функционирования и индивидуального развития составляющих группу организмов. Основным условием выделения элементарной группы растений так же, как и ценоэчейки (Ипатов, 1971), Ю. В. Титов считает наличие непосредственного пищевого взаимодействия между особями через среду. Однако эта формулировка тоже не отвечает на вопрос о целостности групп и необходимости (или целесообразности) преемственного подхода к ним.

Впервые попытка обосновать объединение как ведущий процесс в формировании биогрупп деревьев была предпринята А. П. Слядневым (1952) на материалах изучения биогрупп сосны в Брянском лесном массиве. В основу своей идеи он выдвинул факт срастания между деревьями биогрупп. По А. П. Слядневу, «биогруппа представляет сочетание наиболее близко расположенных деревьев, из которых та или иная часть уже срослась корнями, а другая часть находится на каком-то этапе срастания» (1952, с. 16). Однако наряду с таким определением мы находим у него и утверждение о том, что в лесу постоянно происходит перегруппировка деревьев и образование новых биогрупп. Это свидетельствует о противоречивости представлений автора по данному вопросу. Тем не менее он все же считает нужным ориентировать рубки ухода не на разъединение деревьев, а на формирование биогрупп из сближенных наиболее жизнеспособных особей.

В связи с этим небезынтересно отметить и сообщение М. Е. Ткаченко (1955) о том, что кафедрой лесоводства ЛТА (И. И. Шишковым) установлено широко распространенное срастание корневыми системами елей в биогруппах. Срастаются корнями от 3 до 6 деревьев ели. Несколько деревьев объединяются в коллектив, имеющий единый орган в виде общей корневой системы.

Более широкое высказывание по данному вопросу мы находим у В. Г. Нестерова (1961): «В насаждениях сосны, ели, дуба и других пород многие деревья располагаются биогруппами, в последних же они часто срастаются корнями, а некоторые породы и ветвями, образуя комплексные организмы. В этих случаях говорить о внутривидовой борьбе, тем более как о решающем факторе, определяющем отмирание деревьев, совершенно невозможно» (с. 51).

Противоположная рассмотренной концепция наиболее четко изложена В. С. Ипатовым (Ипатов, 1970; Ипатов, Гархова, 1975), полагающим, что в биогруппе деревьев, которая, по его представлению, является одной из форм существования ценоэчейки, отношения между отдельными особями сводятся к взаимоограничению и конкуренции. В таких группах дере-

вьев, где напряженность конкурентных отношений предельна, происходит отпад особей. За счет отпада напряженность конкуренции ослабевает, и центр перезагущения смещается на участки контакта соседствующих групп. Этот процесс по гипотезе В. С. Ипатова идет в лесу постоянно. В работе, выполненной им совместно с Т. Н. Тарховой, проводится та же мысль. Исползованные в работе статистические методы позволяют авторам уверенно констатировать наличие пятен скоплений деревьев большего размера по мере того, как увеличивается возраст древостоев.

В той или иной мере каждая из рассмотренных концепций находит свое отражение как в ранних, так и в более поздних исследованиях. Так, еще Г. Р. Эйтинген (1934), исходя из идеи о перестройке, рекомбинации биогрупп в лесу, рекомендовал при проведении рубок ухода устанавливать биогруппу всякий раз заново, как только возникает необходимость проводить отметку деревьев под рубку. Изучая характер взаимодействия деревьев с помощью методов комбинаторики, В. В. Плотников (1973) делает вывод, что с позиций индивидов пространственная структура древостоя оказывается весьма динамичной. А. А. Макаренко, Н. Т. Смирнов (1973) и В. Г. Внучков (1977), наблюдая биогруппы деревьев в сосняках Казахского мелкосопочника, также пришли к заключению, что в лесу постоянно меняются размеры площади биогрупп, происходит слияние и образование новых биогрупп.

По существу против гипотезы А. П. Сляднева и В. Г. Несетерова высказывались Н. П. Поликарпов и позднее В. В. Миронов, которые придерживались совершенно иной точки зрения на роль срастания корней. Н. П. Поликарпов (1962), основываясь на наблюдениях в сосняках европейской части СССР, писал, что срастание корневых систем и надземных органов не оказывает заметного влияния на процесс изреживания древостоев. По мнению В. В. Миронова (1977), более приемлемым следует считать представление о строгой индивидуальности развития каждого дерева в лесу. Подтверждение последнего он видел в фактах перехода порослевых особей на собственную корневую систему с последующим постепенным отмиранием и разрушением пней и корней материнских деревьев. Ссылаясь на характер формирования сосняков, он приходит к заключению, что у сосны в наибольшей степени срастание корней проявляется в возрасте 40—60 лет, т. е. именно тогда, когда заканчивается дифференциация сосновых насаждений, следовательно, никакого существенного влияния на формирование насаждений срастание корней оказать не может.

Таким образом, пока приходится констатировать, что вопрос о сущности формирования групп деревьев остается еще неясным в самых главных своих аспектах. Отсутствие решения нельзя объяснить ничем иным, как недостатком фактических данных. Это наглядно видно хотя бы уже из того, что до сих пор не было до конца проанализировано важнейшее по своему замыслу и содержанию высказывание основателя отечественного лесоводства Г. Ф. Морозова: «В пределах каждой группы происходит свое расчленение по классам господства, своя борьба за существование, которая, однако, не ведет к уничтожению данного вида или данной породы: каждая группа отстаивает себя от соседней, с возрастом каждая группа становится малочисленной и к возрасту спелости насаждение может приобрести совсем иную структуру... Такая групповая структура и по возрасту, и по породам создает лесу большую устойчивость, большую консервативность формы и внутренней среды» (1926, с. 294). Это высказывание Г. Ф. Морозова в простой и яркой форме показывает возможность анализа групп деревьев с иных биологических позиций, исходя не только из признака близкого стояния особей. Оно убеждает нас в целесообразности поиска новых признаков групп, нового подхода к их выделению в лесу.

В результате широкой распространенности концепции о группах как о постоянно перестраивающихся скоплениях деревьев в лесоводстве был принят принцип непосредственного изучения и воздействия на них. Рекомендации выравнять размещение деревьев в процессе ухода за лесом находят отражение в работах большинства исследователей (Давыдов, Солнцев, 1935; Ткаченко, 1955; Тимофеев, 1957; Кайрюкштитс, Юодвалькис, 1975 и др.), в методическом руководстве «Основные положения по рубкам ухода в лесах СССР» (1970) и в действующих рекомендациях республиканских масштабов. Согласно мнению большинства авторов, лишь в смешанных молодняках из пород, сильно различающихся энергией роста, нужно оставлять однородные группы деревьев. Предложения направленно формировать группы в однопородных насаждениях пока встречаются лишь в небольшом числе работ (Сляднев, 1952; Грибанов, 1965), но они не были достаточно обоснованы и потому остались нереализованными.

Вопрос о сущности формирования групп еще не стал предметом широкого обсуждения у зарубежных авторов. Дело в том, что горизонтальная неоднородность лесных сообществ в работах зарубежных авторов преимущественно характеризуется как узор (pattern), образуемый деревьями (Greig-Smith, Chadwick, 1965; White, 1970; Leeuwen, Maarel, 1971 и др.). Группы деревьев в том плане, как это имело место у

наших отечественных исследователей, за рубежом не обсуждались. В освещении детально проанализировавшего этот факт П. Д. Ярошенко, основной причиной такого состояния вопроса в зарубежной литературе являлось то, что «по почину Кертиса (Curtis), Мак-Интоша (McIntosh) и некоторых других исследователей, главным образом американских, представления о сообществах растений стали заменяться представлениями о континууме (непрерывности) растительного покрова. Это отразилось и на изучении узоров (pattern), которые стали трактоваться в подавляющем большинстве случаев как узоры, образуемые особями отдельных видов или их группами, или, наконец, «обрывками» или «лоскутами» популяций» (Ярошенко, 1974, с. 70). Вопрос о срастаниях и взаимодействии корневых систем деревьев, которому при изучении групп деревьев в нашей стране отводилось особое место, большинством зарубежных исследователей рассматривался без учета группового сложения насаждений (Bormann, 1961; Majer, 1961; Satoo, 1964; Miller, Woods, 1965; Saunier, Wagle, 1965 и др.).

Подводя итоги сказанному о группах деревьев, необходимо отметить следующее. Ни одна из существующих гипотез (о постоянной перекомбинации, перестройке, кратковременности существования групп и, наоборот, о том, что они являются устойчивыми образованиями) пока не может быть отвергнута на основе имеющегося фактического материала. Вполне вероятно, что гипотеза о перестройке групп деревьев справедлива вообще в отношении локальных скоплений деревьев, выделяемых чисто по морфологическим признакам. В то же время предположение о длительной устойчивости групп может оказаться справедливым для отдельных частей таких скоплений, именно и представляющих собою элементарные группы. Если такие элементарные группы действительно есть и они входят в большие скопления деревьев, сохраняя свои индивидуальные свойства, то в этом случае необходимо углубить представление о группах деревьев с тем, чтобы осуществить дифференцированный их анализ.

Несомненно, для продвижения вперед науки о лесе очень важно исследовать проблему о сущности формирования групп. Вполне вероятно, что невыясненность данного вопроса уже создала предпосылки к нарушению самой основы биологической устойчивости лесов. Ведь, как известно, уже около ста лет вся система практического воздействия на лес базируется на представлении о морфологической и функциональной неустойчивости групп, и в процессе ухода за лесом предусматривается обезличивание и разрушение групп для большинства осваиваемых насаждений.

## Краткая характеристика районов исследований

Площадь горных лесов СССР на 70,5% занята хвойными породами, из которых преобладают ель и пихта. По данным сводки «Лесное хозяйство СССР» (1977), доля горных лесов, формируемых этими породами, составляет в северо-западных районах РСФСР 83,5%, в Уральском районе — 39%, Западно-Сибирском районе РСФСР — 40,7%, Украинской ССР — 45,8%, Казахской ССР — 33%, Грузинской ССР — 15,4%,

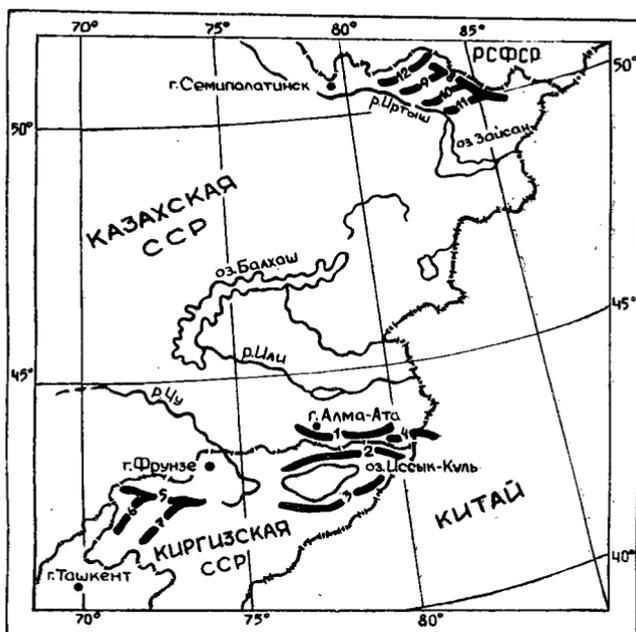


Рис. 1. Районы исследований горных лесов. Хребты: 1 — Заилыйский Алатау; 2 — Кунгей-Алатау; 3 — Терской-Алатау; 4 — Кетмень; 5 — Таласский Алатау; 6 — Угамский; 7 — Пскемский; 8 — Холзун; 9 — Убинский; 10 — Ивановский; 11 — Ульбинский; 12 — Тигирецкий

Киргизской ССР — 17,8%. Следует отметить, что еловые и пихтовые горные леса расположены к тому же в наиболее обжитых частях Советского Союза, где интенсивно ведется лесное хозяйство. Поэтому в плане стоящих перед нами задач именно горные темнохвойные леса заслуживают первоочередного внимания.

Наши исследования велись главным образом в горных еловых и ксерофитных арчевых лесах Тянь-Шаня, а также в

темнохвойных (преимущественно пихтовых) лесах Рудного Алтая, расположенных в пределах двух республик — Казахской и Киргизской ССР. На Тянь-Шане этими исследованиями были охвачены хребты: Заилийский Алатау, Кунгей-Алатау, Кетмень и Таласский Алатау; на Алтае — Ивановский хребет, Ульбинские горы, Курчумский хребет и др. (рис. 1).

В детальном описании всех этих районов нет необходимости, так как история их изучения началась уже около 150 лет назад и за прошедший период накоплено множество посвященных им материалов, в том числе и немало крупных работ (Попов, 1940; Серебряков, 1945; Быков, 1950, 1979; Выходцев, 1956; Гудочкин, Чабан, 1958; Чупахин, 1964, 1970; Соседов, 1967; Бондарева, 1968; Ган, 1970; Соболев, 1972; Кармышева, 1973; Матвеев, 1973; Орлов, 1973; Соколов, 1977; Тазабеков, 1977 и др.). Опубликовано несколько обобщающих сводок, подготовленных группой авторов: «Еловые леса Тянь-Шаня» (1976), «Природные условия и естественные ресурсы Восточного Казахстана» (1978) и др. Наконец, подробный анализ состояния лесного фонда сравнительно недавно был дан в крупнейшей сводке «Леса СССР» (1970). Кроме того, многие детали биологии лесов будут показаны в ходе изложения результатов наших исследований. Поэтому мы лишь кратко остановимся здесь на основных чертах природных условий. Их освещение необходимо и для более глубокого понимания обсуждаемых ниже результатов работы.

Наибольшая сложность при изучении законов формирования горных лесов создается колоссальным разнообразием условий их обитания. Подчеркивая это, еще И. Г. Серебряков (1945) в своей работе, посвященной типам лесов Тянь-Шаня, писал, что здесь «учет комплекса прямодействующих факторов представляет в настоящее время непреодолимые затруднения, так как, во-первых, мы не можем учесть все прямодействующие факторы и, во-вторых, мы еще меньше можем оценить их во взаимодействии и их комплексном влиянии на фитоценоз». Но, как отмечал далее И. Г. Серебряков, и «одновременный учет всех косвеннодействующих факторов при их взаимной замещаемости очень труден и делает практически невозможным построение простой и стройной типологической схемы, основанной на их комплексном взаимодействии» (Серебряков, 1945, с. 140, 141). В дальнейшем сходные с этими мысли высказывались рядом авторов, в том числе и в работах нелесоводственного профиля (Соседов, 1967). Сложность и многообразие горных условий более чем наглядно подтверждаются многочисленными попытками решить для Тянь-Шаня проблему типологии темнохвойных лесов (Дзенс-Литовская, 1933; Родин, 1934а, б; Битрих, 1936; Серебряков,

1945; Быков, 1950; Лысова, 1959; Лысова, Чешев, 1962; Гуриков, 1966; Родионов, 1969 и др.). Если при первых попытках решения такой задачи выделялось лишь 6—7 типов леса, то впоследствии уже до 75. Однако проблема до сих пор остается нерешенной (Ган, 1970б; Грибанов, 1970).

Некоторые достаточно общие для горных областей особенности лесорастительных условий могут быть показаны уже на примере основного района наших стационарных многолетних исследований — хр. Заилийский Алатау (см. рис. 1), который, по образному сравнению академика Б. А. Быкова (1950), своим разнообразием лесорастительных условий не уступает всей европейской части Советского Союза от Черного по Белого моря.

Ель Шренка (*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.) — главная лесообразующая порода лесов Заилийского Алатау, участвует в растительном покрове начиная с 1200 до 2950 м над ур. м., но леса формирует в пределах высот от 1500 до 2700 м (Быков, 1950). По сравнению со всеми остальными хребтами Тянь-Шаня и Джунгарии ширина пояса еловых лесов в Заилийском Алатау наибольшая — 1200 м.

По результатам среднедолголетних наблюдений государственных метеостанций, расположенных в центральной части хр. Заилийский Алатау (Агроклиматический справочник, 1967), нам удалось выяснить следующие особенности разнообразия среды.

С увеличением абсолютной высоты местности температура воздуха в течение вегетационного периода понижается относительно равномерно (рис. 2). Наиболее теплые месяцы — июль и август. Однако, если в этот период среднемесячная температура у нижних высотных границ распространения ели (1200 м) составляет около +21, то близ верхних высотных пределов ее распространения (2800 м над ур. м.) она снижается до +9°, т. е. в два с лишним раза.

В тесной связи с изменением абсолютной высоты местности оказывается и количество выпадающих осадков (рис. 3). Однако распределение их по месяцам и абсолютным высотам носит иной характер, чем для температуры воздуха. В апреле, мае, июне количество осадков увеличивается в пределах абсолютных высот местности до 2000 м над ур. м. Например, в мае у нижних границ распространения ели выпадает около 130 мм осадков, а на высоте 2000 м — 200 мм. Выше 2000 м количество выпадающих в эти месяцы осадков снижается. В июле же, августе и сентябре в пределах пояса ельников количество осадков тем больше, чем выше абсолютная высота местности. Наряду с этим количество выпадающих на склоны атмосферных осадков может варьировать и в зависимости от

ориентации склонов относительно основного направления влагонесущих воздушных масс. Однако, как указывает Чухахин В. М. (1964), хр. Заилийский Алатау представляет собой высокий передовой барьер на пути северных и северо-западных влагонесущих воздушных масс. Благодаря широтному простираению главного хребта и преимущественно меридиональному направлению гребней второго порядка влагонесущие воздушные массы свободно проникают по основным долинам в глубь гор.

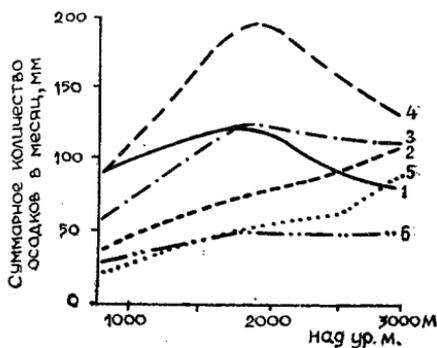
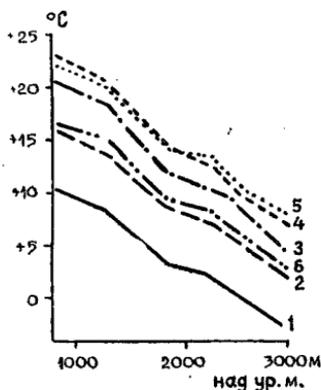


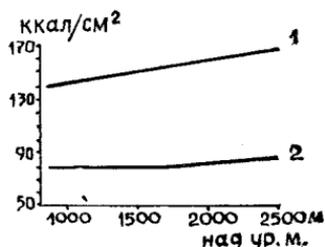
Рис. 2. Изменение среднемесячной температуры воздуха по абсолютным высотам местности в центральной части хр. Заилийский Алатау: 1 — апрель, 2 — май, 3 — июнь, 4 — июль, 5 — август, 6 — сентябрь

Рис. 3. Распределение атмосферных осадков по месяцам и абсолютным высотам в центральной части хр. Заилийский Алатау. Обозначения те же, что и на рисунке 2.

Радиационный режим в отличие от температурного не столь существенно меняется по абсолютным высотам лесного пояса (рис. 4). По среднемесячным данным, в пределах абсолютных высот от 848 до 2516 м над ур. м. колебания фактически поступающего количества прямой солнечной радиации относительно невелики. Наибольшая их амплитуда в мае — июле. Рассчитанные нами коэффициенты вариации соответственно равнялись 10,2 и 7,9%. В эти месяцы погрешность при определении величины прямой радиации на горизонтальную поверхность в результате ее усреднения по высоте над уровнем моря может достигать 5,9—4,6%. В остальные месяцы периода вегетации ошибка за счет усреднения колеблется в пределах 2%. Такое сглаживание различий объясняется повышением облачности с увеличением высоты над уровнем моря.

Вместе с тем общая картина изменчивости радиационного режима существенно корректируется рельефом, что иллюстрирует рисунок 5, составленный нами с учетом материалов местных метеостанций (Справочник по климату СССР, 1967) и разработанных Л. И. Шалатовой (1956) коэффициентов перевода прямой солнечной радиации на склоны. Как видим, месячные суммы поступающей на склоны прямой радиации варьируют в широких пределах в зависимости от ориентации

Рис. 4. Количество прямой солнечной радиации, поступающей за год на горизонтальную поверхность при ясном небе (1) и фактической облачности (2) (По материалам «Справочника по климату СССР», 1967)



и крутизны. В отдельные месяцы только на северных склонах при изменении их крутизны, например от 0 до 40°, различия в поступлении прямой радиации могут достигать 5 ккал/см². Отсюда легко убедиться, что изменчивость радиационного режима в зависимости от экспозиции склонов может намного перекрывать изменчивость, возникающую, как в связи с различиями в приходе радиации по месяцам периода вегетации, так и по абсолютным высотам. Насколько существенно это обстоятельство, можно судить уже из того, что в горных условиях склоны ориентированы очень разнообразно (рис. 6).

В целом сходные с рассмотренными выше пестрота и разнообразие лесорастительных условий весьма характерны и для всех других изученных нами горных территорий. Они отличаются либо более сухим и жарким климатом (Западный Тянь-Шань), либо, наоборот, более влажным и прохладным (Рудный Алтай), а также перераспределением климатообразующих факторов по временам года. Существенно отличаются и подстилающие породы. Например, если в Заилийском Алатау преобладают граниты и порфириды (Боровская, Родионов, 1969), то в Таласском Алатау основной подстилающей породой являются известняки (Кармышева, 1973), нередкие и в Терской-Алатау (Самусенко, 1965; Ройченко, Мамытов, 1970).

Из числа изученных нами районов Тянь-Шаня наиболее контрастно выделяется в климатическом отношении и по основной лесообразующей породе хр. Таласский Алатау. Его отроги вытянуты с востока на запад. Как и у Заилийского

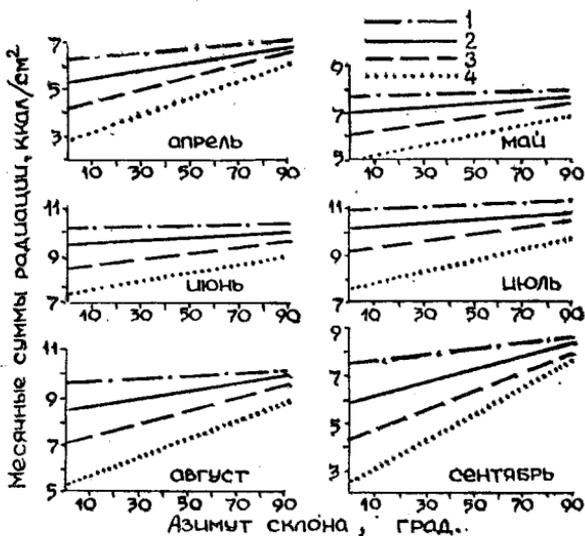


Рис. 5. Возможный месячный приход прямой солнечной радиации на различно ориентированные склоны для широты 42°. Обозначения склонов по крутизне: 1 — 10°, 2 — 20°, 3 — 30°, 4 — 40°

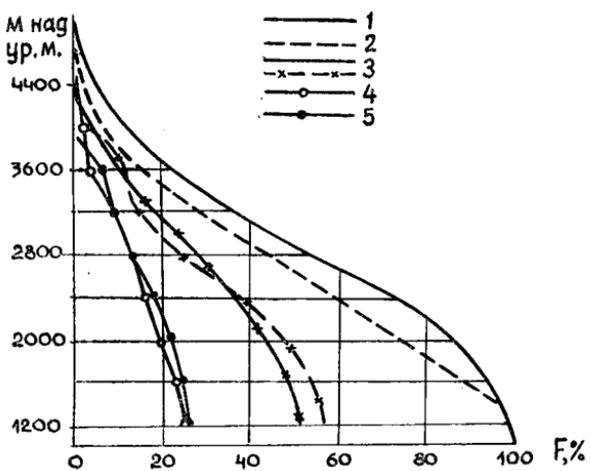


Рис. 6. Распределение площади центральной части северного склона Заилийского Алатау по высоте и ориентации: 1 — весь склон, 2 — бассейн р. Малая Алматинка, 3 — северные склоны, 4 — южные, 5 — восточные и западные (по И. С. Соседову, 1967)

Алатау, они характеризуются сильной расчлененностью рельефа. Климат континентальный. По данным А. Ф. Ковшаря (1969), летом средняя температура воздуха достигает 21,6°, зимой — минус 4,9°. Мощность снегового покрова на северных склонах может доходить до 1,6 м. Среднегодовое количество осадков — 500 мм. Из них на зимнее время приходится 30%, на весну — 46, лето — 8, осень — 16%. Лето, как правило, сухое. По сравнению с Заилийским Алатау в Таласском Алатау регистрируется значительно меньше осадков. В Заилийском Алатау в поясе ельников лишь за период с апреля по сентябрь выпадает до 500 м осадков — годовая норма для Таласского Алатау. Средняя температура воздуха летних месяцев в Таласском Алатау на 4—5° выше, чем в Заилийском. Формирующиеся здесь леса из арчи полушаровидной (*Juniperus semiglobosa* Rql.) занимают высоты 1700—2400 м над ур. м. (Кармышева, 1973).

Кратко остановимся также на районе Рудного Алтая, по широте расположенном на 8—10° севернее Тянь-Шаня. В целом пестрота лесорастительных условий в этом районе определяется действием тех же факторов, что уже были рассмотрены. Их перекомбинация и взаимодействие определяют не менее широкое варьирование условий обитания лесообразующих пород. Но климат здесь еще более прохладен и влажен. Если среднегодовая температура воздуха у подножия Заилийского Алатау близка к 7°, то у подножия хребтов Рудного Алтая — около 5°. Количество же выпадающих осадков по отдельным высотам может достигать 1800 мм/год — почти вдвое больше, чем в Заилийском Алатау. Соответственно и состав лесообразующих пород оказывается другим. В формировании лесов Рудного Алтая, комбинируясь в разных пропорциях, участвуют пихта (*Abies sibirica* Ldb.), ель (*Picea obovata* Ldb.), кедр (*Pinus sibirica* (Rupr.) Maug.), лиственница (*Larix sibirica* (Rupr.) Maug.), береза (*Betula verrucosa* F.), осина (*Populus tremula* L.).

Глубокие отличия климата, лесообразующих и почвообразующих пород, в целом видового состава растительности лесов создают большое разнообразие почвообразовательных процессов. Следует к тому же принять во внимание разнообразие рельефа и взаимодействие всех прочих лесообразующих факторов.

### Выводы

Таким образом, как свидетельствуют литературные источники, в целом с решением проблемы горизонтальной структуры древостоев тесно связывается возможность познания механизмов формирования биогеоценотической, морфологической

**и функциональной структуры лесов, законов их биологической устойчивости; решение задачи построения модели леса, задач интерполяции, экстраполяции и прогноза защитно-охраных, климаторегулирующих свойств леса и их биологической продуктивности; вся стратегия и тактика лесовосстановления, начиная от оценки успешности естественного возобновления и кончая типами лесных культур; теоретические и прикладные задачи рубок промежуточного и главного пользования лесом; теоретические и методологические вопросы таксации леса; решение проблемы классификации типов леса и типов лесорастительных условий, селекции древесных пород, анализа эволюции структуры лесных сообществ и др. Но, как было показано, основные вопросы теории горизонтальной структуры древостоев оказались еще недостаточно разработанными. Остаются дискуссионными фундаментальные вопросы проблемы: о закономерном типе размещения деревьев в лесу; о причинах неравномерного размещения деревьев и характере изменчивости степени естественной разреженности древостоев; о сущности процесса формирования групп деревьев. Поэтому проблема горизонтальной структуры древостоев является одной из узловых, центральных проблем всех тех наук, объектом которых служат леса.**

В отношении горных лесов проблема горизонтальной структуры древостоев выдвигает на сегодняшний день следующие первоочередные задачи исследований, определившие содержание нашей работы: 1) установить закономерно преобладающий тип распределения деревьев в лесах; 2) изучить роль и значение элементарных групп деревьев в лесу; 3) решить задачу количественного анализа размеров и численности фитоэлементов биогеоценотических парцелл лесообразующих пород в горных лесах; 4) разработать и испытать метод моделирования и прогноза норм естественной заселенности площадей лесообразующими породами.

## Глава 2

### ЗАСЕЛЕННОСТЬ ЛЕСНЫХ ПЛОЩАДЕЙ ЛЕСООБРАЗУЮЩИМИ ПОРОДАМИ

Даже при условии наличия одного типа распределения деревьев их лесообразующая роль широко варьирует в зависимости от степени заселенности ими площадей. В этом легко убедиться, глядя на рисунки 7 и 8, где представлены два насаждения с одинаковым групповым типом распределения деревьев, но разной долей участия лесообразующей породы. Таким образом, для осуществления дифференцированного подхода к лесам очень важно учитывать фактическую и возможную заселенность площади лесообразующими породами.

В данной главе мы рассмотрим показатель для оценки заселенности лесных площадей, особенности связей такого показателя с лесорастительными условиями, методику моде-



Рис. 7. Ельник арчовый субальпийский. Хребет Заилийский Алатау, 2700 м над ур. м., склон северный, крутизна 35°. Май 1969 г.



Рис. 8. Ельник мохово-травяной. Хребет Кунгей-Алатау, 2200 м над ур. м., склон северо-восточный, крутизна 25°. Июнь 1969 г.

лирования природной изменчивости норм заселенности горных склонов лесообразующими породами, результаты моделирования и вопросы их практического использования. В качестве основных лесообразующих факторов будут обсуждены косвеннодействующие: абсолютная высота местности, инсоляционная экспозиция склонов, факторы литологического порядка. С ними, как известно (Морозов, 1930; Быков, 1950; Гулисашвили, 1956; Воробьев, 1966; Горчаковский, 1966; Назимова, 1969; Ган, 1970 и др.), весьма тесно связано состояние лесной растительности в горных условиях.

Материалом для разработки методической основы моделирования заселенности лесных площадей служили описания 4770 круговых учетных площадок (по 16 м<sup>2</sup> каждая) на шести пробных площадях и восьми горизонтальных ходах общей протяженностью 32 000 м, заложенных в лесах Центрально-Зайлийского, Жаланаш-Чиликского и Таласского лесорастительных районов Тянь-Шаня.

Фактической основой для построения моделей заселенности площадей лесообразующими породами являлись описания 13 595 учетных площадок по 16 м<sup>2</sup>, заложенных на 32 пробных площадях и на 20 горизонтальных ходах общей протяженностью 208 км. Кроме того, были привлечены материалы работавшей по нашей методике группы лесоустроителей

Казахского лесоустроительного предприятия (описания 10 900 учетных площадок на 109 контрольных выделах). Непосредственными работами по построению моделей охвачено 220 тыс. га.

### Показатель заселенности

Рядом исследователей растительных сообществ для одновременной оценки обилия и равномерности использования площади видом предлагались различные комплексные показатели. Например, произведение встречаемости на проективное покрытие (Pandega, 1961), сумма встречаемости и численности (Curtis, McIntosh, 1951) или другие комбинации (Brown, Curtis, 1952; Понятовская, Сырокамская, 1960; Кауама, 1961; Фрей, 1965, 1966). Но такой подход был признан необоснованным (Greig-Smith, 1957; Ипатов, 1961; Работнов, 1963; Lambert, Dale, 1965; Василевич, 1969 и др.). Как отмечалось большинством авторов, рассматривавших этот вопрос, комбинирование взятых показателей было произвольным. При их сложении и умножении исходные величины имели разные измерения, индексы не поддавались биологическому объяснению.

К числу других методов решения задачи относится предложение судить о численности подростка в лесу по его встречаемости на площадках размером в 4,05 м<sup>2</sup> (Haig, 1931; Sprigg, 1956 и др.). Некоторыми исследователями (Мегалинский, 1963; Петров, 1969) рекомендовалось оценивать занятость площади подростом древесных пород по числу свободных микроплощадок. Другие авторы (Лившиц, Борисова, 1966) считали целесообразным сначала учитывать численность подростка в густых зарослях, а затем измерять общую площадь таких зарослей. Однако, по мнению Ю. А. Злобина, учет численности на основе анализа эмпирической связи численности и встречаемости имеет только региональное, не универсальное значение. Приемы же, основанные на учете количества пустых площадок, по его заключению, не выйдут обоснованными теоретически. Они базируются на оценке только нулевого класса численности и не годятся для практической работы (Злобин, 1972).

Задача осложняется еще и тем, что естественные древостои, как правило, разновозрастны. Поэтому оценивать обилие и характер размещения лесообразующих пород необходимо таким показателем, который позволил бы наиболее полно отразить картину заселенности площади всеми особями вида с учетом их возраста.

Принимая во внимание сказанное выше, для своих исследе-

дований мы выбрали показатель встречаемости лесообразующих пород. Этот показатель, как известно, по единой шкале отражает не только размещение, но и обилие растений (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Yarranton, 1969).

В отличие от других авторов, использовавших учетные площадки размером от 2 до 10 м<sup>2</sup>, нами для оценки встречаемости темнохвойных пород применялись учетные площадки размером 16 м<sup>2</sup>, круглой формы, уменьшающей влияние «краевого эффекта» (Василевич, 1969). Указанный размер учетной площадки был принят близким размеру площадки, приходящейся на одно взрослое дерево хвойных пород в том периоде, когда дальнейшее увеличение этой площади уже не регулируется напряженностью конкурентных отношений между взрослыми деревьями в лесу. Выбор такого размера учетной площадки позволяет оценить встречаемость всех особей лесообразующих пород на уровне взрослых деревьев, так как наличие на площадке даже одной перспективной особи подраста будет свидетельствовать о ее полной занятости в дальнейшем. По этой причине увеличение размера учетной площадки более 16 м<sup>2</sup> нецелесообразно. Уменьшение же размера приведет к тому, что при оценке встречаемости окажутся неизбежными пустые учетные площадки, даже когда на самом деле вся территория насаждения полностью, предельно занята видом и деревья ближе стоять не могут.

Учетная площадка размером 16 м<sup>2</sup> соответствует площади, занимаемой 90—100-летним хвойным деревом в густом древостое. Именно данный возраст был принят как критический при подборе размеров учетной площадки. У деревьев хвойных пород старшего возраста замедляется рост главной оси, утрачивается способность к образованию новых скелетных корней, начинает замедляться рост боковых побегов и сокращается протяженность кроны (Серебряков, 1962). Иными словами, наблюдается резкий спад эдифицирующего влияния.

Обоснованность принятого размера учетной площадки подтверждается и материалами таблиц хода роста сомкнутых древостоев. Чтобы убедиться в том, можно, используя указанные в таблицах данные о численности стволов деревьев, рассчитать средние расстояния между ними, затем вычислить текущий прирост этих расстояний по возрастным периодам и проанализировать его динамику (рис. 9). Анализ динамики позволяет выявить зависимость изменения текущего прироста расстояний между деревьями от возрастного состояния фенотипов хвойных деревьев лишь до определенного периода. Для хвойных пород увеличение расстояния между соседними деревьями связано с возрастом их в среднем до ста лет. К этому

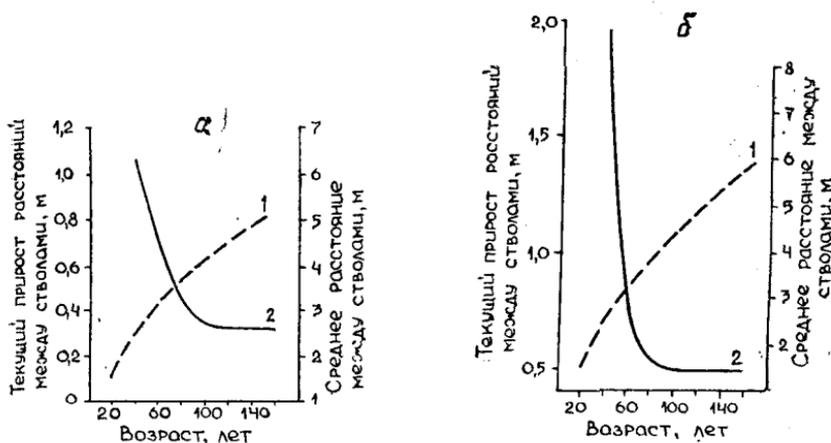


Рис. 9. Расстояние между деревьями (1) и его текущий прирост (2) в сомкнутых древостоях I бонитета: а — лиственницы сибирской (по таблицам В. С. Золотухина, 1967); б — сосны обыкновенной (по таблицам А. В. Тюрина, 1956)

времени оно составляет 4—4,5 м, что и соответствует диаметру учетной площадки размером 16 м<sup>2</sup>.

Наконец, целесообразность выбранного размера учетной площадки подтверждается и материалами по динамике формирования сомкнутых групп деревьев ели Шренка (см. гл. 5). Как будет показано далее, к 90—100 годам в сомкнутых группах в основном заканчивается отпад, вызванный острыми взаимодействиями особей, и на одно дерево в среднем приходится около 16 м<sup>2</sup> площади.

### Связь показателя заселенности с инсоляционной экспозицией склонов

Чтобы выяснить связь выбранного показателя заселенности площади лесобразующей породой с лесорастительными условиями, остановимся вначале на результатах анализа материалов 4 пробных площадей, обследованных в ур. Ассы, хр. Заилийский Алатау, в Жаланаш-Чиликском лесорастительном районе. Пробные площади закладывались на территории, в прошлом занятой 200-летними естественными древостоями ели Шренка. Около 40 лет назад они были подвергнуты сплошной рубке с оставлением семенников в количестве 20—30 штук на гектар. К моменту обследования вырубка успешно возобновилась, но по остаткам пней можно было с уверенностью судить и о распределении стволов в ненарушенном лесу до проведения рубок.

Пробные площади располагались на высоте 2500 м над

ур. м. на северных склонах крутизной около 25°, на равных расстояниях друг от друга (2,5 км). Расстояние между крайними пробными площадями — 10 км.

Чтобы полнее выяснить естественную картину изменчивости встречаемости ели Шренка, фитоиндикация заселенных ею участков велась с учетом наличия пней, стволов и имеющегося перспективного подроста. Учетная площадка считалась занятой елью, если на ней отмечали хотя бы одну перспективную особь подроста, ствол дерева или остатки пня. На каждой пробной площади закладывалась сеть регулярно (через 10 м) расположенных учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>. В качестве показателя инсоляционной экспозиции участков, на которых закладывались учетные площадки, был принят возможный годовой приход прямой солнечной радиации, рассчитываемый для каждой учетной площадки соответственно азимуту и крутизне наклона поверхности.

Задачи обработки собранных данных состояли в анализе корреляции между встречаемостью ели ( $P$ ) и возможным годовым приходом прямой солнечной радиации ( $R$ ), в построении уравнения линейной регрессии встречаемости по радиации, в статистическом анализе корреляции и регрессии. Для этого учетные площадки вначале сортировались по градациям радиации, которые устанавливались с интервалом 10 ккал/см<sup>2</sup>·год. Затем для каждой градации прихода радиации по соотношению числа занятых площадок и их общего количества рассчитывалась встречаемость ели (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Встречаемость ели Шренка в зависимости от инсолируемости участков пробных площадей, заложенных в Заилийском Алатау на территории ур. Ассы, доли ед.

Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> ·год	№ пробной площади (№ выборки)			
	232 (1)	233 (2)	234 (3)	235 (4)
80	0,8333		0,9090	0,8333
90	0,8125	0,9230	0,8372	0,9189
100	0,9183	0,8611	0,7692	0,9107
110	0,7647	0,7623	0,6364	0,8461
120	0,7279	0,5524	0,5678	0,4651
130	0,6121	0,4102	0,4166	0,3462
140	0,2500			0,1429

Результаты корреляционно-регрессионного анализа выборок 1—4 представлены в таблице 2, где приняты следующие условные обозначения:  $\Delta R$  — величина интервала градаций радиации, ккал/см<sup>2</sup>·год;  $N$  — число учетных площадок, зало-

женных на пробной площади;  $M$  — число интервалов радиации;  $\bar{R}$  — средняя для пробной площади величина возможного годового прихода прямой солнечной радиации, ккал/см<sup>2</sup>·год;  $\bar{P}$  — средняя для пробной площади встречаемость лесообразующей породы, доли единицы;  $\sigma_p$  — стандартное отклонение от средней встречаемости;  $r$  — коэффициент корреляции встречаемости с радиацией;  $\sigma_r$  — стандартное отклонение коэффициента корреляции;  $t_{\text{теор}}$  — табличное значение критерия Стьюдента для оценки полученных коэффициентов корреляции;  $t_{\text{ф}}$  — фактическое значение критерия Стьюдента для оценки коэффициентов корреляции;  $a$  — коэффициент уравнения регрессии;  $b$  — свободный член уравнения регрессии.

Достоверность коэффициентов корреляции оценивалась при уровне доверия 0,05 и количестве степеней свободы  $f=n-2$ . Техника статистических расчетов была заимствована у А. К. Митропольского (1971). Расчеты велись на ЭВМ.

Как явствует из таблицы 1, каждой из пробных площадей присущ достаточно широкий диапазон изменчивости встречаемости ели, причем это определяется имеющимся разнообразием инсолируемости участков пробных площадей. По отдельным пробным площадям встречаемость ели на разных участках их территории варьирует в пределах от 14—25 до 80—90%. В среднем же встречаемость ели на пробных площадях оценивается в 63—70%.

Т а б л и ц а 2. Результаты корреляционно-регрессионного анализа (по материалам района Ассы)

Показатель	№ выборки			
	1	2	3	4
$N$	394	392	430	240
$M$	7	5	6	7
$\bar{R}$	110	110	105	110
$\bar{P}$	0,6384	0,7018	0,6393	0,6375
$\sigma_R$	21,0020	15,8110	18,7080	21,6020
$\sigma_p$	0,2309	0,2152	0,1836	0,3149
$r$	-0,8496	-0,9783	-0,9912	-0,8975
$\sigma_r$	0,2359	0,1170	0,0663	0,1972
$t_{\text{теор}}$	2,5710	3,1820	2,4470	2,3850
$t_{\text{ф}}$	3,6020	8,3670	14,9440	4,5510
$a$	-0,0091	-0,0133	-0,0097	-0,0131
$b$	1,6370	2,1680	1,7140	2,0765

Представленные в таблице 2 результаты анализа убеждают в том, что встречаемость ели во всех случаях коррелирует с инсолируемостью участков; теснота связи составляет 85—99% от полной неразрывной, при которой коэффициент корреляции равен единице. На основании этого составлены уравнения регрессий следующего вида:

- выборка № 1:  $P = (-0,0091) R + 1,687$ ;  
выборка № 2:  $P = (-0,0133) R + 2,168$ ;  
выборка № 3:  $P = (-0,0097) R + 1,7104$ ;  
выборка № 4:  $P = (-0,0131) R + 2,0765$ .

Наличие или отсутствие сходства выявленных закономерностей между пробными площадями можно выяснить путем сравнения полученных уравнений регрессии. Для сравнения уравнений вида  $y = ax + b$  рекомендуется (Шторм, 1970) проверить три нулевые гипотезы. Вначале проверяется гипотеза  $H_1$  — о равенстве остаточных дисперсий линейной аппроксимации облака экспериментальных точек, затем гипотеза  $H_2$  — о равенстве коэффициентов уравнений регрессии. В случае, если гипотезы  $H_1$  и  $H_2$  не опровергаются, то сравнение завершается проверкой гипотезы  $H_3$  — о равенстве свободных членов уравнений регрессии.

Выполненные таким способом сравнения уравнений регрессии для всех вариантов пробных площадей ур. Ассы позволили прийти к заключению, что закономерности изменчивости встречаемости ели для них не различаются на уровне значимости 0,05. На этом основании материалы всех пробных площадей ур. Ассы могут быть объединены для расчета единого по региону уравнения регрессии:  $P = (-0,0096) R + 1,6755$ .

Следовательно, изменчивость встречаемости лесообразующих пород в горных насаждениях носит закономерный характер. Она тесно связывается с варьированием среды обитания на участках насаждения. Зависимость встречаемости лесообразующих пород от инсолируемости участков может быть выражена уравнением регрессии. Для разных насаждений со сходными лесообразующими породами, формирующихся в однотипных лесорастительных условиях, имеет место одинаковая зависимость встречаемости лесообразующих пород от варьирования исходных условий среды на участках внутри насаждений.

Все это свидетельствует о том, что пространственная неоднородность горных насаждений в значительной мере определяется неоднородностью среды. Причем влияние последней внутри насаждений устойчиво проявляется в течение существования многих поколений. Это подтверждается сходством закономерностей изменчивости встречаемости лесообразующей породы, прослеженным нами для разных древостоев на отрезке времени, включающем периоды существования взрослого поколения до рубки и его восстановления после рубки. Наконец, на основании рассмотренных материалов может быть сделан вывод о том, что для изучения и прогноза существующих устойчивых закономерностей изменчивости встречаемости

лесообразующих пород на уровне конкретных насаждений можно воспользоваться данными описания учетных площадок, закладываемых по горизонтальным ходам, пересекающим большую совокупность насаждений. В методическом отношении этот вывод важен для нас потому, что он позволяет получить массовый фактический материал, характеризующий закономерности изменчивости встречаемости лесообразующих пород как в целом для высотно-климатического подпооя, так и на уровне отдельных насаждений.

Рассмотрим теперь результаты изучения закономерностей варьирования встречаемости другой лесообразующей породы (арчи полушаровидной) в естественных условиях Таласского лесорастительного района (хр. Таласский Алатау).

Исследования по Таласскому Алатау проводились в районе заповедника Аксу-Джабаглы, где леса арчи полушаровидной распространены весьма широко. Они занимают здесь около 5200 га (Кармышева, 1973). При этом, согласно лесоустроительным материалам заповедника, таксационная полнота арчовников обычно варьирует в пределах 0,4—0,7. В обследованном районе арча формирует преимущественно монодоминантные лесные сообщества. В подлеске участвуют жимолость монетолистная, тянь-шаньская и барбарис продолговатый. На лесных полянах и прогалинах покров по составу растений не отличается от окружающих арчовники луговых участков. В основном это различные группировки суходольных лугов, лугостепей и т. д. Под пологом же деревьев покров представлен теневыносливыми лесными видами — мятликами борovým, узколистным, азинеумой острой, снытью альпийской, бузульником джунгарским, папоротником, василистником малым и др. Под пологом деревьев всегда есть моховой покров (Кармышева, 1973). Деревья арчи, так же как и ели Шренка, располагаются преимущественно густыми группами, неравномерно, но в целом для насаждений сомкнутость полога обычно невысока.

С учетом полученных выводов по темнохвойным лесам из ели Шренка закладка учетных площадок в арчовниках Таласского Алатау выполнялась не на пробных площадях, а по линии горизонтальных буссольных ходов, пересекающих ряд насаждений лесного массива. Горизонтальные ходы располагались в девятом квартале Аксу-Джабаглинского заповедника, древостои которого характеризовались пятым классом возраста, средней высотой 6,5 м при среднем диаметре стволов 20 см. Исследования велись в пределах абсолютных высот 1800—1900 м над ур. м. Встречаемость арчи оценивалась по материалам описания учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>, закладываемых вдоль буссольного хода на расстоянии 10 м друг

от друга. Всего было заложено 881 учетная площадка на трех горизонтальных параллельных ходах. По первому буссольному ходу — 295 площадок, по второму — 202, по третьему — 384.

Задачи обработки собранных данных и формы для расчетов отличались от рассмотренных выше лишь тем, что при обработке материала расчеты велись не по каждой пробной площади отдельно, а по каждому горизонтальному ходу.

Горизонтальными ходами удалось описать довольно широкий диапазон местообитаний арчи. Как видим из таблицы 3, инсолируемость склонов варьирует в пределах 80—

Т а б л и ц а 3. Встречаемость арчи полушаровидной в зависимости от инсолируемости участков горизонтальных ходов

Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> ·год	№ горизонтального хода		
	1	2	3
80	0,7222	—	—
90	0,5454	0,6364	0,8461
100	0,6304	0,7307	0,8148
110	0,6041	0,7291	0,7500
120	0,5277	0,5272	0,6923
130	0,6367	0,4181	0,3684
140	0,4687	0,3863	0,5882
150	0,3333	0,3000	0,2857
160	0,1000	0,1538	—

Т а б л и ц а 4. Результаты корреляционно-регрессионного анализа (по материалам горизонтальных ходов в Таласском Алатау)

Показатель	№ горизонтального хода и соответствующей выборки		
	1	2	3
<i>N</i>	384	295	202
$\bar{M}$	9	8	7
$\bar{R}$	120	125	120
$\bar{P}$	0,5098	0,4852	0,6208
$\sigma_R$	27,386	24,494	21,602
$\sigma_P$	0,1912	0,2080	0,3188
<i>r</i>	-0,8113	-0,9349	-0,8881
$\sigma_r$	0,2210	0,1449	0,2056
$t_{теор}$	2,367	2,447	2,571
$t_\Phi$	3,6175	6,4545	4,3203
<i>a</i>	-0,0067	-0,0079	-0,0090
<i>b</i>	1,1892	1,4774	1,6998

160 ккал/см<sup>2</sup>·год. Явно имеет место и связь встречаемости арчи с инсолируемостью занимаемых местообитаний.

Анализируя таблицу 4, убеждаемся в том, что между встречаемостью арчи и инсолируемостью местоположений связь тесная — 81—93% от полной неразрывной. При этом статистическая оценка коэффициентов корреляции по критерию *t* Стьюдента указывает на существенность связей с достоверной вероятностью 0,95. В соответствии с этим уравнения регрессии встречаемости арчи по инсолируемости склонов имеют вид:

$$\begin{aligned} \text{выборка № 1: } P &= (-0,0057)R + 1,1892; \\ \text{выборка № 2: } P &= (-0,0079)R + 1,4774; \\ \text{выборка № 3: } P &= (-0,0090)R + 1,6998. \end{aligned}$$

Попарное сравнение этих уравнений регрессии между собой было сделано также путем проверки трех гипотез (о равенстве остаточных дисперсий, о равенстве коэффициентов регрессии и равенстве свободных членов уравнений). Оказалось, что уравнения регрессии, полученные в результате статистической обработки имеющихся выборок из Таласского Алатау с достоверной вероятностью 0,95, различаются между собой несущественно.

Таким образом, и данные по Таласскому Алатау подтверждают существование длительно-устойчивой закономерной изменчивости встречаемости лесообразующих пород в зависимости от состояния лесообразующих факторов, что еще раз свидетельствует о целесообразности изучения таких закономерностей путем закладки учетных площадок не на отдельных пробных площадях, а по линии горизонтальных ходов, пересекающих лесные массивы. Такой методический прием позволяет более широко охватить разнообразие изменчивости показателя встречаемости лесообразующих пород в насаждениях. Все сделанные выше выводы касаются не какой-то одной аборигенной породы, но имеют общее значение, так как результаты исследования по ельникам Тянь-Шаня нашли подтверждение и на примере арчи полушаровидной.

### Влияние высотно-климатической поясности

Представляется целесообразным обсудить еще материалы анализа встречаемости ели Шренка по данным, полученным на горизонтальных ходах разных высотно-климатических поясов.

Объектом изучения служил лесной массив в Центрально-Зайлийском лесорастительном районе (бассейн р. Правый Талгар, хр. Зайлийский Алатау). В этом районе закладывалось

пять горизонтальных ходов протяженностью до 4 км и более. На каждом из них учетные площадки (по 16 м<sup>2</sup> каждая) размещались в 10 м друг от друга. Ходы пересекали как лесные, так и нелесные участки. При описании учетных площадок отбраковывались те, которые попадали в снеголавинные лотки, а также расположенные на переувлажненных участках (по руслу ручьев, рек и т. п.). Учетные площадки с выходом скал и камней более чем на 20% поверхности описывались в отдельной ведомости и в данном анализе не использовались.

В соответствии с размещением горизонтальных ходов были получены следующие выборки для них: № 1 — на абсолютной высоте 1400 м, № 2—1550 м, № 3 — 1860, № 4 — 2150, № 5— на 2500 м над ур. м.

Задачи исследований состояли: в анализе корреляции между встречаемостью и возможным годовым приходом прямой солнечной радиации; в построении уравнения линейной регрессии встречаемости ели по радиации; в статистическом анализе результатов оценки корреляции и регрессии и, наконец, в рассмотрении вопроса о характере зависимости коэффициентов и свободного члена уравнения регрессии от абсолютной высоты местности. Вычисление всех основных статистических характеристик для расчета и оценки уравнений регрессии проводилось рассмотренным выше способом.

**Т а б л и ц а 5. Результаты корреляционно-регрессионного анализа по материалам горизонтальных ходов в бассейне р. Правый Талгар Центрально-Зайлийского лесорастительного района**

Показатель	№ выборки и абсолютная высота, м над ур. м.				
	№ 1— 1400	№ 2— 1550	№ 3— 1860	№ 4— 2150	№ 5— 2500
$\Delta R$	15	10	10	10	10
$N$	308	182	574	190	356
$M$	4	6	9	6	7
$\bar{R}$	82,5	95,0	100,0	95,0	100,0
$\bar{P}$	0,0343	0,2226	0,3264	0,3843	0,3204
$\sigma_R$	19,364	18,708	27,386	18,708	21,602
$\sigma_P$	0,0175	0,1049	0,1948	0,1839	0,1090
$r$	-0,9974	-0,8504	-0,9278	-0,6970	0,8983
$\sigma_r$	0,0510	0,2631	0,1410	0,3585	0,1965
$t_{теор}$	4,303	2,776	2,262	2,447	2,365
$t_\Phi$	19,561	3,2322	6,5798	1,9441	4,5697
$a$	-0,0009	-0,0048	-0,0066	-0,0068	0,0045
$b$	0,1088	0,6759	0,9861	1,0351	-0,1328
$\sigma_0^2$	0,000002	0,0038	0,0060	0,0218	0,0028

Из данных таблицы 5 видно, что значимость коэффициента корреляции во всех случаях выполняется на уровне доверия 0,1 и в четырех случаях (выборки № 1, 2, 3, 5) — на уровне 0,05. Зависимость встречаемости ели от теплообеспеченности склонов для всех изученных высотно-климатических поясов остается высокой. Теснота связи характеризуется коэффициентом корреляции, близким к 1,0. У верхних высотных границ распространения ельников знак связи меняется с отрицательного на положительный. Это указывает на то, что ель здесь предпочитает более теплообеспеченные склоны.

В соответствии с приведенными в таблице 5 данными уравнения регрессии встречаемости ели по количеству приходящей прямой солнечной радиации имеют следующий вид:

$$\begin{aligned} \text{выборка № 1: } P &= -0,0009 \cdot R + 0,1088; \\ \text{выборка № 2: } P &= -0,0048 \cdot R + 0,6759; \\ \text{выборка № 3: } P &= -0,0066 \cdot R + 0,9861; \\ \text{выборка № 4: } P &= -0,0068 \cdot R + 1,0351; \\ \text{выборка № 5: } P &= +0,0045 \cdot R - 0,1328. \end{aligned}$$

Характер изменчивости коэффициентов и свободных членов уравнений регрессии в зависимости от абсолютной высоты местности иллюстрируется рисунком 10. Как видим, данная зависимость представляет собой плавную кривую параболического типа. На основании

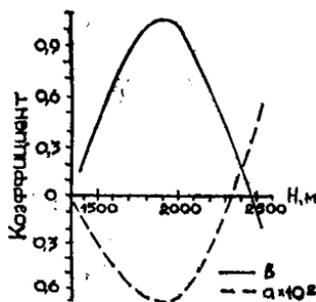


Рис. 10. Изменение величины коэффициента (a) и свободного члена (b) уравнения регрессии в зависимости от высоты местности (H)

такого графика можно легко и быстро интерполировать значения коэффициентов и свободных членов уравнений. Тем самым решается задача оценки и прогноза встречаемости лесообразующих пород в пределах всего диапазона как непосредственно обследованных, так и промежуточных высот.

Сравнивая характер изменчивости встречаемости ели Шренка в двух рассмотренных лесорастительных районах Тянь-Шаня (Центрально-Зайицком и Жаланаш-Чиликском), можно отметить следующее. В Жаланаш-Чиликском районе (бассейн р. Ассы) на абсолютной высоте 2500 м над

ур. м. связь встречаемости ели с теплообеспеченностью склонов имеет отрицательный знак (см. табл. 2). В лесах же Центрально-Зайицкого района (бассейн р. Правый Талгар), наоборот, эта связь положительная (см. табл. 5, выборка № 5). Такие отличия вызваны климатическими особенностями

условий обитания ели в рассмотренных регионах. Ельники Центрально-Занлийского района находятся вблизи мощных вечных ледников и снежников, располагающихся в области Талгарского горного узла и самой высокой вершины хребта — пика Талгар (около 5000 м над ур. м.). Стекающие с ледников и снежников холодные массы воздуха способствуют образованию выраженного дефицита тепла воздуха, что и было отражено результатами корреляционного анализа. Ельники же Жаланаш-Чиликского района не имеют близкого соседства с вечными ледниками, и потому здесь изменчивость встречаемости лесообразующей породы иная. Эти факты позволяют наряду с устойчивостью выявленных связей констатировать их региональный характер, другими словами, выявленные закономерности могут распространяться только на районы с определенными климатическими условиями.

Таким образом, встречаемость лесообразующих пород закономерно связана с теплообеспеченностью и абсолютной высотой местности. В пределах каждого высотного-климатического подпояса, как внутри насаждений, так и в целом подпояса, эта зависимость остается сходной, длительно-устойчивой, тесной. Она может моделироваться и прогнозироваться. Связь встречаемости лесообразующих пород с косвеннодействующими факторами носит региональный характер, и потому при экстраполивании установленных зависимостей необходимо уточнение района их действия. Наконец, следует отметить и тот факт, что для определения встречаемости хвойных пород можно применять учетные площадки размером 16 м<sup>2</sup>, позволяющие объективно оценивать заселенность площади лесообразующей породой.

### **Значение литологических условий**

Концепция о почве как о самостоятельном теле природы, положенная в основу географо-генетического учения о почвах В. В. Докучаевым (1949), результаты ее углубления и развития, полученные Н. М. Сибирцевым, П. С. Коссовичем, Г. Н. Высоцким, К. К. Гедройцом и многими другими, в целом позволяют рассматривать почву как продукт совокупной деятельности грунта, климата, растительности и живых организмов, возраста страны и рельефа местности.

Выше была рассмотрена роль рельефа в распределении лесообразующих пород. Этот косвеннодействующий фактор, как известно, регулирует перераспределение тепла, влаги, а отсюда и водно-растворимых соединений, коллоидных и твердых частиц почвы (Добровольский, 1968). Была показана роль высотного-климатической поясности в изменчивости характера

распределения деревьев, а поясность, как известно, определяет общую направленность почвообразующих процессов. Из этого вытекает необходимость следующим этапом обсудить значение почвообразующих пород в характере перераспределения деревьев в горных лесах.

В опубликованных работах последнее время встречается особенно много указаний на то, что почвообразующие породы наряду с климатом и рельефом местности оказывают весьма существенное влияние на распределение лесных сообществ в целом, их породный состав, среднюю густоту и продуктивность (Лысова, Чешев, 1959; Игошина, 1964; Горчаковский, 1965; 1968; Зубарева, Фирсова, 1965; Боровская, Родионов, 1969; Бирюков и др., 1971; Милкина, 1973; Чешев, 1976 и др.). По литературным данным, наиболее контрастные отличия в состоянии растительного покрова наблюдаются в зависимости от степени варьирования карбонатности подстилающих пород. Это объясняется прежде всего тем, что почвы на карбонатных породах (известняках, доломитах и т. п.) имеют менее кислую среду, они рыхлые и чаще сухие из-за фильтрации влаги в нижние слои через глубокие трещины и пустоты. Наоборот, почвы, формирующиеся на продуктах выветривания гранитов или гнейсов, более кислые, с повышенной влажностью. В целом карбонатные почвы считаются более богатыми.

Несмотря на относительно хорошую изученность характера влияния почвообразующих пород на усредненные показатели видового состава, продуктивности, густоты стояния деревьев в лесах и т. д., данные о значении почвообразующих пород в регулировании размещения деревьев внутри насаждений пока отсутствуют. Слабо изучена и степень влияния каменистости поверхности склонов на заселенность их лесообразующими видами. Эти вопросы мы рассмотрим на примере ельников Тянь-Шаня, основываясь на данных наших исследований.

Указания на существенную роль карбонатности почв в лесообразовательном процессе на Тянь-Шане имеются в ряде работ (Лысова, Чешев, 1959; Боровская, Родионов, 1969; Чешев, 1976). По данным Л. С. Чешева, при прочих равных условиях к моменту созревания и спелости в сомкнутых ельниках по гранитам сохраняется больше стволов. К столетнему возрасту ельники по гранитам имеют в среднем по 1 га на 76 деревьев больше, чем ельники по карбонатным почвам. Л. С. Чешев объясняет это тем, что в ельниках по известнякам процесс естественного изреживания идет более интенсивно, а на гранитах он замедлен. За счет большего количества сохраняющихся особей и общая продуктивность ельников по гранитам оказывается выше.

Составленные Л. С. Чешевым таблицы хода роста отражают специфику заселенности лесных площадей лишь для того крайнего случая, когда вся площадь полностью занята породой и она формирует предельно сомкнутый древостой. Но, как мы уже могли убедиться, разнообразие заселенности лесных площадей в природе очень велико, поэтому необходимо рассмотреть, как варьирует заселенность участков древостоев и всей их площади в связи с отличием подстилающих пород. Для обсуждения данных вопросов остановимся на материалах двух площадей.

Возраст древостоев — 80 лет. На пробной площади в ельнике на карбонатных почвах средняя высота древостоя составляла 25,6 м, средний диаметр — 33,6 см, полнота — 0,4 и запас древесины — 200,6 м<sup>3</sup>/га. В отличие от этого на пробной площади в ельнике по гранитам средняя высота деревьев была равна 20,3 м, диаметр—39,7 см, полнота древостоя—0,8, а запас — 334,8 м<sup>3</sup>/га. Характеристика почвенных разрезов и живого напочвенного покрова приводится ниже:

Глубина горизонта,

Ельник на карбонатных почвах

**А<sub>0</sub>** 0—0,5  
см

Рыхлый опад из мха, хвои, веток, шишек, чешуи шишек и травы

0,5—1,5

Полуперегнивший опад

1,5—2,6

Перегнивший опад черного цвета, рыхлый, влажный, мелкозернистой структуры, пронизан корнями

**А** 2,5—28,0

Бурый, тяжелосуглинистый, влажный, рыхлый, зернистой структуры, без включений, обильно пронизан корнями ели и трав диаметром до 2 см, переход резкий

**В** 28,0—37,0

Светло-коричневый, тяжелосуглинистый, влажный, рыхлый, зернистый, без включений, пронизан корнями ели диаметром до 1,5 см, вскипает с глубины 28 см, переход постепенный

**С** 37,0—100,0

Палевого цвета, сухой, глинистый, крупнокомковатой структуры, плотный, без включений, слабо пронизан корнями, вскипает на всю глубину.

Подлесок: из шиповника (высотой до 1,5 м), малины (0,5), ивы (2), жимолости (1,6), единично—рябины (2 м).

Покров: высотой 0,5 м, с проективным покрытием 50%; из сныти, кодонопсиса, злаков, василистника, лигулярии, тмина, мышинного горошка.

Глубина горизонта,  
см

Ельник на кислых почвах

**А<sub>0</sub>** 0—1

Рыхлый опад из хвои, веток, листьев, шишек и их чешуек

1,0—2,5

Полуперегнивший опад

2,5—4,0

Перегнивший опад, зернистой структуры, серого цвета

**А** 4,0—18,0

Темно-бурый, почти черный, влажный, рыхлый, зернистой структуры, тяжелосуглинистый, с редкими вкраплениями дресвы и камней от 0,5 до

В 16,0—38,0

3 см, книзу уплотнен, переход постепенный, пронизан корнями ели и травянистых растений диаметром от 0,1 до 4 см

Светло-бурый, местами коричневый, влажный, плотный, тяжелосуглинистый, ореховатой структуры, с включением дресвы 1,0—1,5 см в диаметре, корней мало, переход резкий

С 38,0—88,0

Светло-коричневый, сухой, плотный, крупнокомковатой структуры, с частыми включениями камней и дресвы 1—10 см в диаметре.

Подлесок: из малины (высотой до 0,5 м), шиповника (1,5 м)

Покров: высотой 30 см, с проективным покрытием 20%; из василистника, сныти, папоротника, лигулярии, герани, кодонопсиса, различных злаков; моховой покров имеет проективное покрытие 10%.

Как видим, в ельнике на карбонатных подстилающих породах соляная кислота вскипает уже на глубине 28 см. Мощность гумусового горизонта здесь оказалась большей, что свидетельствует о богатстве формирующихся почв. Данный факт подтверждается и тем, что бонитет древостоя на карбонатных почвах оказался выше на один класс. О том же свидетельствуют разнообразие видового состава подлеска, большая высота и проективное покрытие травостоя. Однако оказалось, что общая продуктивность древостоя на карбонатных почвах, ниже, чем на кислых. В этом можно убедиться, сравнивая не только запас древесины, но и среднюю заселенность пробных площадей лесообразующими породами, а также характер заселенности участков пробных площадей в зависимости от степени их инсолируемости. Встречаемость ели оценивалась на учетных площадках размером 16 м<sup>2</sup>.

Разница заселенности пробных площадей оказалась значима на уровне 1%. На карбонатных почвах встречаемость ели в среднем на 22,6% ниже. При этом закономерные отличия в средних оценках по пробным площадям складываются из различий в заселенности участков разной инсолируемости. Например, на участках с возможным годовым приходом прямой солнечной радиации от 40 до 60 ккал/см<sup>2</sup>·год на карбонатных почвах встречаемость ели была равной 47,8%, а на почвах по гранитам — 69,3%, т. е. на 21,5% выше. Для участков, получающих 61—80 ккал/см<sup>2</sup>·год, встречаемость ели составила соответственно 53,1 и 84,4%, т. е. на почвах по гранитам она оказалась выше на 31,3%.

Таким образом, карбонатность почвообразующих пород определяет весьма существенные различия в размещении деревьев по площади насаждений. Кроме того, ее влияние в лесу осуществляется дифференцированно, в тесной взаимосвязи с другими факторами, действующими на участках насаждений.

Средняя же оценка заселенности всей площади насаждения лесообразующей породой складывается как итог всего разнообразия исходной среды на участках леса. Это должно учитываться как при исследованиях лесов, так и при моделировании пространственной структуры лесных древостоев.

В целом рассмотренные выше материалы позволяют объективно ставить вопрос о моделировании и прогнозировании заселенности лесных площадей на основе эмпирических результатов изучения характера естественной изменчивости встречаемости лесообразующих пород в зависимости от среды их обитания. Однако очевидно, что наряду со всеми рассмотренными выше факторами оценка встречаемости пород может варьировать и в результате влияния каменистости склонов.

Поскольку выход камней и скал на поверхность в горах — явление распространенное, следует оценить степень влияния этого фактора, что позволит вносить необходимые поправки при исследованиях.

Материалом для анализа роли каменистости склонов могут служить учетные площадки, дополнительно заложенные при описании тех же горизонтальных ходов, которые были рассмотрены в данной главе для Центрально-Зайлийского лесорастительного района. Эти горизонтальные ходы прокладывались в диапазоне абсолютных высот от 1400 до 2300 м над ур. м. Поэтому собранные на них материалы оказались представительны для всего основного диапазона абсолютных высот, в пределах которых размещается лесной пояс.

Учетные площадки сортировались по выходу скал и камней. Далее определялась средняя встречаемость лесообразующей породы по каждой градации каменистости склонов и ее ошибка. Сравнивались вычисленные доли встречаемости. Весь анализ был проведен с применением учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup> (табл. 6).

Результаты позволяют отметить следующее. Каменистость поверхности учетной площадки свыше 20% существенно сказывается на встречаемости лесообразующей породы. Это подтверждается статистически достоверной разницей средних оценок встречаемости. Так, если при 20% выхода камней на поверхности учетных площадок оценка встречаемости лесообразующей породы составила в среднем 52,9%, то с увеличением выхода камней она снизилась до 29,9% (см. табл. 6, строка 2). Наблюдаемая разница (23%) существенна на 1- и 5-процентном уровне доверия, так как фактически величина критерия Стьюдента (4,01) больше табличной. Вместе с тем оказывается, что в диапазоне изменчивости каменистости склонов от 21 до 100% оценки встречаемости лесообразующей

Таблица 6. Результаты анализа влияния каменности поверхности почвы на оценку встречаемости лесообразующей породы

Выход камней на поверхность учетной площадки, %	Встречаемость лесообразующей породы, %	Ошибка вычисленной доли встречаемости, %	Разность долей встречаемости, %	Ошибка разности долей, %	Число степеней свободы для оценки разности	Фактическое значение критерия Стьюдента
0—20	52,9	2,4	23,0	5,7	510	4,01
21—40	29,9	5,2	3,4	9,7	108	0,35
41—60	33,3	8,2	10,0	10,4	74	0,96
61—80	23,3	6,5	12,7	11,6	66	1,10
81—100	30,0	9,6				

Примечание. Табличное (критическое) значение критерия Стьюдента соответственно равно: для уровня 0,05—2,01, для уровня 0,01—2,68.

породы отличаются несущественно. В этом можно убедиться сравнивая представленные в таблице 6 фактические и табличные значения критерия Стьюдента для вариантов градаций выхода камней: 21—40, 41—60, 61—80, 81—100%.

На основании статистического анализа можно объединить исходные данные, собранные по градациям выхода камней в диапазоне от 21 до 100%, и определить по ним среднюю встречаемость лесообразующей породы. Она оказалась равной  $29,8 \pm 3,4\%$ .

Таким образом, было установлено, что при каменности поверхности учетных площадок до 20% средняя встречаемость лесообразующей породы оказалась равной 52,9%. С увеличением каменности более 20% встречаемость снизилась в среднем до 29,8%. Следовательно, выход камней и скал на более чем 20% поверхности учетной площадки снижает оценку встречаемости лесообразующей породы в среднем на  $23,1 \pm 4,2\%$ . В этом случае поправочный коэффициент на каменность поверхности учетных площадок применяемого размера равен 0,56. Данный коэффициент может использоваться, когда выход скал и камней на поверхности учетных площадок превышает 20%.

### Особенности построения и проверки моделей заселенности лесных площадей

Все рассмотренные выше материалы и выводы по ним доказывают реальность решения задачи эмпирического моделирования и прогнозирования заселенности лесных площадей

лесообразующими породами. В основу построения моделей должны быть положены результаты фитоиндикации. При этом в качестве учитываемых моделями основных факторов среды целесообразно принять косвеннодействующие. При анализе заселенности лесных площадей следует ориентироваться на неравномерное сложение лесных сообществ и на то, что горизонтальная заселенность лесных площадей в природе варьирует очень широко. Оптимальным показателем степени заселенности площади является встречаемость лесообразующей породы. Причем для изучения встречаемости хвойных пород целесообразно использовать учетные площадки размером 16 м<sup>2</sup>. Анализ основных закономерностей изменчивости встречаемости лесообразующих пород нужно вести не на пробных площадях, а по материалам обследования горизонтальных ходов, прокладываемых по высотно-климатическим подпоясам.

Исходя из вышеизложенного, можно предложить следующую методику построения и проверки региональных моделей заселенности лесных площадей.

На первом этапе работы осуществляется выбор места и сбор фактического материала. Место сбора материала выбирается в центре лесорастительного района. Здесь подбираются несколько соседних ущелий или макросклон хребта, где леса формируются естественно, а разнообразие лесорастительных условий представлено наиболее полно. При наличии гарей и вырубок необходимо, чтобы по остаткам пней и стволов на них можно было бы восстановить картину естественного заселения породами.

Для подобранного макросклона определяется верхняя и нижняя высотные границы распространения лесов. В пределах этого диапазона через каждые 200 м прокладывается несколько горизонтальных ходов. Нижний и верхний из них приуро-

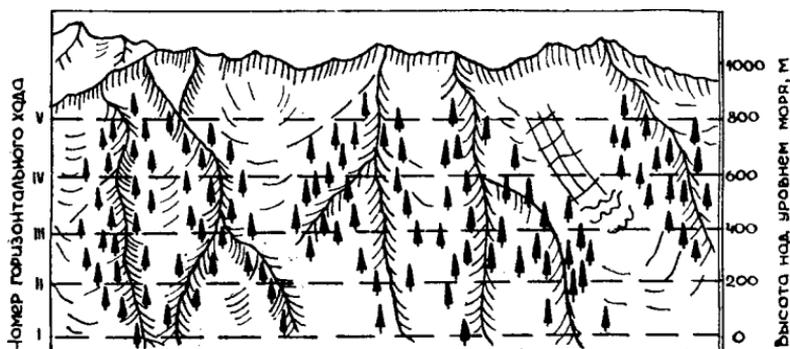


Рис. 11. Схема размещения горизонтальных ходов на макросклоне

чиваются к высотным границам распространения лесов (рис. 11). Длина горизонтального хода принимается равной 6—7 км. Ходы прокладываются с помощью высотомера анероидного типа и должны пересекать как лесные, так и нелесные участки.

Одновременно с прокладкой ходов на них закладываются круговые учетные площадки (для темнохвойных лесов — размером 16 м<sup>2</sup>, т. е. 4,5 м в диаметре). Центры учетных площадок устанавливаются в случайном порядке. Всего по одному горизонтальному ходу закладывается около 600 и более учетных площадок с таким расчетом, чтобы они охватывали как можно более разнообразное изгибы рельефа. Все они описываются в перечетных ведомостях с указанием номера хода по следующей форме ведомости описания учетных площадок на горизонтальном ходе:

Горизонтальный ход № \_\_\_\_ . Абсолютная высота \_\_\_\_ м.

Наименование (или №) лесорастительного района \_\_\_\_

№ учетной площадки	Азимут склона, град.	Крутизна склона, град.	Огметка (+или-) о наличии на учетной площадке	
			основной лесообразующей породы	лисбой лесообразующей породы (основной или сопутствующей)

На каждой учетной площадке измеряются азимут и крутизна склона. Площадка относится к числу занятых породами, если на ней имеется ствол, пень, самосев или подрост, который в перспективе мог бы сформировать не менее одного дерева. Для оценки жизненного состояния и перспективности подраста (после закладки учетной площадки) используются поправочные коэффициенты, подобные применяемым в разработанных шкалах для оценки успешности естественного возобновления. Для наглядности рассмотрим пример.

На обследованной учетной площадке, расположенной под пологом леса, имеется пять особей подраста пихты высотой до 20 см. По данным Казахского лесоустроительного предприятия, поправочный коэффициент на сохранность в условиях Рудного Алтая под пологом леса для подраста пихты высотой до 20 см равен 0,2. Умножив это число на количество подраста (5 шт.), получаем 1,0. Следовательно, на учетной площадке может сохраниться не менее одной особи пихты, поэтому площадка должна быть отнесена к числу занятых пихтой.

При закладке учетных площадок пропускаются: снеговинные лотки, переувлажненные участки (прирусловые, забо-

лоченные, с выклиниванием грунтовых вод и т. п.) и участки с выходом скал на поверхность более 20%.

Для описания экспозиции и отграничения учетных площадок предлагается приспособление, принципиальная схема которого дана на рисунке 12. В комплект приспособления входят две соединенные шарниром планки 1 и 2; компас с подвижной шкалой 4; уровень 3; градуированная рейка 6. При работе нижняя планка 2 ориентируется по направлению склона на учетной площадке, а верхняя по уровню 3 горизонтально. Устанавливая «север» шкалы компаса против магнитной стрелки

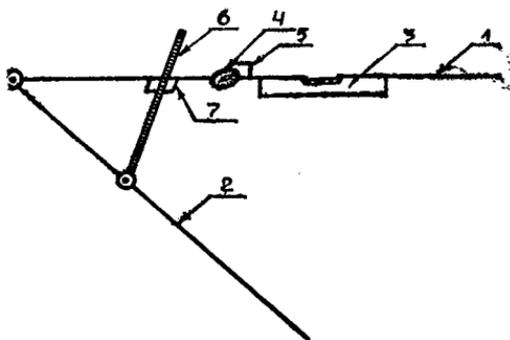


Рис. 12. Схема приспособления для определения параметров учетных площадок (описание см. в тексте)

ки, отсчитываем азимут склона против закрепленной на верхней планке индикаторной стрелки 5. Крутизна склона отсчитывается по рейке 6 против ее направляющей скобы 7. Нижняя планка представляет собой раздвижные рейки или трубки, что позволяет при необходимости использовать приспособление для отбивки учетных площадок. С использованием этого устройства определение азимута, крутизны и отбивка одной круговой площадки занимают 15—20 с.

В камеральных условиях для каждой площадки с учетом азимута и крутизны ее наклона определяется возможный годовой приход прямой солнечной радиации (рис. 13). По оси абсцисс на графике отложен азимут склона, по оси ординат — количество приходящей радиации. Линии зависимости прихода радиации от азимута склона проведены для соответствующих градаций крутизны склона, которая указана в разрывах линий. Для определения прихода радиации необходимо восстановить перпендикуляр к оси абсцисс от точки, соответствующей азимуту склона, до пересечения с линией, соответствующей крутизне склона. Затем от точки пересечения опустить перпендикуляр к оси ординат. В месте пересечения его с осью ординат взять отсчет количества приходящей радиации.

По окончании этой работы отдельно по каждому горизонтальному ходу путем составления таблиц ведется сортировка учетных площадок. Для каждого хода такие таблицы составляются по основной лесообразующей породе и по всей совокупности участвующих пород. Они имеют следующий вид:

Результаты обследования горизонтального хода

Градации прихода прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> ·год	Общее число заложенных учетных площадок	Число занятых породой площадок	Встречаемость лесообразующей породы, %
67,6—82,0	316	139	43,9
82,6—97,5	242	91	37,3
...	...	...	...

Далее по каждой из таблиц, составленных по указанной форме, общеизвестным методом скользящей средней производится выравнивание величин встречаемости пород по фактору прихода радиации. Затем составляется итоговая двухфакторная таблица встречаемости лесообразующих пород в зависимости от абсолютной высоты местности и прихода прямой солнечной радиации:

Статистически выравненные оценки встречаемости лесообразующей породы

Градации прихода прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> ·год	Абсолютная высота, м над ур. м.				
	1700	1850	2000	2300	2600
	Встречаемость, %				
67,2—82,7	18,6	41,7	64,0	42,6	48,4
82,6—97,6	15,5	35,9	57,3	48,3	43,2
...	...	...	...	...	...

Таких таблиц составляется две: по основной лесообразующей породе и по всей совокупности лесообразующих пород. Двухфакторные таблицы строятся на материалах ранее составленных однофакторных таблиц, отражающих характер зависимости по отдельным высотам.

Шаг радиации устанавливается в пределах 16—20 ккал/см<sup>2</sup>. В среднем при сборе материала нужно стремиться набрать по каждой градации радиации около 100 учетных площадок. Но при условии статистической надежности оценок встречаемости

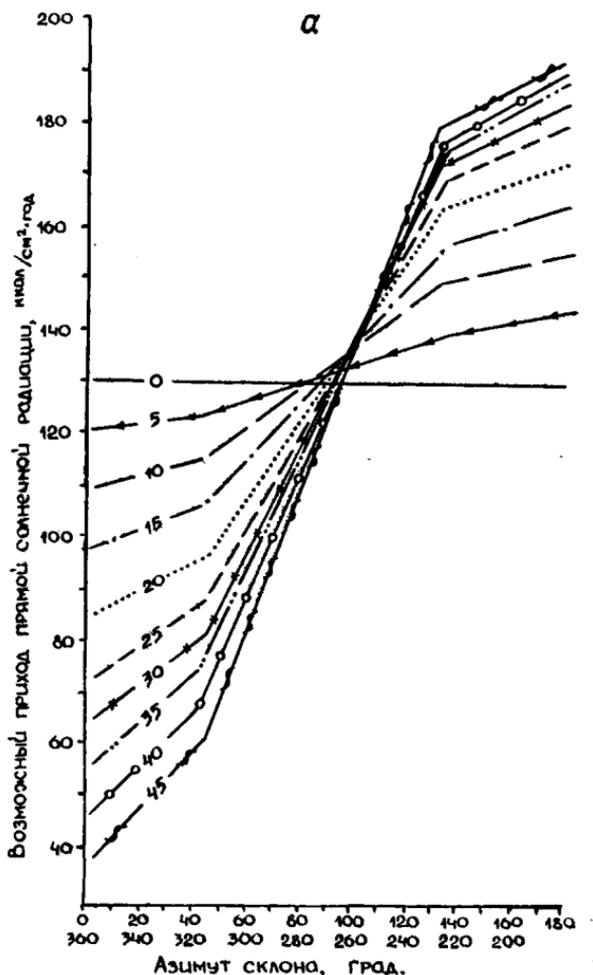
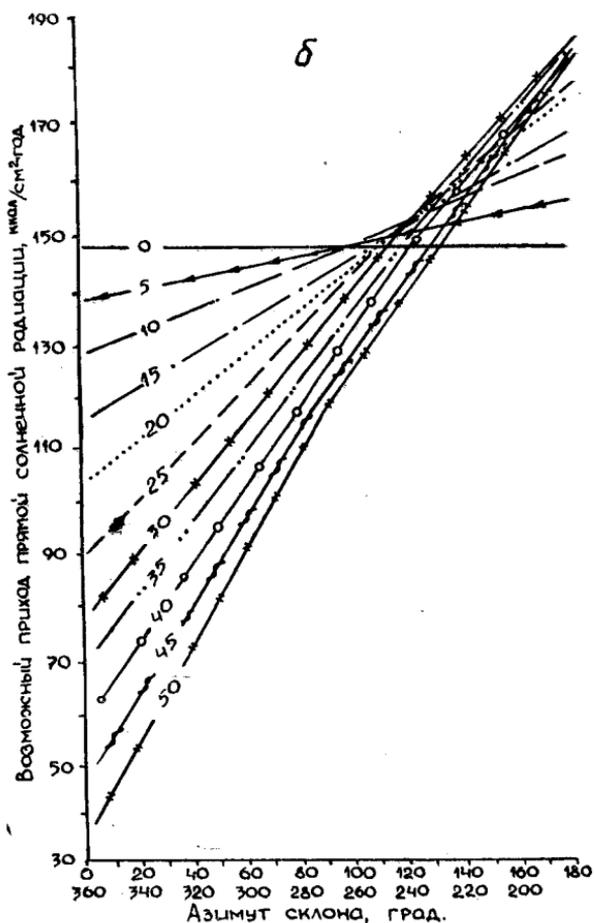


Рис. 13. Возможный годовой приход прямой солнечной радиации на различно ориентированные склоны для условий Рудного Алтая (a) — на основе материалов Ю. Г. Симонова (1956) и «Справочника по климату СССР»

пород можно ограничиться и меньшим их количеством. Представляется достаточным, чтобы модель позволяла прогнозировать заселенность с точностью до единицы состава насаждений (т. е.  $\pm 10\%$  долей встречаемости породы). Надежность долей встречаемости проверяется обычными статистическими способами по критерию Стьюдента. Если устанавливается недостаточная достоверность вычисленных долей, то количество взятых площадок увеличивается путем дополнительного сбора материала.

Далее на основе материалов двухфакторных таблиц строят-



(1967) и Северного Тянь-Шаня (б) — на основе материалов В. Л. Шульца (1956) и «Справочника по климату СССР» (1967)

ся графики зависимости встречаемости пород от состояния лесообразующих факторов.

Для построения графиков по оси абсцисс откладывается абсолютная высота местности, по оси ординат — встречаемость лесообразующей породы. Линии зависимости встречаемости пород от высоты местности проводятся для соответствующих уровней прихода солнечной радиации. Последняя указывается в разрывах линий. Построенные графики в дальнейшем и используются как модели естественной встречаемости пород, с помощью которых осуществляется прогноз.

Чтобы с помощью графических моделей определить воз-

можную встречаемость пород, нужно вычислить величину возможного годового прихода прямой солнечной радиации на склон данной ориентации и крутизны. Это делается способом, показанным выше для расчета прихода радиации на учетную площадку. Затем на графике модели встречаемости лесообразующей породы необходимо восстановить перпендикуляр к оси абсцисс от точки, соответствующей абсолютной высоте местоположения обследуемой площади, до точки пересечения с линией, соответствующей приходу радиации на обследуемую площадь. Далее от точки их пересечения опускается перпендикуляр к оси ординат. Место его пересечения с осью служит отсчетом возможной встречаемости лесообразующей породы.

Построенные рассмотренным выше способом модели годятся для нормально увлажненных горных склонов с выходом скал и камней на поверхность до 20%. Если каменистость поверхности склонов оказалась выше 20%, то рассчитанные по моделям оценки встречаемости лесообразующих пород должны быть умножены на соответствующий поправочный коэффициент. Для этого, как уже было показано на материалах исследования ельников Тянь-Шаня, можно рекомендовать коэффициент 0,5.

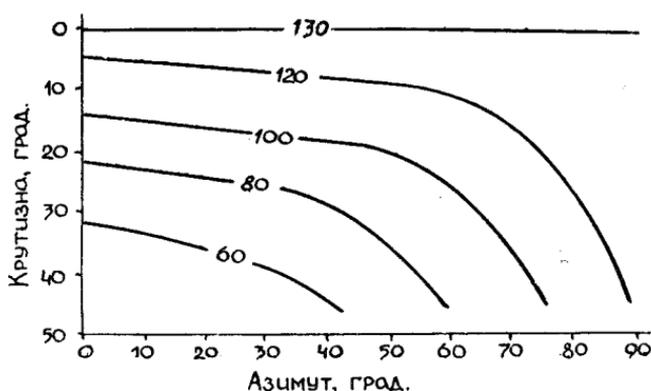


Рис. 14. Границы градаций возможного годового прихода прямой солнечной радиации (указаны в разрывах линий, ккал/см<sup>2</sup>·год) в системе координат азимута и крутизны склонов для 52° с. ш.

Для удобства практического использования моделей рассматриваемого типа можно применять график, подобный изображенному на рисунке 14. С его помощью легко определить сочетания азимута и крутизны, соответствующие каждой градации прямой солнечной радиации.

На заключительном этапе работ построенные модели проверяются для выяснения надежности прогноза по ним в том лесорастительном районе, для которого они строились. Про-

верка ведется на участках, не охваченных работами по построению модели, по 12—16 контрольным выделам (пробным площадям), причем отличающимся друг от друга по абсолютной высоте и инсолируемости местоположений. Для контроля используются выделы, могущие выявить картину естественной встречаемости лесообразующих пород. Границы контрольных выделов должны отвечать требованиям их однородности. Для этого можно использовать графики построенных моделей, по которым виден характер изменчивости заселенности в зависимости от абсолютной высоты местности и инсолируемости склонов.

На каждом выделе закладывается не менее 100 равномерно или случайно расположенных по площади учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>. Характер, последовательность работ и форма записи результатов обследования учетных площадок на выделе те же, что и при построении модели. Затем рассчитывается встречаемость основной лесообразующей породы и всей совокупности лесообразующих пород, а также возможный годовой приход прямой солнечной радиации на склон, где располагается контрольный выдел.

Далее по каждому контрольному выделу с помощью модели прогнозируется возможная встречаемость лесообразующих пород. По окончании этой работы фактическая встречаемость пород на контрольных выделах сравнивается со встречаемостью, прогнозируемой для них по модели. Сравнение ведется по общепринятой методике оценки средней разности для сопряженных выборок (Доспехов, 1973). Заключение о пригодности модели для использования делается, если прогноз по ней на уровне 1% несущественно отличается от контроля.

Построенные модели встречаемости пород могут использоваться только в лесорастительном районе однотипном с тем, который служил для их разработки.

Может возникнуть вопрос: как объяснить, что от наблюдений на горизонтальных ходах мы переходим к характеристике поясов и насаждений? Дело в том, что, когда мы прокладываем горизонтальный ход и описываем на нем учетные площадки, то получаем вначале совокупность выборочных описаний всего множества биогеоценозов, пересекаемых горизонтальным ходом. После сортировки учетных площадок по категориям условий обитания получаем несколько однородных выборок, характеризующих растительность лесных биогеоценозов, приуроченных к конкретным местообитаниям. Такой подход в своей основе сходен с общепринятым, когда выполняется характеристика растительности какого-либо местообитания путем обобщения выборочных описаний нескольких биогеоценозов, соответствующих этому местообитанию. По-

сколько же в конечном счете участки биогеоценозов всего имеющегося разнообразия местообитаний лесного пояса описываются по материалам всей совокупности закладываемых горизонтальных ходов, можно характеризовать растительность пояса в целом.

### Региональные модели заселенности лесных площадей

Теперь на основании описанной методики перейдем к моделированию заселенности горных склонов лесообразующими породами. Наряду с графическими моделями, рассмотрим особенности построения аналитических моделей и вопросы точности прогноза по ним.

Модели встречаемости лесообразующих пород строились для следующих районов: на Алтае — для выделенных Э. В. Северским (1971) Северо-Восточного лесорастительного района среднегорно-высокогорной темнохвойной тайги и Уба-Ульбинского низкогорного подрайона Северного района пихтовых лесов с березой и осиной; на Тянь-Шане — для выделенного А. Н. Медведевым (1972) Центрально-Заилийского лесорастительного района. Основные результаты выполненных работ по каждому району представлены ниже.

**Северо-восточный лесорастительный район Рудного Алтая** (первый лесорастительный район, по Э. В. Северскому). В этот район входят: северо-восточная часть Запорожского, южная и восточная части Лениногорского, северо-восточная часть Пихтовского, северная часть Тургусунского, Зырянского и Черневинского лесхозов. С востока на запад этот район тянется более чем на 200 км, захватывая наиболее высокие хребты: Тигирецкий, Холзун, Листвяга, Ивановский, Ульбинский и Консуйские горы.

Количество выпадающих осадков здесь сильно варьирует: от 500—600 мм в год (в нижней части гор) до 1500—1800 мм (в верхней). Среднегодовая температура воздуха изменяется от  $+5^{\circ}$  (у подножия гор) до  $-3-5^{\circ}$  (в верхней части хребтов). Продолжительность теплого периода достигает в среднем 120 дней. Рельеф местности сильно расчлененный, склоны крутые. Лесная растительность формируется в пределах абсолютных высот от 1000 до 1700 м над ур. м., на горно-лесных кислых неоподзоленных или слабоподзоленных почвах. Наиболее полно представлена формация темнохвойной тайги: пихтово-кедровые леса с примесью ели, лиственницы и березы. Бонитет — III—IV, реже V класса (Северский, 1971).

Для построения региональной модели естественной встречаемости основных лесообразующих пород по Северо-Восточ-

ному лесорастительному району Рудного Алтая на северном макросклоне Ивановского хребта закладывалось шесть горизонтальных ходов на следующих абсолютных высотах: 1000, 1150, 1300, 1450, 1600, 1700 м над ур. м. Ходы пересекали ненарушенные фитоценозы естественного происхождения. На каждом горизонтальном ходе в случайном порядке заложено и описано по 600 круговых учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup> каждая (всего 3600 площадок).

Для испытания построенной модели назначено 16 контрольных пробных площадей, расположенных в радиусе до 30 км от района построения модели. Размер каждой контрольной пробной площади — 1 га. Размещение контрольных участков отражало основные особенности варьирования лесорастительных условий на 70 тыс. га территории Северо-Восточного лесорас-

Т а б л и ц а 7. Статистически выравненные оценки встречаемости (%) лесобразующих пород по вариантам местообитаний Северо-Восточного лесорастительного района Рудного Алтая

Приход прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> ·год	Высота местности, м над ур. м.				
	1000	1150	1450	1600	1700
Пихта сибирская					
61—80	—	—	75,0	25,2	4,5
81—100	18,9	75,5	71,0	31,6	4,7
101—120	10,9	59,2	66,7	44,4	25,0
121—140	3,1	35,0	64,0	53,6	45,0
141—160	0	10,7	—	—	63,2
Совокупность всех лесобразующих видов					
61—80	—	—	84,1	45,6	32,3
81—100	51,5	81,2	82,1	57,5	45,2
101—120	39,0	78,1	83,2	63,0	60,0
121—140	21,2	56,7	85,7	71,5	65,0
141—160	6,5	43,0	—	—	63,4

тительного района. На каждой из контрольных пробных площадей в случайном порядке закладывалось по 100 круговых учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>. Всего заложено 1600 таких учетных площадок. По материалам их обследования рассчитывалась фактическая встречаемость лесобразующих видов на площади (общая по всем видам вместе и по преобладающему виду).

Исходные цифровые показатели, использованные для по-

строения графических моделей и аппроксимирующего полинома, приведены в таблице 7.

Для Северо-Восточного лесорастительного района среднегорно-высокогорной темнохвойной тайги построенные региональные графические модели природной встречаемости лесообразующих видов, как по основной породе (пихте сибирской), так и по всей совокупности лесообразующих пород, представлены на рисунке 15. Эти эмпирические модели характеризуют естественную заселенность площади нормально увлажненных склонов для всего диапазона комбинаций их азимута, крутизны и абсолютных высот местности, в которых естественно

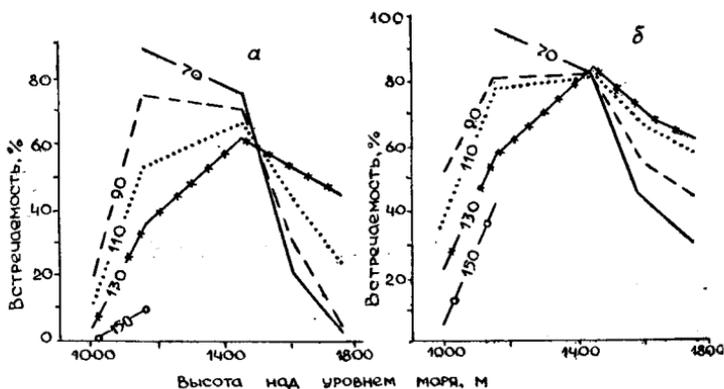


Рис. 15. Встречаемость пихты сибирской (а) и всей совокупности лесообразующих пород (б) в зависимости от абсолютной высоты местности и возможного годового прихода прямой солнечной радиации для Северо-Восточного лесорастительного района Рудного Алтая

произрастают лесообразующие виды данного района. Материалы моделей позволяют интерполировать встречаемость лесообразующего вида для любых комбинаций факторов среды в пределах графического поля моделей. О достаточной надежности моделей позволяет судить материал их испытания (см. табл. 8 и 9).

Как видно из таблицы 8, в среднем по 16-ти контрольным пробным площадям различия между прогнозируемой и фактической величиной встречаемости составили по совокупности лесообразующих пород 1,2%, по преобладающей породе (пихте) — 0,5%. Проверка надежности прогноза по критерию Стьюдента показала несущественность наблюдаемых различий на уровне 1%. Следовательно, можно уверенно прогнозировать встречаемость лесообразующих пород с помощью разработанных региональных моделей.

Для построения рассмотренных выше графических моделей

Таблица 8. Результаты сравнения фактической и прогнозируемой оценок встречаемости по всей совокупности лесообразующих видов на пробных площадях в Северо-Восточном лесорастительном районе

Высота, м над ур. м.	Возможный приход пря- мой солнеч- ной радиа- ции, ккал/ /см <sup>2</sup> ·год	Встречаемость, %		Раз- ность, %	Квадрат разности
		в конт- роле	прогно- зируемая		
1300	100	75	81	-6	36
1300	102	86	81	+5	25
1250	96	76	81	-5	25
1120	82	91	87	+4	16
1200	78	81	87	-6	36
1300	76	72	85	-13	169
1400	94	66	82	-16	258
1750	126	57	63	-6	36
1020	130	29	25	+4	16
1150	133	36	50	-14	196
1150	119	55	67	-12	144
1190	74	95	95	0	0
1350	81	92	85	+7	49
1525	85	78	67	+11	121
1690	114	80	65	+15	225
1690	150	77	65	+12	144
	<b>Сумма</b>	1146	1166	-20	1494
	<b>Среднее</b>	71,7	73,0	-1,2	

Примечание. Число сравниваемых пар наблюдений — 16; средняя разность — 1,3%; ошибка разности  $\pm 2,5$ ; фактическое значение критерия  $t$  Стьюдента — 0,4; табличное значение критерия Стьюдента — 2,9.

не требуется специальной вычислительной техники и применения сложного математического аппарата. В сущности, для решения большинства задач таких моделей вполне достаточно. Однако для некоторых исследовательских целей может понадобиться более полная картина изменчивости встречаемости видов, отражающая ситуации, редко встречающиеся при обследовании. Кроме того, при наличии вычислительной техники может оказаться удобным осуществлять прогноз встречаемости с помощью аналитических формул. В этой связи первоначально полученные таблицы встречаемости лесообразующих видов (см. табл. 7) могут использоваться для построения проинтерполированных таблиц, в которых недостающие значения встречаемости устанавливаются путем применения интерполяционной формулы Лагранжа (Демидович, Марон, 1966). Полученные таким образом проинтерполированные таблицы

Т а б л и ц а 9. Результаты сравнения фактической и прогнозируемой оценок встречаемости пихты сибирской на пробных площадях в Северо-Восточном лесорастительном районе

Высота, м над ур. м.	Возможный приход пря- мой солнеч- ной радиа- ции, ккал/ /см <sup>2</sup> .год	Встречаемость, %		Раз- ность, %	Квадрат разности
		в контро- ле	прогно- зируемая		
1300	100	71	68	+3	9
1300	102	86	63	+18	324
1250	96	76	72	+4	16
1120	82	82	80	+2	4
1200	78	75	81	-6	36
1300	76	70	79	-9	81
1400	94	81	70	-9	81
1750	125	39	40	-1	1
1020	130	0	6	-6	36
1150	133	14	30	-16	256
1150	119	31	48	-17	289
1190	74	87	84	+3	9
1360	81	89	76	+13	169
1525	85	65	50	+15	225
1690	114	50	40	+10	100
1690	150	60	60	0	0
	Сумма	956	1006	+8	1636
	Среднее	59,7	62,6	+0,5	—

Примечание. Число сравниваемых пар наблюдений — 16; средняя разность — 0,5%; ошибка разности  $\pm 2,6\%$ ; фактическое значение критерия  $t$  Стьюдента — 0,19; табличное его значение — 2,9.

представляют собой основу для нахождения аппроксимирующего полинома.

В проинтерполированном варианте данные таблицы 7 представлены в таблице 10.

Полином, аппроксимирующий представленную в таблице 10 зависимость встречаемости пихты ( $P$ ) от абсолютной высоты местности ( $x$ ) и возможного годового прихода прямой солнечной радиации ( $y$ ), имеет вид:  $P(x, y) = -3982 + 9023x - 7017x^2 + 1864x^3 - 900y + 519,1yx + 2288x^2y - 1488x^3y + 2626y^2 - 4500xy^2 + 714x^2y^2 + 745,4x^3y^2 - 202,1y^3 + 68,7xy^3 + 677,1x^2y^3 - 421,9x^3y^3$ .

При расчетах по формуле данного полинома абсолютная высота местности выражается в километрах, а количество поступающей радиации — в количестве килокалорий, умноженном на 100.

Величина корреляционного отношения между данными

Таблица 10. Встречаемость (%) лесообразующих пород по вариантам местообитаний Северо-Восточного лесорастительного района (проинтерполированные данные)

Приход прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> ·год	Абсолютная высота, м над ур. м.					
	1000	1150	1300	1450	1600	1750
Пихта сибирская						
70	22,7	78,5	99,0	75,0	25,2	4,5
90	18,9	75,5	91,1	71,0	31,6	4,7
110	10,9	59,2	74,4	66,7	44,4	25,0
130	3,1	35,0	59,3	64,0	53,6	45,0
150	0	10,7	53,3	62,8	53,6	63,3
Совокупность всех лесообразующих видов						
70	42,0	65,3	74,7	84,1	45,6	28,8
90	51,5	81,2	88,9	82,1	57,6	43,0
110	39,0	78,1	88,8	83,2	68,0	58,1
130	21,2	56,7	80,5	85,7	71,5	65,2
150	6,5	43,0	70,3	79,7	75,8	60,7

таблицы 7 и данными, рассчитанными по формуле полинома, равняется 0,9866. Таким образом, теснота связи здесь составляет около 99% от полной неразрывной. Следовательно, использование формулы полинома как аналитической модели естественной встречаемости пихты вполне приемлемо. С помощью полинома или проинтерполированной таблицы встречаемости различных лесообразующих пород, могут быть более полно изображены графические модели встречаемости, что позволит расширить возможности анализа полевых материалов. На основе проинтерполированной таблицы 10 для целей прогноза встречаемости по всей совокупности пород был построен полином следующего вида:  $P(x,y) = 1667 - 6114x + 5549x^2 - 1472x^3 - 2466y + 11479xy - 10478x^2y + 2650x^3y - 3446y^2 + 2722xy^2 - 373x^2y^2 + 39x^3y^2 + 2733y^3 - 4861xy^3 + 3190x^2y^3 - 772x^3y^3$ .

**Уба-Ульбинский низкогорный подрайон Северного района Рудного Алтая** (II-6 по Э. В. Северскому). В этот район входит западная (большая) часть Запорожского, крайняя западная Лениногорского, северо-восточная часть Черемшанского и крайняя северо-восточная часть Верх-Убинского лесхозов. Леса данного района расположены в основном в пределах высот от 600 до 1600 м над ур. м. Рельеф в значительной части пологосклонный. Количество осадков варьирует в пределах

от 900 до 1100 мм в год. Вегетационный период достигает 150 дней. Здесь наиболее широко представлены своеобразные пихтовые «черневые» леса, смешанные пихтово-осиновые и пихтово-березовые леса, под которыми формируются преимущественно горно-лесные кислые неоподзоленные и слабоподзоленные почвы. Бонитет II—III классов.

Для построения моделей по Северному району (Уба-Ульбинскому низкогорному подрайону) Рудного Алтая сбор материала проводился в лесах бассейна рек Ульба, Сержиха и Кедровка. Здесь было заложено девять горизонтальных ходов, на каждом из которых описывалось до 500 учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>. Всего описано 3794 учетные площадки. Горизонтальные ходы прокладывались: 1 — на высоте 600 м над ур. м. в Бутаковском лесничестве; 2,3 — там же, на высотах

Т а б л и ц а 11. Статистически выравненные оценки встречаемости пихты сибирской по вариантам местообитаний Уба-Ульбинского низкогорного подрайона Северного района пихтовых лесов Рудного Алтая, %

Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> -год	Абсолютная высота, м над ур. м.			
	600	850	1300	1600
40—60	—	62,1	42,6	—
61—80	—	65,4	48,6	46,9
81—100	85,5	64,8	55,7	50,7
101—120	79,8	57,4	58,2	56,3
121—140	77,1	36,6	42,7	55,6
141—160	—	18,2	26,5	48,8
161—180	—	9,2	12,4	44,3
181—200	—	—	9,5	—

850 и 880 м над ур. м.; 4 — на 880 м в Кедровском лесничестве; 5 — 1300 м в Бутаковском лесничестве; 6,7 — 1300 м в Кедровском лесничестве; 8,9 — на высоте 1600 м в Кедровском лесничестве Пихтового лесхоза.

Построенные модели испытывались Казахским лесоустroительным предприятием одновременно с проведением лесоустroительства с июня по сентябрь 1977 г. Для этого в радиусе до 6 км от района построения модели было отобрано и обследовано 34 контрольных выдела, а в радиусе до 30 км — 75. Количество, разнообразие и территориальное положение контрольных выделов позволило испытать региональную модель для 140 000 га площади Уба-Ульбинского низкогорного подрайона Северного лесорастительного района.

Для испытания моделей Казлеспроектom были взяты естественно формирующиеся ненарушенные леса или такие

участки лесных площадей (гари 1974 г.), где по стволам, пням и имеющемуся подросту можно было точно выяснить картину природной встречаемости лесообразующих пород. В каждом контрольном выделе в зависимости от его размера закладывалось до 200 круговых учетных площадок по 16 м<sup>2</sup>. По результатам их описания рассчитывалась фактическая встречаемость лесообразующих пород (табл. 11).

Модель природной встречаемости пихты по Уба-Ульбинскому подрайону Северного лесорастительного района пихтовых лесов Рудного Алтая представлена на рисунке 16. В таблице 12 даны результаты сравнения контрольных и прогнозируемых по данной модели оценок встречаемости пихты для 75 таксационных выделов. Все они были обследованы в радиусе до 30 км от района работ, где строилась модель. Как видно из таблицы, для более чем 90% контрольных выделов установленная в натуре фактическая величина встречаемости пихты

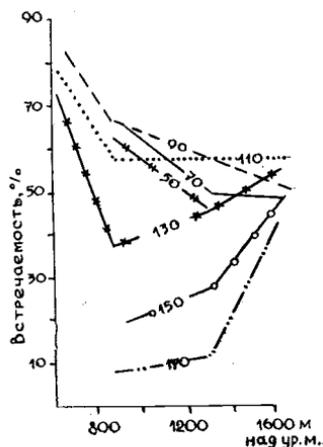


Рис. 16. Встречаемость пихты сибирской в зависимости от абсолютной высоты местности и прихода солнечной радиации для Уба-Ульбинского подрайона Северного лесорастительного района Рудного Алтая

не отличалась от прогнозируемой в пределах  $\pm 10\%$ , т. е. более чем на единицу состава. Средняя разность между сравниваемыми парами оценок встречаемости (контрольной и модельной) равна 0,08%; рассчитанная по общепринятой формуле ошибка этой разности — 0,73%; фактическое значение критерия *t* Стьюдента — 0,11. Для 5%-го уровня значимости табличное значение критерия *t* Стьюдента составляет 1,96, а для 1%-го — 2,58. Поскольку фактическое значение критерия меньше табличного, можно сделать вывод, что прогноз по модели осуществляется надежно. Сходные результаты были получены и по другой группе контрольных выделов, расположенных на расстоянии до 6 км от района построения модели.

Таблица 12. Результаты сравнения оценок встречаемости пихты, прогнозируемых для контрольных выделов с помощью модели (данные автора) и замеренных в натуре (данные Казлеспроекта)

Высота, м над ур. м.	Возможный приход пря- мой солнеч- ной радиа- ции, ккал/ /см <sup>2</sup> .год	Встречаемость пихты, %		Разность, %	Квадрат разности
		факти- ческая	прогно- зируемая		
1	2	3	4	5	6
700	110	65	61	4	16
720	118	63	67	1	1
790	103	70	66	4	16
750	110	65	66	-1	1
850	96	61	63	-2	4
860	103	57	61	-4	16
590	125	38	43	-5	25
930	131	32	37	-5	25
850	128	40	38	2	4
760	123	42	55	-13	169
780	116	52	53	-6	36
820	116	52	52	0	0
820	110	59	59	0	0
1150	128	34	41	-7	49
960	115	46	52	-6	36
1100	123	32	46	-14	196
660	94	76	78	-2	4
660	91	75	80	-5	25
700	97	75	74	1	1
750	77	71	62	9	81
710	122	62	63	-1	1
900	83	62	63	-1	1
810	93	72	68	4	16
880	85	69	64	5	25
850	116	50	51	-1	1
700	93	74	75	-1	1
1000	65	61	59	2	4
840	68	74	65	9	81
900	116	48	47	1	1
900	84	72	62	10	100
950	72	76	81	15	225
860	117	46	51	-5	25
1120	100	58	56	2	4
1120	75	57	57	0	0
1100	93	61	59	2	4
1050	93	62	59	3	9
1000	102	56	58	-2	4
1000	97	55	59	-4	16
1000	97	54	59	-5	25
850	127	48	40	8	64
780	131	43	46	-3	9
740	91	78	73	5	25
840	87	74	64	10	100
905	84	71	63	8	64
910	87	73	63	10	100

1	2	3	4	5	6
1000	115	49	52	-3	9
920	87	58	63	-5	25
850	87	62	64	-2	4
800	117	58	56	2	4
790	129	46	46	0	0
950	128	30	40	-10	100
1060	74	71	58	13	169
1000	75	74	60	14	196
1100	125	36	43	-7	49
840	90	64	65	-1	1
850	81	67	64	3	9
760	134	32	49	-17	289
1080	126	32	45	-13	169
980	86	67	62	5	25
910	105	61	59	2	4
890	83	60	64	-4	16
990	116	52	51	1	1
940	83	69	62	7	49
820	97	67	65	2	4
830	95	62	65	-3	9
780	97	88	67	1	1
690	87	72	77	-5	25
720	97	74	73	1	1
690	127	57	64	-7	49
720	134	48	55	-7	49
1060	90	62	60	2	4
920	86	64	62	2	4
1080	85	68	59	9	81
1100	63	55	55	0	0
780	106	68	64	4	16
	Сумма			+6	2972
	Среднее			0,08	

**Центрально-Заилийский лесорастительный район Тянь-Шаня.** В этот район входят расположенные по хр. Заилийский Алатау Алма-Атинский, Пригородный, Талгарский, Тургенский лесхозы и Алма-Атинский государственный заповедник. Рельеф сильно расчлененный, крутосклонный (в среднем крутизна склонов около 40°). Почвы — темноцветные горно-лесные суглинки, преимущественно по гранитам и лёссовидным суглинкам. Среднегодовая температура воздуха варьирует в пределах от +7 (нижняя часть лесного пояса) до -3° (верхняя часть лесного пояса). Соответственно меняется и количество осадков от 500 до 900 мм в год.

В нижней части лесного пояса (с 1000 м над ур. м.) формируются леса с преобладанием лиственных пород: боярышника, абрикоса, яблони, осины. В диапазоне абсолютных высот

от 1400 до 1700 м располагаются смешанные хвойно-лиственные леса, преимущественно из осины и ели. Выше формируются в основном монодоминантные темнохвойные леса с древостоями ели Шренка II—V бонитетов. Здесь преобладают ельники мохово-травяные на среднепрофильных почвах (30—60 см).

Для построения региональной модели по Центрально-Запаильскому лесорастительному району материал собирався в Талгарском лесхозе Алма-Атинской области (табл. 13). Здесь

Т а б л и ц а 13. Статистически выравненные оценки встречаемости лесообразующих пород по вариантам местообитаний Центрально-Запаильского лесорастительного района, %

Возможный приход прямой солнечной радиации, ккал/см <sup>2</sup> ·год	Абсолютная высота, м над ур. м.				
	1700	1850	2000	2300	2600
Ель Шренка					
52,6—67,5	—	—	—	—	52,1
67,6—82,5	18,6	41,7	64,0	42,6	48,4
82,6—97,5	15,5	35,9	57,3	43,3	43,2
97,6—112,5	10,2	25,7	45,7	42,7	37,7
112,6—127,5	4,6	16,0	31,5	39,7	33,8
127,6—142,5	1,3	8,3	17,6	34,7	26,9
142,6—157,5	0,5	4,8	7,3	30,5	23,8
157,6—172,5	0,1	—	2,2	28,2	19,2
По всей совокупности пород					
52,6—67,6	—	—	—	—	53,3
67,6—82,5	55,4	52,0	67,1	48,2	46,0
82,6—97,5	49,5	48,6	61,6	48,7	42,8
97,6—112,5	37,9	40,8	51,8	47,5	38,4
112,6—127,5	21,9	29,5	39,7	41,9	38,0
127,6—142,5	10,6	18,8	26,3	35,1	29,0
142,6—157,5	4,4	12,3	14,3	29,7	24,0
157,6—172,5	3,9	—	7,6	27,7	20,8

было заложено пять горизонтальных ходов на абсолютных высотах: 1700, 1850, 2000, 2300 и 2600 м над ур. м. На каждом горизонтальном ходе описано по 600 круговых учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>. Всего описано 3000 учетных площадок. Для испытания построенных моделей во всех основных ущельях лесхоза было отобрано 16 контрольных таксационных выделов, в которых в случайном порядке на площади 1 га заложено и описано по 100 учетных площадок того же разме-

ра. Всего для этой цели описано 1600 учетных площадок. В целом заложенные пробные площади представляли основное разнообразие лесорастительных условий Центрально-Зайлийского района.

Построенные региональные модели встречаемости лесобразующих пород по Центрально-Зайлийскому лесорастительному району Тянь-Шаня приведены на рисунке 17.

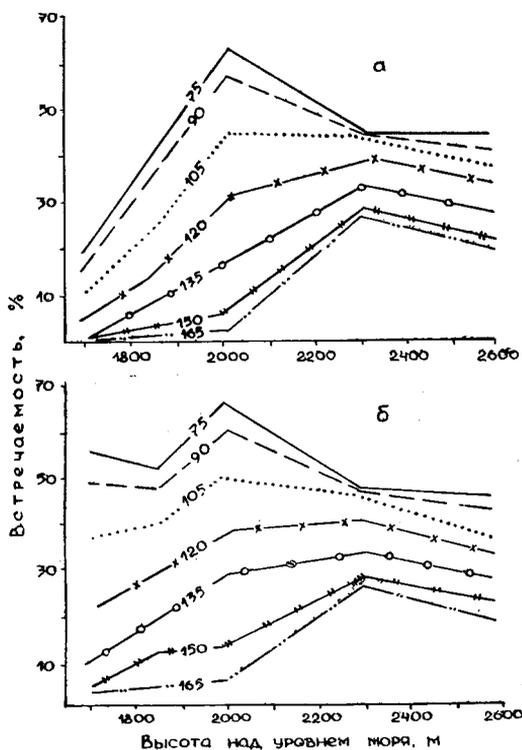


Рис. 17. Встречаемость ели Шренка (а) и всей совокупности лесобразующих пород (б) в зависимости от абсолютной высоты местности и возможного годового прихода прямой солнечной радиации для условий Центрально-Зайлийского лесорастительного района Тянь-Шаня

Анализируя таблицы 14, 15, можно отметить, что, как и в предыдущих случаях, подавляющая часть прогнозируемых оценок встречаемости отличается от контрольных не более чем на  $\pm 10\%$ . Средняя разность между сравниваемыми контрольными и модельными оценками встречаемости равна 1,25% (для основной лесобразующей породы — ели Шренка) и 4,5% — для всей совокупности лесобразующих видов.

Т а б л и ц а 14. Результаты сравнения оценок встречаемости ели Шренка, установленных в контроле и прогнозируемых по модели

Высота, м над ур. м.	Возможный приход пря- мой солнеч- ной радиа- ции, ккал/ см <sup>2</sup> .год	Встречаемость ели, %		Раз- ность, %	Квадрат разности
		в конт- роле	по прог- нозу		
1800	162	0	2	-2	4
1850	172	0	0	0	0
1870	89	50	40	10	100
1840	83	52	38	14	196
1995	106	39	45	-6	36
2070	98	42	50	-8	64
2080	129	43	28	15	225
2140	106	46	44	2	4
2165	95	52	48	4	16
2020	100	44	50	-6	36
2080	101	47	47	0	0
1965	93	33	48	-15	225
1930	81	25	35	-10	100
2375	118	26	39	-13	169
1990	107	39	42	-3	9
1960	87	57	59	-2	4
	Сумма	595	615	-20	1188
	Среднее	37,2	38,4	-1,25	

П р и м е ч а н и е. Ошибка разности  $\pm 2,2$ ; фактическое зна-  
чение критерия  $t$  Стьюдента — 0,55.

В обоих случаях фактическое значение критерия  $t$  Стьюдента не превышает табличного. Это позволяет заключить, что прогноз норм встречаемости лесообразующих видов по моделям также осуществляется надежно.

В целом рассмотренные по Заилийскому Алатау закономерности подтверждаются и вышеизложенными материалами, показывающими характер изменчивости заселенности лесных площадей на примере ельников ур. Правый Талгар. Они расположены несколько южнее и ближе к пику Талгар, принадлежащему Талгарскому горному узлу. Сравнение материалов по этим участкам Центрально-Заилийского лесорастительного района позволило констатировать сходство (на 1%-ом уровне) закономерностей заселенности склонов елью. Это, с одной стороны, подтверждает объективность построенной модели, с другой — уже с точки зрения пространственной структуры древостоев, доказывает правильность ранее выполненного А. Н. Медведевым и Д. Е. Гуриковым (1972) лесорастительно-го районирования.

Т а б л и ц а 15. Результаты сравнения оценок встречаемости для всей совокупности лесообразующих пород, установленных в контроле и прогнозируемых по модели

Высота, м над ур. м.	Возможный приход пря- мой солнеч- ной радиа- ции, ккал/ /см <sup>2</sup> .год	Встречаемость ели и других пород, %		Разность, %	Квадрат разности
		в конт- роле	по прог- нозу		
1800	162	0	5	-5	25
1850	172	0	0	0	0
1870	89	50	52	-2	4
1840	83	53	50	3	9
1995	106	41	50	-9	81
2070	98	42	54	-12	144
2080	129	47	35	12	144
2140	106	46	49	-3	9
2165	95	52	53	-1	1
2020	100	46	54	-8	64
2080	101	47	53	-6	36
1965	93	39	55	-16	256
1830	81	32	50	-18	324
2375	118	29	40	-11	121
1990	107	53	49	4	16
1980	87	62	62	0	0
	Сумма	639	711	-72	1234
	Среднее	39,9	44,4	-4,5	

П р и м е ч а н и е. Средняя разность — 4,5%; ошибка сред-  
ней разности  $\pm 1,95$ ; фактическое значение критерия *t* Стью-  
дента — 2,3; табличное значение критерия Стьюдента для  
1%-го уровня — 2,95.

Однако, как свидетельствуют наши данные, в дальнейшем при выделении подрайонов Центрально-Заилийского лесорас-  
тительного района необходимо учесть, что лесные территории,  
расположенные у подножия вечных ледников и снежников  
Талгарского горного узла, испытывают влияние переохлаж-  
денных масс воздуха, веками стекающих с мощного леднико-  
вого панциря. В результате характер заселенности горных  
склонов здесь несколько меняется. Например, на близких к  
ледникам участках с абсолютной высотой 2500 м над ур. м.  
имеет место такая зависимость: чем больше тепла получает  
склон, тем выше его заселенность елью (см. табл. 5). Наобо-  
рот, на участках, отгороженных от ледников ущельями, даже  
на абсолютной высоте 2600 м над ур. м. такой тенденции не  
выражено. Здесь ель заселяет преимущественно менее инсоли-  
руемые склоны (см. табл. 13). Данные отличия имеют место  
в основном в области верхних высотно-климатических под-  
поясов, где сосредоточена лишь незначительная часть лесных  
сообществ. Но, учитывая необходимость в особом внимании

именно к этой части темнохвойных лесов (из-за их противолавинного, селезащитного значения и т. п.), нельзя не отметить, что знание выявленных закономерностей весьма важно для лесовосстановительных работ и ведения рационального лесного хозяйства.

Подытоживая первый опыт разработки региональных эмпирических моделей встречаемости лесообразующих пород, построенных для сложных лесорастительных условий горных регионов, можно отметить следующее. Построенные эмпирические модели отражают реально существующую природную картину закономерностей варьирования заселенности склонов на площади около четверти миллиона гектаров (220 000 га) в разных географических широтах, в самых различных лесорастительных районах, для всего диапазона их высотно-климатической поясности и основного разнообразия типов леса, формируемых с участием пихты сибирской, ели Шренка и сопутствующих им лесообразующих пород. Это подтверждается статистическим анализом и проверкой моделей. Модели встречаемости лесообразующих пород достаточно надежны. При их испытаниях отличия прогнозируемых оценок встречаемости лесообразующих пород от контрольных (замеренных в натуре) оказались несущественными на 1% -ом уровне. Построенные модели отражают длительно-устойчивые закономерности природного варьирования обилия лесообразующих видов и потому не требуют корректировки в течение нескольких сотен лет, пока остаются неизменными климат и видовой состав доминирующих растений.

Отсрочка в разработке сети региональных моделей может лишить нас возможности ее создания. Такая опасность с каждым годом возрастает из-за быстрого увеличения количества нарушенных лесов. Уже сейчас для многих территорий фитоиндикация их лесопригодности может быть сделана лишь по остаткам пней на вырубках.

### **Некоторые вопросы использования региональных моделей**

Региональные модели заселенности лесных площадей могут найти применение в решении ряда вопросов и, прежде всего, при разработке типологической основы лесного хозяйства, а также в решении задач лесовосстановления. Кратко остановимся на особенностях их использования в этих аспектах.

В горных районах благодаря пестроте и разнообразию лесорастительных условий число типов леса на единице площади резко возрастает и оказываются пространственно сближенными такие типы, которые на равнине отстоят друг от друга на

тысячи километров. В результате решение задачи разграничения и исследования горных типов лесов сильно усложняется. Поэтому совершенствование методов анализа природного разнообразия горных лесов остается в настоящее время важной проблемой лесоведения.

При создании лесотипологических классификаций обычно исходят из признания приоритета среды в формировании лесных сообществ. Для анализа же лесорастительного эффекта среды в качестве главных признаков служат видовой состав растений-индикаторов и продуктивность лесных сообществ. Основы современного подхода к изучению разнообразия типов горных лесов детально рассматривались В. Н. Смагиным (1965, 1976), Д. В. Воробьевым (1966), а вслед за ними — А. Н. Медведевым (1975) и др. Не останавливаясь на них подробно, отметим лишь, что с учетом специфики формирования типов леса в горах главными косвеннодействующими факторами, определяющими разнообразие типов леса, считаются следующие: высотная поясность, с которой связано изменение температуры и осадков; инсоляционная экспозиция склонов, определяющая варьирование климата в пределах высотного пояса.

Для объективного обоснования каждой лесотипологической единицы обычно используются графики, отражающие ареалы лесообразующих пород в системе координат: ордината — высота над уровнем моря,  $T$  — сумма положительных месячных температур и  $W$  — гидротермический коэффициент, вычисленный как соотношение количества осадков и температуры воздуха в теплый период года; абсцисса — азимут склона. Примеры и методика построения на этой основе графических ареалов лесообразующих пород были даны в свое время Д. В. Воробьевым (1966).

Для усовершенствования данного методического подхода целесообразно использовать опыт построения моделей естественной встречаемости лесообразующих пород, способ разработки которых был описан выше. На основе созданных моделей можно строить шкалы естественного обилия лесообразующих пород. От графиков экологических фигур ареалов лесообразующих пород предлагаемые шкалы отличаются следующим: 1) по оси абсцисс вместо азимута склона откладывается величина возможного годового прихода прямой солнечной радиации (в ккал/см<sup>2</sup>·год), которая рассчитывается по величине азимута и крутизне склонов с учетом географических координат местности; 2) в каждой клетке полученных экологических координат (ордината — высота над уровнем моря; абсцисса — приход солнечной радиации) указываются не границы ареалов, а встречаемость лесообразующих пород в есте-

ственно формирующихся растительных сообществах; 3) в пределах поля принятой системы координат проводятся изолинии, отражающие состояние бонитета древостоев основной лесообразующей породы.

Используя вместо азимута величину прямой солнечной радиации, получаем возможность в одном показателе учесть совместный эффект влияния азимута и крутизны склонов. Этим, с одной стороны, достигается большая полнота анализа роли инсоляционной экспозиции, с другой — для получения статистически обоснованных оценок встречаемости видов требуется меньшее количество учетных площадок, чем при анализе экологического значения всего природного разнообразия сочетаний азимута и крутизны.

В качестве примера рассмотрим шкалу естественного обилия лесообразующих пород (рис. 18), построенную по результатам исследований на северном макросклоне хр. Заилийский Алатау в Алма-Атинском заповеднике (бассейн р. Правый Талгар), где формируются леса с участием ели Шренка (*Picea schrenkiana* F. et M.), осины (*Populus tremula* L.), абрикоса (*Armeniaca vulgaris* Lam.) и яблони (*Malus sieversii* (Ldb.) M. Roem.). Фактической основой для построения шкалы служили: 1) описания 1610 круговых учетных площадок размером по 16 м<sup>2</sup>, заложенных по горизонтальным ходам, расположенным друг над другом в пределах лесного пояса Заилийского Алатау; 2) данные о бонитетах 178 древостоев ели Шренка, естественно формирующихся в изученном регионе. Слева на шкале по оси ординат отложена абсолютная высота (м над ур. м.), справа — величины *T* и *W*, вычисленные А. Н. Медведевым (1975) для северного склона Заилийского Алатау. По оси абсцисс отмечена величина возможного годового прихода прямой солнечной радиации. В центре каждой клетки шкалы вписаны величины встречаемости (%) лесообразующих пород, вычисленные как доля занятых породой учетных площадок от всего количества заложенных учетных площадок. Указанные величины встречаемости соответствуют координатам центра клетки. Пунктирной линией обозначен бонитет древостоев ели Шренка.

Представленная шкала обилия лесообразующих пород позволяет существенно расширить возможности анализа природного разнообразия лесов. Показатель встречаемости видов характеризует их распределение по площади лесных сообществ и степень заселенности площади насаждений. В целом оценки встречаемости видов дают возможность судить не только об ареалах лесообразующих пород, но и породном составе насаждений, а также о доле участия каждой породы в формирующихся насаждениях. В сочетании с этими сведения-

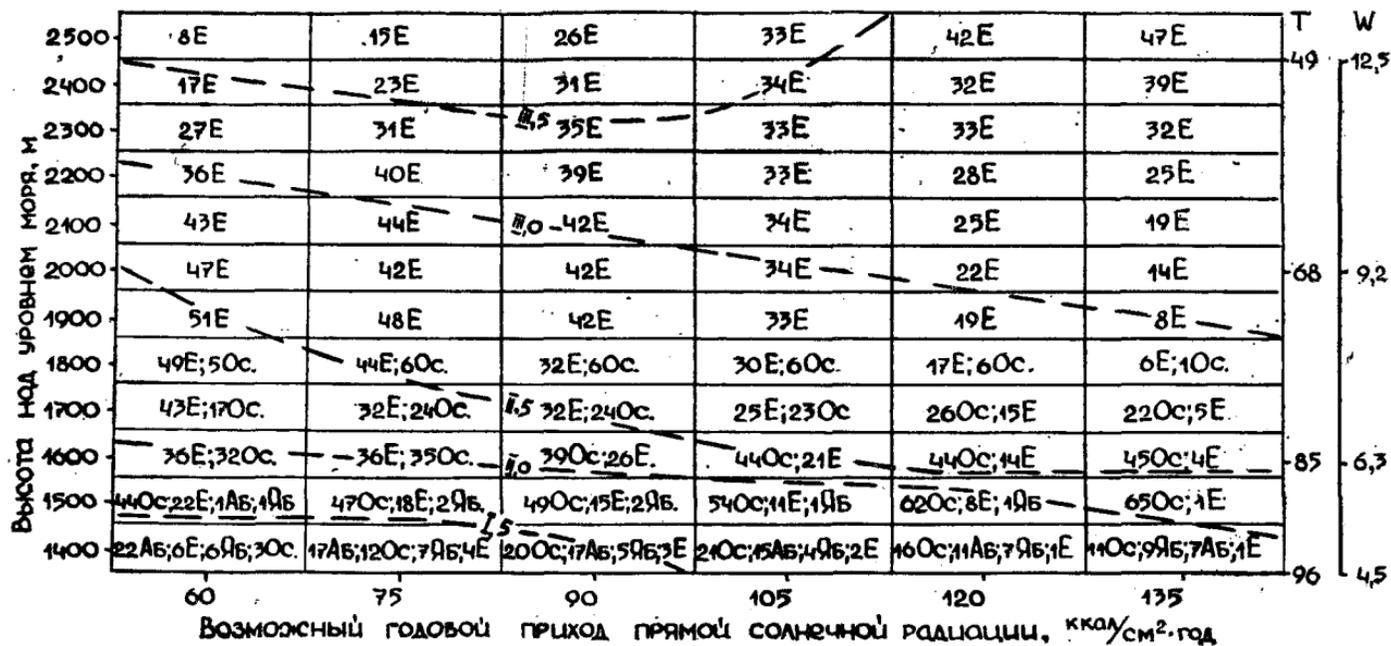


Рис. 18. Экологическая шкала обилия лесообразующих пород в лесах Центрально-Зайлийского лесорастительного района Тянь-Шаня

ми данные о бонитете позволяют ориентироваться в продуктивности древостоев.

Анализируя представленную шкалу обилия, можно видеть, что наиболее продуктивные древостой ель Шренка формирует при бонитетах II, 5—III и притом на менее инсолируемых склонах в пределах абсолютных высот 1800—2100 м над ур. м. В верхних высотно-климатических подпоясах продуктивность ельников повышается не на северных, а на хорошо прогреваемых южных склонах. Вся совокупность представленных лесообразующих пород наиболее полно заселяет территорию насаждений в пределах абсолютных высот 1600—1700 м над ур. м., где формируются в основном смешанные древостой. Высокий бонитет у ели в нижней части лесного пояса и в то же время ее незначительное участие в формировании древостоев указывают на то, что здесь данная порода оттесняется конкурентно более мощными растительными видами. В целом же обилие лесообразующих видов в природных насаждениях закономерно и непрерывно изменяется с изменением как факторов внешней среды, так и результатов внутриценотических отношений.

Целесообразность использования шкал рассматриваемого типа для совершенствования типологической основы хозяйства в горных лесах здесь можно показать на примере разработанной по заданию Гослескомитета Казахской ССР и применяемой в настоящее время в лесоустройстве классификации типов лесов Северного Тянь-Шаня. Авторы этой классификации Д. Е. Гуриков и О. Н. Печенкина (1971), основываясь на выполненном экологическом анализе, делят подпояс хвойных лесов Заилийского Алатау на три основные высотно-климатические полосы: елово-осиново-рябиновую (нижне-еловая) — от 1550—1650 до 1950—2050 м; елово-мохово-рябиновую (средне-еловая) — от 1950—2050 до 2400—2500 м; елово-ивово-арчовую (верхне-еловая) — от 2400—2500 и до 2800—2900 м над ур. м.

Елово-осиново-рябиновая полоса отличается умеренным и свежим климатом. Сумма положительных среднемесячных температур — от 64 до 84°; показатель влажности по Д. В. Воробьеву — от 5,3 до 9,1; гидротермический коэффициент — 0,8—1,0. Среднегодовая сумма осадков — 843 мм; среднегодовая температура воздуха +3,96°; продолжительность вегетационного периода — 154 дня. Лето умеренно прохладное, температура воздуха от 18 до 14°. Зима умеренно холодная: средняя температура января — 6,9°, абсолютный минимум — 21°, максимум +24°. Почвы свежие темноцветные горно-лесные, глубокопрофильные.

В елово-осиново-рябиновой полосе Д. Е. Гуриков и О. Н. Печенкина (1971) выделяют один коренной тип леса — ельники осиновые (ель II—III бонитетов), приуроченные к абсолютным высотам 1550—1900 м, склонам северной, северо-восточной и северо-западной ориентации крутизной 25—35° и представленные сомкнутыми насаждениями. На высоте 2000—2100 м переходят в чистые еловые насаждения. Полнота типов леса авторами не учитывается как диагностический признак, так как они считают невозможным выяснить характер ее природного разнообразия.

Рассматривая высотно-климатическую полосу 1550—1900 м с учетом материалов рисунков 18 и 13, б, можно получить следующую дополнительную информацию.

Насаждения с участием ели и осины формируются на склонах крутизной от 5—10 до 50°, ориентированных как на север, восток, запад, так и на юго-восток, юго-запад. Наиболее продуктивные леса ель формирует по северным склонам крутизной 40—50° на высоте 1900—1950 м над ур. м. Здесь она встречается на 50% площади и образует насаждения 11,5 бонитета, осина же участвует лишь как примесь (5% площади насаждений). Со снижением абсолютной высоты до 1550 м на склонах этой ориентации бонитет древостоев ели увеличивается до II, но вместе с тем доля участия ели снижается, а осины увеличивается, и обе эти породы заселяют площадь насаждений в одинаковом соотношении — 32—36% встречаемости. На высоте 1500 м над ур. м. бонитет ели возрастает до 1,5, но встречается она уже лишь на 22% площади насаждений, осина же занимает 44%.

От северных склонов к юго-восточным и юго-западным доля участия ели в формировании насаждений снижается до 4—8%. В отличие от этого наиболее продуктивные осиновые леса формируются на юго-восточных и юго-западных склонах крутизной 40—50° в нижней части высотной полосы. Так, на 1500 м над ур. м. встречаемость осины в насаждениях достигает 65%, а ели — лишь 1%.

В целом с учетом характера изменения естественного соотношения осины и ели в насаждениях и их встречаемости в пределах данной высотной полосы целесообразно принять, что елово-осиновые леса (с преобладанием ели) формируются на высоте 1900 м по склонам от северной к восточной и западной ориентации крутизной от 15 до 50°. Со снижением же высоты (до 1500—1600 м) елово-осиновые насаждения встречаются только на крутых (30—50°) склонах северной, северо-восточной и северо-западной ориентации. По всем остальным склонам осина занимает главенствующее положение в насаждениях, формируя свой тип леса. Поэтому в пределах рассматри-

ваемой высотно-климатической полосы осиновые леса необходимо выделить как самостоятельный коренной тип.

На рассмотренном примере можно убедиться в том, что материалы шкалы естественного обилия лесообразующих пород позволяют не только уточнить характер разнообразия насаждений внутри выделенных типов леса и высотно-климатических полос, но и дают основу для уточнения лесотипологических классификаций, обоснованного дополнения их новыми типами леса, которые без учета природного разнообразия обилия лесообразующих пород в насаждениях выявить невозможно.

Предлагаемый способ обобщения данных позволяет также и уточнять границы лесорастительных полос с учетом характера изменчивости продуктивности местообитания и состава насаждений, естественно выработавшихся в процессе ценогенеза. Одновременно выявляется и степень использования видами площади тех или иных местоположений в горах. Все это в совокупности дает возможность обнаружить конкретные связи важнейших факторов среды и растительности, позволяет дать обоснование для каждой выделенной лесотипологической единицы.

Шкала естественного обилия лесообразующих видов строится по результатам анализа характера влияния косвеннодействующих факторов среды и потому носит региональный характер. Но это не исключает возможности объяснения выявленных закономерностей и путем увязки с показателями климата местности. Зная существующие корреляции климатических факторов с косвеннодействующими факторами, можно перейти к построению более общих, единых, а не региональных шкал естественного обилия лесообразующих пород, что даст основу для создания единой классификации.

В заключение раздела кратко остановимся на вопросе применения моделей в решении задач лесовосстановления. При назначении лесовосстановительных мероприятий в настоящее время обычно ориентируются на то, что вся площадь насаждения должна быть заселена лесообразующими породами. Из такого расчета составлены принятые в лесоустройстве шкалы оценки естественного возобновления лесных пород и разработаны рекомендации по созданию лесных культур. Однако, как было показано выше, емкость экологической ниши для лесообразующих пород в каждом насаждении варьирует в весьма широком диапазоне. Площадь, которую может заселять лесообразующая порода в насаждении, в среднем по горным лесам значительно меньше площади насаждения. Если этого не учитывать, то посадки леса и содействие естественному возобновлению будут планироваться в завышенных объемах и там, где

лесорастительные условия не позволяют увеличить облесенность.

Рассмотренные выше региональные эмпирические модели природной заселенности горных склонов позволяют с достаточной точностью решить задачу определения нормы заселенности таксационных выделов аборигенными породами. Исходя из этого, можно рекомендовать использовать модели при проведении лесоустроительных работ и в лесных хозяйствах. Основные особенности их применения заключаются в следующем:

1. Фактическая заселенность лесных насаждений устанавливается по показателю встречаемости лесообразующих пород, который в темнохвойных лесах определяется с применением учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>. Это позволяет объективно учесть характер распределения и обилие лесообразующей породы.

2. Нормы заселенности лесных площадей определяются по региональным эмпирическим моделям естественной встречаемости лесообразующих пород, методика построения которых была рассмотрена в предыдущем разделе главы.

3. Заключение о необходимости лесовосстановительных работ на выделе дается по результатам сравнения фактической заселенности площади лесообразующей породой (с учетом самосева, подроста и деревьев) с возможной заселенностью для данных лесорастительных условий (прогнозируемой по модели). Целесообразность этого обосновывается всем опытом и теорией рубок главного пользования, результатами изучения лесных смен, представленными в литературе материалами о пределах емкости экологических ниш и всеми рассмотренными выше результатами исследований. Необходимость этого вытекает также из того, что процесс естественного возобновления в конечном счете сводится к поддержанию обилия лесообразующего вида в соответствии с лесорастительными условиями. Поэтому верное представление об успешности заселения площади лесообразующей породой можно получить лишь учитывая все обилие вида, а не только обилие представляющих его молодых особей.

Применение этих рекомендаций позволит более верно выявить места, требующие содействия естественному возобновлению или проведения лесокультурных работ, и тем самым избежать в лесном хозяйстве потерь, связанных с ошибочным назначением этих мероприятий.

Таким образом, построенные модели позволяют вскрыть и понять закономерности широкой природной изменчивости обилия лесообразующих пород в горных насаждениях. Данная изменчивость обязательно должна учитываться как в научных

исследованиях, так и в практической деятельности. Создание необходимой системы региональных моделей для всех горных лесов даст нужную основу для разработки отвечающих местным условиям классификаций типов лесов, таблиц хода роста древостоев, норм оценки успешности естественного возобновления горных лесов, оптимизации лесовосстановительных работ, для прогноза оптимальной лесистости горных регионов и осуществления прогноза лесов будущего, для экстраполяции и интерполяции исследовательских данных по защитно-охранной роли лесов, их водному режиму и т. д.

## В ы в о д ы

Острая необходимость в разработке вопросов оценки, моделирования и прогноза заселенности лесных площадей лесобразующими породами обусловлена весьма широким кругом возникающих прикладных задач. Вместе с тем эти вопросы являются важнейшей частью проблемы горизонтальной структуры лесов. Дело в том, что даже при одинаковом типе распределения деревьев на площади процесс образования леса существенно зависит от того, какая часть площади формирующегося насаждения будет занята лесобразующими породами. Следовательно, без решения задачи прогноза норм заселенности лесных площадей мы не можем достаточно полно понять природного разнообразия структуры лесов, а также характера и значения внешних и внутренних связей выделенных ее единиц.

Обоснованное в данной главе методическое решение задачи количественного моделирования и прогноза заселенности горных площадей лесобразующими породами позволяет ориентироваться в исключительном разнообразии природного обилия основных лесобразующих пород в горных лесах.

В процессе разработки и испытания метода моделирования выяснилось, что для природных лесных сообществ закономерна очень широкая изменчивость степени естественной заселенности площади лесобразующими породами: ее диапазон варьирует от долей процента до 100%. Причем в пределах всего климатического разнообразия лесных подпооясов преобладающая часть насаждений характеризуется заселенностью площади значительно ниже 100% (чаще близкой к 50%). Полная заселенность площади насаждений в естественных горных лесах является не обычной нормой, а крайним частным случаем. Отсюда дифференцированный учет природного разнообразия нормы площади, которую лесобразующие породы могут занимать в насаждении, очень важен для повышения эф-

фективности методов изучения леса и лесоводственных мероприятий.

Основные закономерности природного варьирования заселенности лесных площадей носят длительно-устойчивый характер. Корректировки выявленных эмпирическим путем закономерностей не требуется, пока не изменятся состояние климата и состав основных растительных компонентов лесных сообществ. Поэтому можно строить модели естественной заселенности лесных площадей и осуществлять прогноз по ним. В качестве основы для построения эмпирических моделей нужно использовать оценки встречаемости лесообразующих пород в естественных сообществах.

Обобщенный в данной главе опыт построения региональных эмпирических моделей встречаемости лесообразующих пород (на площади около четверти миллиона гектаров) подтвердил целесообразность применения разработанной методики моделирования для разных широт, типов леса, лесообразующих пород, высотно-климатических подпооясов и лесорастительных районов. При прогнозе по построенным моделям средние отклонения оценок фактической заселенности (в контроле) от прогнозируемой оказались несущественными на 1%-м уровне значимости.

Выполненные исследования позволяют сделать следующие выводы, которые целесообразно учитывать при анализе заселенности насаждений основными лесообразующими породами и всей совокупностью лесообразующих пород:

1. В горных районах заселенность площади лесообразующими породами закономерно связана с инсоляционной экспозицией склонов, степенью каменистости их поверхности, карбонатностью почв и абсолютной высотой местности. Эта зависимость тесная, длительно-устойчивая, может моделироваться и прогнозироваться.

2. Заселенность площади лесообразующей породой объективно оценивается показателем ее встречаемости на круговых учетных площадках диаметром, равным среднему для густых древостоев расстоянию между взрослыми деревьями в том возрасте, когда замедляются их конкурентные взаимодействия. Для определения встречаемости большинства хвойных пород оптимальны учетные площадки размером 16 м<sup>2</sup>.

3. Сбор материала для анализа природных закономерностей изменчивости встречаемости лесообразующих пород можно выполнить двумя способами: а) путем закладки учетных площадок на пробных площадях, расположенных на различно ориентированных склонах и в разных высотно-климатических подпооясах; б) путем закладки учетных площадок на горизонтальных ходах, пересекающих большую совокупность насаж-

дений по разным высотно-климатическим подпоясам. Оба способа дают результаты, позволяющие выяснить закономерности природного варьирования заселенности как участков, так и всей площади насаждений.

4. Опыт построения и производственных испытаний региональных эмпирических моделей встречаемости основных лесообразующих пород и всей совокупности лесообразующих пород, накопленный на примере горных систем Алтая и Тянь-Шаня в широком диапазоне варьирования лесорастительных условий высотно-климатических поясов, в разных лесорастительных районах, для разных лесообразующих пород и формируемых ими типов лесов, позволяет констатировать, что региональные модели встречаемости лесообразующих пород объективно отражают длительно-устойчивые закономерности природного разнообразия норм заселенности лесных площадей. По модели удастся уверенно (на 1%-ом уровне значимости) прогнозировать долю площади, которую лесообразующая порода может занять в насаждении.

5. Практическое значение региональных моделей встречаемости лесообразующих пород состоит в том, что они позволяют дифференцированно учитывать природное разнообразие норм горизонтальной заселенности лесных площадей при изучении типов леса, разработке и применении лесотипологических классификаций, оценке успешности естественного возобновления, проектировании лесовосстановительных мероприятий и при решении других задач, для эффективного выполнения которых нужно знать размеры площади, пригодной для лесообразующей породы в насаждениях.

### Глава 3

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Развивая тему предыдущей главы, перейдем к обсуждению характера размещения деревьев в биогеоценозах. Как уже отмечалось при обзоре литературы, в зависимости от концепции исследователей закономерным предполагается либо групповое, либо случайное распределение особей. Решение этого дискуссионного вопроса виделось главным образом в активном накоплении фактических данных по оценке характера размещения. Целесообразность такого подхода вполне обоснованна, но вместе с тем его можно сочетать с детальным рассмотрением основных причин, регулирующих распределение особей, и характера действия этих причин.

На размещение растений в природных сообществах действуют две категории причин: среда и свойства самих растений. Следовательно, необходимо выделить такие свойства растений, которые были бы закономерно общими и неотъемлемыми для всех растительных видов и в то же время от которых бы непосредственно зависел характер распределения особей. При изучении данного вопроса выяснилось, что из множества свойств растений наибольший интерес представляют два: их избирательность к среде обитания и фенотипическая разнокачественность. Другие свойства либо не являются широко репрезентативными (как, например, способность размножаться вегетативным путем, способ распространения семян и т. п.), хотя и существенно влияют на размещение отдельных видов растений, либо имеют весьма отдаленное отношение к регулированию распределения.

### Экспериментальное обоснование неравномерного распределения

Указания на неоднородность среды как одну из причин неравномерного размещения деревьев имеются в отечественной и зарубежной литературе (Соорег, 1961; Миняев, 1963;

Crowtner, Harper, 1965; Billings, 1969; Дылис, 1969; Москаленко, 1970; White, 1970 и др.). Однако в большинстве случаев амплитуда экологической приспособленности пород понималась слишком широко и потому значению их избирательности в регулировании распределения деревьев в лесу уделялось недостаточно внимания. Это подтверждается тем, что при разработке учений о бонитетах насаждений, типах лесов, типах лесорастительных условий и других направлений лесоведения вопрос о размещении деревьев в насаждениях не учитывался.

Характерным примером может служить и объект наших исследований — горные леса Тянь-Шаня. На основании наблюдений за состоянием ели Шренка в пределах ее ареала данную породу считают теневыносливой и в то же время световыносливой (Смирнов, 1940; Серебряков, 1945; Гуриков, 1960; Ган, 1970), влаголюбивой, но способной переносить засуху (Серебряков, 1945; Ган, 1970), приспособленной к существованию при низких температурах в период вегетации и зимой (Ган, 1970), не требовательной к почвам (Андреевский, 1941; Попов, 1940; Глазовская, 1946; Соколов, 1946 и др.). В итоге отмечается очень большая амплитуда экологической приспособленности ели Шренка, а разреженность древостоев, неравномерность размещения деревьев и формируемых насаждений нередко относится за счет других факторов.

Насколько широким оказалось представление о степени приспособленности ели к разным условиям Тянь-Шаня, можно видеть уже из того, что, например, для всего разнообразия ельников Северного Тянь-Шаня успешность естественного возобновления ели Шренка принято оценивать по единой шкале норм численности подроста, т. е. в любых условиях среды обитания насаждений возможное обилие вида считается одинаковым.

Поскольку характер размещения деревьев в насаждении в значительной мере определяется на ювенильном этапе формирования, то в первую очередь должна быть рассмотрена избирательность ювенильных растений.

Для примера лучше взять ель Шренка, так как широта диапазона ее экологической приспособленности общепризнана.

Избирательность ели Шренка к условиям обитания на ювенильном этапе формирования определяли путем экспериментальных посевов семян и наблюдений за сеянцами. Работа велась с 1970 по 1973 г. Одновременно собирались данные о характере размещения особей ели в природных лесах.

Эксперименты с посевами ели проводились на территории Алма-Атинского заповедника в различных частях елового подпояса северного макросклона хр. Заилийский Алатау. Было

заложено два экспериментальных питомника, в которых получена широкая гамма варьирования среды.

Нижний экспериментальный питомник располагался в районе слияния рек Правый и Средний Талгар, в области экологического оптимума для ели Шренка, о чем свидетельствует установленный лесоустройством 1964 г. второй бонитет формирующихся здесь насаждений. Абсолютная высота его местоположения — 1640 м над ур. м. Участок занимал почти горизонтальное положение (уклон не более 2° к западу) и находился в 150 м от реки. Боковое затенение соседними склонами отсутствовало. По результатам закладки почвенных разрезов и прикопок удалось выяснить, что подстилающей породой являются мелкий песок и дресва. Верхний гумусовый горизонт почвы сильно задернован. Его мощность достигает 12—15 см. Толщина подстилки не превышает 1 см.

Вся территория равномерно занята травостоем, характерным для открытых участков горно-полянных типов леса. Установлено большое разнообразие видов травянистых растений (20 видов), однако наиболее обильно представлены восемь видов, которые и определяют основную характеристику растительного покрова: злаки (*Agropyron tianschanicum* Drob.; *Dactylis glomerata* L.; *Phleum phleoides* (L.) Karst.; *Poa nemoralis* L.); герань (*Geranium collinum* Steph.); манжетка (*Alchimilla obtusa* Busser.); клевер (*Trifolium pratense* L.). Наряду с этими видами встречаются: *Taraxacum vulgare* Schrenk.; *Lamium album* L.; *Myosotis silvatica* (L.) Hoffm.; *Ranunculus grandifolius* C. A. M.; *Viola acutifolia* (K. et. K.) Beck.; *Ligularia macrophylla* D. C.

Используемые в опытах семена имели лабораторную всхожесть 88%; масса 1000 семян — 6,97 г.; предпосевная обработка их не проводилась.

Верхний экспериментальный питомник\* располагался в области неблагоприятного для ели высотно-климатического подпояса — у верхних высотных границ распространения ее лесов. По данным лесоустройства, бонитет насаждений ели здесь не превышает IV—V классов. Питомник находился на открытой, почти горизонтальной прогалине в ельнике арчовом субальпийском (ущ. Правый Талгар; абсолютная высота 2500 м над ур. м.). Почвы горно-луговые суглинистые. Толщина подстилки — 1 см. Гумусовый горизонт мощностью до 26 см, сильно задернован. Подстилающая порода — гранит, залегает на глубине 80 см. В напочвенном покрове наиболее обильно представлены: *Alchimilla vulgaris* s. l.; *Poa alpina* L.; *Geranium*

---

\* Закладка верхнего питомника и сбор данных под руководством автора выполнялись О. Н. Хомулло.

*collinum* Steph.; *Geranium rectum* Trautv.; *Phlomis oreophila* K. et K.; *Aegopodium alpestre* Ldb.; *Aconitum nemorum* M. Pop.; *Cicerbita azurea* (Ldb.) Beauv.; *Festuca rubra* L.; *Carum carvi* L.

Экспериментальные посе́вы семян ели велись на площадках  $1 \times 1$  м. На каждую площадку семена высевались строчками (по 10 строк) на глубину 0,5 см. В каждой строке — 100 семян, в 1 см друг от друга. Расстояние между строчками — 5 см. Такое размещение позволило в дальнейшем учесть процент появляющихся всходов по 10 повторностям на каждой площадке.

Заложено два основных варианта опыта: с сохранением естественного травостоя и с удалением его. В вариантах без травостоя рано весной, перед посевом, из почвы удалялась корневая система травянистых растений. В дальнейшем за чистотой участка следили постоянно.

Варианты опыта с сохраненным и удаленным травостоем разбивались на подварианты: со 100, 70 и 40% затенением и без затенения, а также — с дополнением осадков до нормы открытых местообитаний и без него. Затеняющие щиты устанавливались с наклоном к северу.



Рис. 19. Схема опыта. 1—14 — номера вариантов

Выравнивание фона осадков на части площадок позволило, с одной стороны, проследить влияние травостоя и затенения на влажность почвы; с другой — расширить диапазон варьирования влажности почвы.

Каждый вариант опыта закладывался в трех повторностях. Для этого семена высевались в три блока, внутри каждого из которых варианты располагались в различной последовательности (рис. 19).

Для затенения и дозирования осадков использовались щиты с жестяными желобками, треугольными в поперечном сечении.

Влажность почвы по каждому варианту опыта определялась на глубинах 0—5, 5—10, 10—15 см через каждые 10 дней термовесовым способом. Температуру поверхности почвы и на глубине определяли ежедневно в 7, 13 и 19 ч. Ночная температура измерялась минимальными термометрами. Фенологическое состояние, высота травостоя, а также процент покрытия (общий и по видам) оценивались через каждые 10—12 дней, начиная с апреля до конца вегетации. Процент покрытия измерялся сеткой Л. Г. Раменского (1938) размером 1×1 м. Высота травостоя определялась как средневзвешенная по проценту покрытия представленных видов.

По всем вариантам опыта процент покрытия для травостоя был близок к 90—100% и потому не мог быть использован как варьирующий показатель воздействия травостоя на всходы ели. Средняя же высота травостоя, характеризующая степень его эдифицирующего влияния (и конкурентную мощность), оказалась более подходящим критерием, так как по вариантам опыта она изменялась в широких пределах.

При обработке материалов был применен метод информационно-логического анализа (Пузаченко, Мошкин, 1969). Это позволило выяснить влияние большого количества факторов и выявить косвеннодействующие факторы.

Детально подробности эксперимента рассматривались в статьях (Проскураков, 1972, 1973). Здесь же важно показать разнообразие сред, достигнутое в экспериментах, и то, как лесобразующая порода реагировала на изменения условий обитания.

Вначале рассмотрим особенности микроусловий на примере двух вариантов опытных площадок питомника, расположенного на горизонтальном участке на высоте 1640 м над ур. м. На обоих вариантах площадок был полностью (включая корневую систему) удален травостой. По периферии площадок на глубину до 40 см для изоляции бокового подтока влаги уложен рубероид. Одни площадки имели 40% затенение. Это позволяло создать на них режим солнечной радиации, близкий по характеру к режиму микросклона северной ориентации 50° крутизны. Другие площадки оставались открытыми и потому приход к ним прямой радиации был типичным для горизонтальных участков.

Таким образом, эти два варианта площадок могли моделировать различия микроусловий для склонов от горизонтальных до 50° крутизны. Каждая из опытных площадок получала одинаковое количество осадков, распределение которых в течение

лета совпадало с естественным (рис. 20). Температура воздуха на стандартной высоте метеонаблюдений, состояние облачности, механический и химический состав почв для них также были одинаковыми. Разнилось лишь количество поступающей

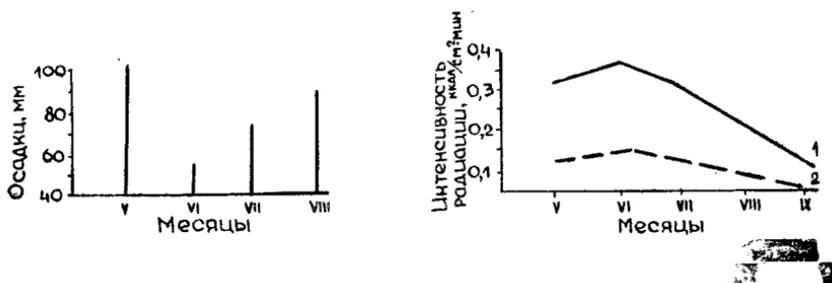


Рис. 20. Месячные суммы осадков в 1970 г.

Рис. 21. Интенсивность прямой солнечной радиации при ясном небе: 1 — открытая горизонтальная площадка, 2 — горизонтальная площадка под щитом с 40% отеняющей поверхности

прямой солнечной радиации (рис. 21). Отененные площадки, моделирующие микросклон крутизной  $50^\circ$ , получали прямой радиации в 2—2,5 раза меньше, чем неотененные. Посмотрим теперь, к чему привело такое отличие.

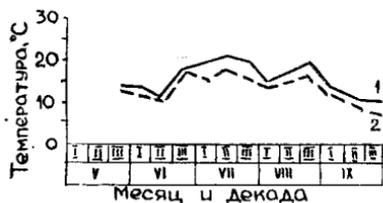


Рис. 22. Среднемесячная температура поверхности почвы по вариантам опыта в 1970 г. Обозначения см. на рисунке 21

В летние месяцы разница среднедекадной температуры поверхности почвы на участках достигала  $5-6^\circ$  (рис. 22). Эвапорация влаги с поверхности почвы незатененных участков в ясные дни была вдвое больше, чем на участках, имитирующих микросклон  $50^\circ$  крутизны (рис. 23). Это, в свою очередь, вызвало отличие в увлажнении верхних (0—15 см) корнеобитаемых слоев почвы (рис. 24). В период наиболее активного роста и развития растений (июнь, июль) различия в увлажнении достигали трехкратной величины. Отсюда видно, что уже мест-

ное изменение количества приходящей радиации приводит к глубоким и устойчивым изменениям температуры, влажности почвы и испарения с ее поверхности.

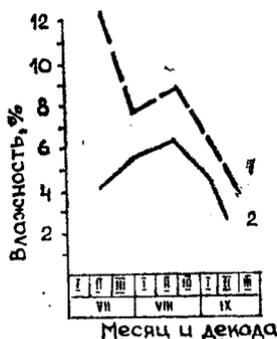
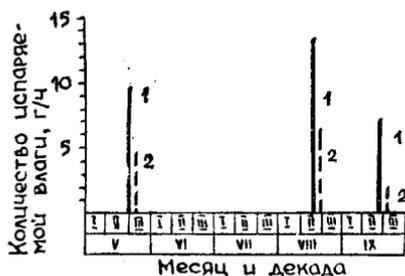


Рис. 23. Средняя дневная (с 9 до 18 ч) интенсивность эвапорации в ясные дни с поверхности испарителей, имеющих площадь 442 см<sup>2</sup>. Обозначения см. на рисунке 21

Рис. 24. Динамика содержания влаги в почве по вариантам опыта. Обозначения см. на рисунке 21

Заданное в эксперименте разнообразие микроусловий существенно повлияло на состояние растительных конкурентов ели. Это видно на примере травостоя (табл. 16).

Таблица 16. Зависимость высоты травостоя от инсолируемости участков и влажности почвы в экспериментальном питомнике (1640 м над ур. м.)

Затенение, %	Влажность почвы, %	Высота травостоя, см	
		минимальная	максимальная
40	1,3—2,5	25	40
	22,2—27,3	45	60
70	17,0—22,1	25	40
	22,2—27,3	40	45

Примечание. Данные обработаны методами теории информации.

Как видно из таблицы, высота травостоя существенно варьировала даже при средних (40 и 70%) режимах затенения. В целом по опыту разнообразие состояний травостоя оказалось весьма значительным. Складывающееся под влиянием заданной среды разнообразие почвенного покрова, в свою очередь, изменяло исходные микроусловия. Температурный микроклимат поверхности почвы под травостоем стал значи-

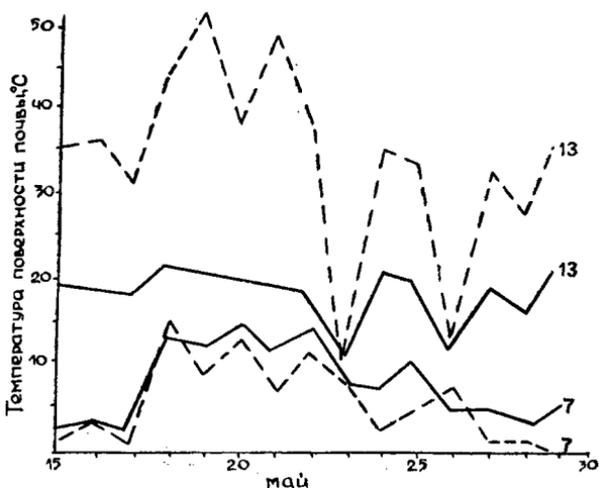


Рис. 25. Динамика температуры поверхности почвы в 7 и 13 ч на открытых площадках экспериментального питомника для вариантов с сохраненным (сплошная линия) и удаленным (пунктир) травостоем

тельно более умеренным (рис. 25), а влажность приземного слоя воздуха — выше, чем на участках, лишенных травы.

Особенно сильно варьировало количество поступающей сквозь травостой радиации. По данным 1972 г., в районе научной базы Алма-Атинского заповедника (1640 м) в ясную погоду на открытых горизонтальных участках 22 июня количество поступающего света достигало в 12 ч дня 130 000 лк. В это же время на высоте 5 см от поверхности почвы под травостоем, имеющим 100% проективное покрытие и высоту всего 35 см, освещенность была 800 лк, т. е. в 162 с лишним раза меньше. С увеличением высоты травостоя освещенность нижних приземных горизонтов снижалась еще более существенно. Так, в приземных ярусах травостоя, достигающего метровой высоты, 22 июня полуденная освещенность снижалась до 150—200 лк, т. е. была в 650 раз меньше, чем на лишенных травы участках.

Температура поверхности почвы на открытых участках, лишенных травостоя, оказалась значительно выше, чем на открытых участках с сохраненным травостоем. В отдельные периоды лета (особенно в июле—августе) отличия в среднесуточной температуре на территории экспериментального питомника превышали 7° (рис. 26). Причем разница в температурном режиме поверхности почвы возрастала в соответствии с увеличением высоты травостоя, его проективного покрытия

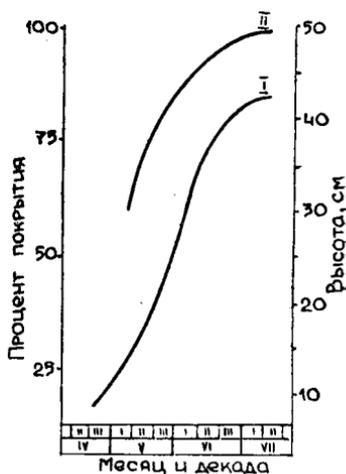
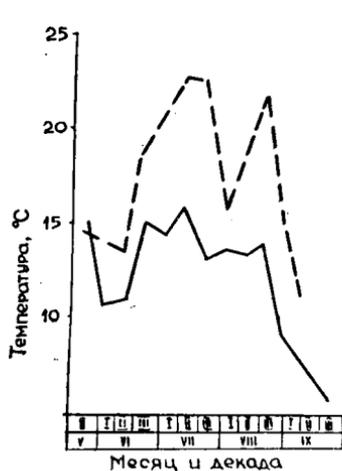


Рис. 26. Динамика среднедекадной температуры поверхности почвы для открытых площадок с сохраненным травостоем (сплошная линия) и без него (пунктир)

Рис. 27. Динамика средней высоты травостоя (I) и его проективного покрытия (II) на открытых участках питомника

(рис. 27) и уменьшалась к концу периода вегетации (последняя декада августа), когда травостой начинал полегать.

Используя для обработки материалов экспериментов методы теории информации, удалось выяснить особенности средообразующего влияния травяного покрова. Так, при среднем режиме затенения (40%) присутствие травостоя способствовало сохранению почвенной влаги (табл. 17). В этом случае на участках без травостоя влажность верхнего слоя почвы поддерживалась на уровне 5—14%, а с травостоем достигала 52%. На открытых площадках такой зависимости не наблюдалось. Здесь в результате сильного нагрева и испарения влажность почвы не поднималась выше 14%. Следовательно, при средней инсолируемости главную роль в иссушении верхних слоев почвы играет радиационный режим ее поверхности. В связи с этим роль травостоя в повышении влажности почвы при средних режимах радиации сводится к увеличению степени затенения.

Поскольку в эксперименте растительные конкуренты ели не только сами зависели от исходной микрообстановки, но и одновременно трансформировали ее, наблюдалось снижение влияния исходной микрообстановки на численность ели. Это подтверждают результаты расчетов коэффициентов эффектив-

Т а б л и ц а 17. Зависимость влажности почвы от инсолируемости участков и наличия на них травяного покрова

Затене- ние, %	Наличие травостоя	Влажность почвы, %	
		наимень- шая	наибольшая
0	Есть	1,3	5,0
	Нет	1,3	5,0
40	Есть	24,2	51,9
	Нет	5,1	14,9
70	Есть	24,2	51,9
	Нет	14,2	24,1
100	Есть	14,2	24,1
	Нет	14,2	24,1

ности передачи информации от исходных микроусловий для вариантов с травостоем и без него. По данным таблицы 18 видим, что во всех случаях анализа связь численности ели с условиями экотопа оказалась наибольшей лишь при отсутствии напочвенного покрова.

Т а б л и ц а 18. Коэффициенты эффективности передачи информации от факторов среды к численности всходов ели по вариантам экспериментальных посевов (питомник на высоте 1640 м над ур. м., данные на 10 июля 1970 г.)

Факторы среды	Коэффициент по ва- риантам опыта	
	без травос- стоя	с травостоем
Прямая солнечная радиация	0,4928	0,3174
Сумма среднесуточных темпера- тур поверхности почвы (14.V— 10.VII)	0,3711	0,3618
Влажность почвы на 10.VII	0,2625	0,1812
Средняя высота травостоя при 100% проективном покрытии	—	0,4937

В первый же год заданный в питомниках режим позволил выявить очень высокую избирательность молодых особей ели к условиям обитания. По существу, каждый из вариантов заданных условий обитания так или иначе влиял на состояние сеянцев ели и их численность (рис. 28, табл. 19).

Как видно на рисунке 28, при совершенно одинаковых поступлениях осадков и отенении всходы лучше всего росли на участках с удаленным травостоем. Лишь на неотеняемых площадках они отмирали из-за ожога корневой шейки (см. ва-

риант 14). В присутствии травяного покрова всходы приобретали все признаки этиолированности, а их корни не ветвились и мелко залегали в почве. При отенении до 100% всходы также были этиолированными, по состоянию они приближались к всходам при сохраненном травостое.

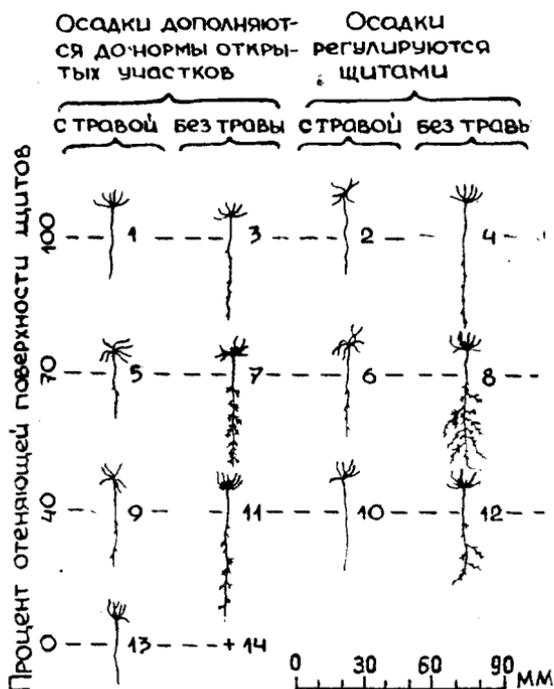


Рис. 28. Габитус сеянцев ели по вариантам опыта на 3 октября 1970 г. Нижний питомник: 1—14 — номера вариантов. Пунктир — положение корневой шейки

Наилучшее жизненное состояние всходов наблюдалось при средних режимах отенения (40—70%) и при отсутствии травяного покрова: штаб отличался наибольшей толщиной, семядоли развивались наиболее полно, а корневая система глубоко проникала в почву и хорошо ветвилась. В тесной зависимости от микроусловий оказалось не только жизненное состояние елочек, но и их количество.

В каждом заданном варианте условий обитания происходил естественный отпад определенной (наименее приспособленной) части растений. Причем основной отпад сеянцев ели наблюдался, главным образом, в первый год эксперимента, затем был очень незначителен. Количество сеянцев по ва-

Таблица 19. Характеристика еловых всходов по вариантам экспериментов (питомник на высоте 1640 м над ур. м., данные на 3 сентября 1970 г.)

Затенение, %	Исследуемые параметры	Осадки дополняются до нормы открытых местоположений		Осадки регулируются щитами	
		с травостоем	без травостоя	с травостоем	без травостоя
100	Масса, мг:				
	сырая	23,04±0,4	37,1±0,8	15,5±1,0	35,0±1,1
	сухая	4,8±0,1	9,3±0,3	5,8±0,1	10,6±0,3
	Размеры, мм:				
	семядоли	14,9±0,3	14,1±0,6	13,4±0,5	15,3±0,5
70	штамба	33,7±1,9	19,1±1,4	37,0±1,8	29,6±1,8
	корня	24,2±2,6	51,4±4,0	21,8±1,1	61,1±3,3
	Сохранившиеся всходы, %	7,1±1,2	16,0±1,7	0,2±0,1	1,3±0,4
	Масса, мг:				
	сырая	26,5±1,0	57,4±1,2	21,7±0,5	76,2±1,7
40	сухая	6,0±0,1	15,8±0,3	3,8±0,1	24,0±0,5
	Размеры, мм:				
	семядоли	14,4±1,4	13,5±0,4	14,1±0,5	14,0±0,3
	штамба	23,4±1,5	19,0±1,0	26,1±1,8	22,4±0,7
	корня	30,0±2,8	81,7±2,7	33,1±3,4	91,8±3,1
0	Сохранившиеся всходы, %	0,9±0,1	27,3±2,0	1,1±0,2	16,2±2,0
	Масса, мг:				
	сырая	23,5±0,5	47,8±1,9	25,1±1,9	31,2±0,9
	сухая	3,0±0,1	13,5±0,5	—	12,2±0,2
	Размеры, мм:				
0	семядоли	14,0±0,3	12,8±0,4	13,1±0,7	13,8±0,6
	штамба	26,8±1,8	15,6±1,0	31,4±1,8	22,5±0,3
	корня	26,7±2,1	73,1±4,1	29,0±2,0	54,0±6,5
	Сохранившиеся всходы, %	1,1±0,1	11,3±1,2	1,0±0,2	5,8±0,9
	Масса, мг:				
0	сырая	26,7±1,0	Всходы погибли		
	сухая	7,4±0,5			
	Размеры, мм:				
	семядоли	15,2±0,4			
	штамба	27,1±1,2			
0	корня	28,8±1,9			
	Сохранившиеся всходы, %	1,1±0,1			

риантам опыта с 1971 по 1972 г. почти не менялось, а состояни-  
е сохранившихся к 1973 г. оказалось нормальным (табл. 20).

Данные таблицы 20 позволяют отметить, что и на третий  
год опыта сохранность всходов по вариантам осталась преж-  
ней. Это подтверждает выявленную проведенным эксперимен-  
том не случайную, а закономерную реакцию ели на условия  
обитания.

Помимо особенностей реакции ели на экологическую обста-

Таблица 20. Среднее (по 10 повторностям) количество сохранившихся семян ели, % от числа высеванных семян (питомник на 1640 м над ур. м. Блок 3. Варианты без травостоя)

Затенение. %	Кол-во поступающих осадков, % от нормы открытых участков	Кол-во всходов по годам, %	
		1970	1972
70	100	34,6	31,0
70	30	18,9	17,5
40	100	11,3	5,7
40	60	3,9	1,6

новку эксперимент дал возможность установить также особенности конкурентного влияния травостоя на состояние и сохранность молодых елочек.

В условиях нижнего питомника формирование семян ели в присутствии травостоя сопровождалось их значительным отпадом. Это видно на примере вариантов, получающих одинаковое количество осадков (100%), но разное количество прямой солнечной радиации (30 и 0%). Для обоих вариантов на участках, лишенных травы (рис. 29), количество всходов оказалось довольно высоким, а их состояние наилучшим.

Относительно влияния травяного покрова на всходы ели выявлено следующее. В течение периода вегетации интенсивность отпада всходов ели закономерно увеличивалась по мере нарастания эдифицирующей мощности травостоя (сравните рис. 29, *Б* и *В*). Причем эффект конкурентного влияния травостоя в каждый момент периода вегетации оказался пропорционален параметрам травостоя: чем лучше был развит травостой (*В*, 1), тем меньше сохранилось всходов ели (*Б*, 1).

Но состояние травостоя, в свою очередь, зависело от среды обитания. Ухудшение экологической обстановки подавляло рост травостоя и способствовало сохранению большего числа семян ели, даже несмотря на то, что исходная среда была менее благоприятна для ели.

Например, исходная среда в варианте опыта, иллюстрируемом кривой на рисунке 29, *А*, 1, для всходов ели оказалась наиболее благоприятной. Однако и для травостоя такие условия близки к оптимальным (*В*, 1), он тоже достиг высокой продуктивности. В результате травяной покров именно на этом варианте исходной среды наиболее активно воздействовал на всходы ели. Поэтому в данной экологической ситуации количество семян ели под травостоем сохранилось наименьшее (рис. 29, *Б*, 1).

Второй из рассматриваемых вариантов (рис. 29, А, 2) свидетельствует о том, что сильное отенение неблагоприятно для семян ели (по сравнению со средним отенением). В результате здесь количество всходов оказалось меньшим, чем в первом варианте. Но недостаток солнечной радиации одновременно ослабил и состояние травостоя (В, 2). В итоге ухудшения экологической обстановки, повлекшего за собой уменьшение мощности травостоя, его отрицательное влияние на всходы ели снизилось, и они сохранились в большем количестве (рис. 29, В, 2).

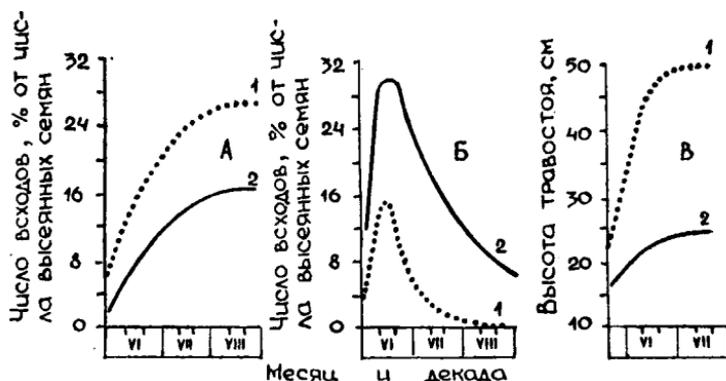


Рис. 29. Динамика количества всходов ели (А — выращенных без травостоя, В — совместно с травостоем) и высоты травостоя (В) в питомнике, заложенном на высоте 1640 м над ур. м. Состояние факторов (% от нормы открытых горизонтальных участков) по вариантам: 1 — 30% прямой солнечной радиации, 40% рассеянной, 100% осадков; 2 — нет прямой солнечной радиации, 20% рассеянной, 100% осадков

Наблюдения за динамикой появления и отпада семян ели на верхнем питомнике (на высоте 2500 м) выявили иную картину. В целом климатические условия обитания для травянистых видов оказались у верхних пределов распространения ели значительно хуже, чем у нижних. Это отразилось и на динамике роста травяного покрова (сравните рис. 29, В и 30, А). Причем продуктивность травостоя существенно ограничивалась недостатком солнечного тепла (сравните рис. 30, А и В). На менее прогреваемых участках травостой был ниже. При совместном росте семян ели с травостоем отрицательное влияние последнего не было выражено. Лучшая сохранность семян ели и при наличии травостоя наблюдалась на более прогреваемых участках (рис. 30, В и В).

Следовательно, в неблагоприятных климатических условиях роль растительных конкурентов ели незначительна. Связь между климатическими факторами и численностью особей ели

в таких ситуациях может быть выяснена без учета влияния ее растительных конкурентов.

Таким образом, ель Шренка, если говорить о виде в целом, действительно отличается широкой экологической приспособленностью. Об этом свидетельствует и то, что в большинстве вариантов экспериментальных посевов определенная часть ее особей сохранялась. Но вместе с тем с уклонением среды от оптимума уже на ранних этапах формирования существенно варьирует численность и жизненное состояние особей. Боль-

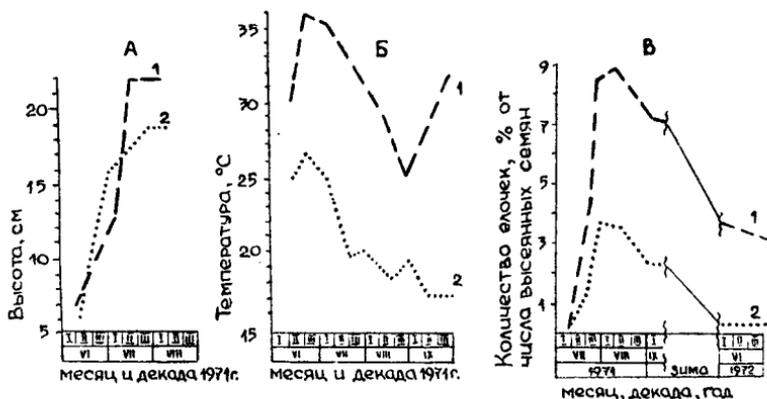


Рис. 30. Динамика высоты травостоя (А), максимальной температуры поверхности почвы (Б) и численности выросших совместно с травостоем семян ели (В) по вариантам отенения: 1 — 40%, 2 — 70% отеняющей поверхности щитов. Экспериментальный питомник на высоте 2500 м над ур. м.

шинство из них не отличается жаростойкостью, предпочитает среднеинсолируемые, влажные местообитания. В условиях же экологического оптимума ель Шренка плохо выдерживает конкуренцию со стороны травяного покрова, преодолевая ее лишь в малоблагоприятных и для нее самой условиях внешней среды. Следовательно, при анализе характера размещения особей ели Шренка необходимо учитывать не вообще широту экологической приспособленности данного вида как такового, а избирательность к среде обитания большинства представляющих его особей. Вместе с тем следует также признать, что основное большинство особей ели Шренка отличается высокой избирательностью на ранних этапах формирования.

Сходное с экспериментальным варьирование среды в естественных условиях определяется экспозицией склонов, эдифицирующим влиянием взрослых особей деревьев, разнокачественностью почвообразующих пород, растительными конкурентами лесообразующих видов и многими другими фактора-

ми. Причем в пределах любого лесного сообщества имеет место широкая изменчивость микроусловий, на фоне которой происходит и дифференциация численности особей. Поэтому результаты выполненных экспериментов позволяют отметить, что высокая избирательность к среде обитания у большинства особей лесообразующей породы может являться важнейшей и постоянно действующей причиной неравномерной численности деревьев внутри насаждений.

### **Обоснование неравномерного распределения по данным исследования биоценозов**

Сделанные на основе экспериментальных данных выводы могут быть подтверждены и результатами наблюдений в природе. В связи с этим рассмотрим материалы, собранные в лесах хребтов Кунгей-Алатау, Терской-Алатау и Заилийский Алатау.

Вначале остановимся на результатах изучения пробной площади, которая была заложена на северном макросклоне хр. Терской-Алатау, в бассейне р. Чон-Кызыл-Су. Абсолютная высота — 2600 м над ур. м. Лесосека сплошной рубки двадцатилетней давности. Азимут склона —  $50^\circ$ , крутизна —  $27^\circ$ . Подрост ели представлен особями 5—40 лет (средний возраст 15 лет) высотой 0,1—3,0 м. Место вырубki сильно задерновано. Среднее проективное покрытие травостоя — 70%, высота — 20 см. В составе травостоя сныть, герань, злаки, земляника, костяника. Моховой покров слабо развит. В подлеске участвуют рябина, жимолость, шиповник. Среднее проективное покрытие кустарниками — 25%, их высота — 1,5 м. На этой пробной площади было заложено 115 круговых учетных площадок размером 16 м<sup>2</sup>, с размещением 20×20 м. Размер пробной площади — 0,45 га.

На каждой учетной площадке описывалось состояние травянистой и кустарниковой растительности, подрост ели, измерялись азимут и крутизна склона. Затем с учетом экспозиции склонов на каждую учетную площадку был рассчитан возможный годовой приход прямой солнечной радиации. Далее была оценена связь параметров растительного покрова с состоянием микросреды на учетных площадках (табл. 21).

По данным таблицы 21, состояние всех основных компонентов живого напочвенного покрова и численность основной лесообразующей породы с инсолируемостью участков очень тесно связаны. Однако, как и в эксперименте (см. выше), обращает на себя внимание тот факт, что от инсолируемости наиболее тесно зависит состояние живого напочвенного покрова. Численность же самосева ели связана с инсолируемостью

Т а б л и ц а 21. Связь параметров напочвенного покрова и численности самосева ели Шренка с количеством поступающей прямой солнечной радиации

Показатель	Величина информации, бит	Коэффициент эффективности передачи информации
Высота кустарников	0,3828	0,1403
Проективное покрытие кустарников	0,2503	0,0918
Высота травостоя	0,2144	0,0786
Проективное покрытие травостоя	0,1290	0,0473
Численность самосева ели	0,1898	0,0699

несколько слабее. Данное явление объясняется тем, что наибольшее влияние на самосев ели оказывает уже фитоценотическая обстановка в напочвенном покрове (табл. 22).

Согласно данным таблицы 22, связь численности самосева

Т а б л и ц а 22. Зависимость численности ели от параметров напочвенного покрова

Факторы и их комбинации, учитываемые при расчете каналов связи,	Величина информации, бит	Коэффициент эффективности передачи информации
Высота кустарников ( $V_k$ )	0,3678	0,1281
Проективное покрытие кустарников ( $\Pi_k$ )	0,1263	0,0620
Высота травостоя ( $V_t$ )	0,2104	0,0945
Проективное покрытие травостоя ( $\Pi_t$ )	0,2238	0,1326
Совместное воздействие $V_k$ и $\Pi_k$	0,6491	—
Совместное воздействие $V_t$ и $\Pi_t$	0,5946	—
Совместное воздействие $V_k$ , $\Pi_k$ , $V_t$ , $\Pi_t$	1,3811	—

П р и м е ч а н и е. Неопределенность численности ели равна 1,6581 бит.

ели с состоянием травостоя и кустарников велика. Она значительно теснее, чем с рассмотренным выше фактором исходной среды. Причем в совместных каналах связи «косвенная» информация за счет взаимодействия факторов отсутствует. В рассмотренном примере знание состояний травостоя и кустарников исчерпывает более 80% неопределенности нашего

представления о состоянии численности самосева ели Шренка.

Сказанное выше подтверждается материалами описания двух пробных площадей размером по 1 га, заложенных по северному макросклону хр. Заилийский Алатау в ур. Ассы. Взрослый древостой, где закладывались пробные площади, был пройден сплошной рубкой с оставлением семенников. К моменту обследования уже имелся тридцатилетний подрост ели, так как рубка велась около 40 лет назад. Пробная площадь, расположенная на 2600 м над ур. м., находилась в климатически более благоприятных условиях (III бонитет), чем расположенная на 2800 м над ур. м., у верхних пределов распространения ельников (V бонитет).

Исходный материал для анализа размещения ели собирался способом, описанным выше. Всего на пробных площадях было заложено 443 учетные площадки по 16 м<sup>2</sup>. На каждой подсчитывалось количество жизнеспособного подроста, стволов и пней ели, определялся азимут и крутизна склона. Затем данные о численности деревьев и подроста были рассортированы по соответствующим грациям азимута и крутизны склонов. Контуры экспозиции склонов, занимаемых елью, нанесены на график (рис. 31).

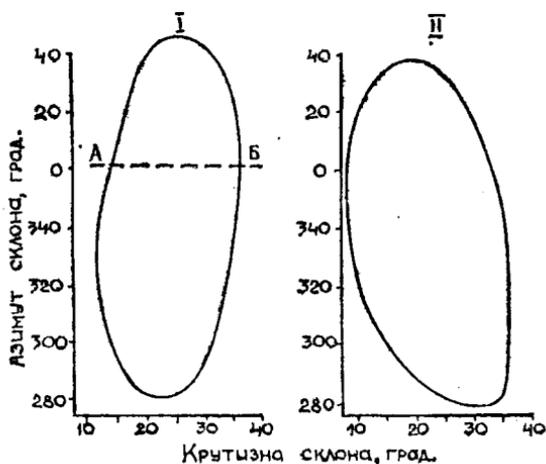


Рис. 31. Контуры обобщенного пространства координат экспозиции местности, занимаемого елью в бассейне р. Ассы: I — для 2600 м, II — для 2800 м над ур. м.

Обработка полевых материалов позволила установить, что приуроченность лесообразующей породы к участкам с определенными экспозициями четко выражена как в насаждениях благоприятного высотного подпояса, так и у верхних границ

распространения леса (см. рис. 31). За пределами занимаемых елью сочетаний азимута и крутизны как внутри, так и вне леса встречаются типично луговые ассоциации. В направлении к периферии оконтуренных на рисунке 31 экспозиций склонов наблюдается постепенное ухудшение лесорастительных условий, что, соответственно отражается на численности ели.

На рисунке 32 показано изменение численности самосева (в пересчете на площадку размером 16 м<sup>2</sup>) на участках различной крутизны северной ориентации по направлению линии АБ на рисунке 31, I. В рассматриваемом примере сечение АБ отражает изменение численности самосева при постоянном азимуте и переменной крутизне микросклонов. Характер этих изменений наглядно показывает, что в зависимости от экспозиции микросклонов численность лесообразующей породы внутри насаждений может

варьировать в очень широких пределах (в десятки раз). В целом же показанное на рисунке 31 графическое поле экспозиций, предпочитаемых елью, по направлению от периферии к середине включает в себя целый ряд различных местообитаний от занимаемых преимущественно луговыми видами (по периферии оконтуренного на рисунке 31 графического поля) до заселенных исключительно елью. Притом вся гамма таких переходов может иметь место внутри одного насаждения. Иными словами, распределение особей ели по площади как бы копирует сложный и неоднородный узор исходной среды, а облик насаждения складывается как общий итог этого процесса.

Подтверждением сделанных выводов служат также результаты оценки связи численности деревьев с экспозицией склонов на разных абсолютных высотах и для разных лесорастительных районов. Материалами для этих исследований служили две уже охарактеризованные выше пробные площади, заложенные в ур. Ассы на абсолютных высотах 2600 и 2800 м над ур. м. Кроме того, для этих же целей были заложены дополнительные пробные площади по северному макросклону хр. Терскей-Алатау в ур. Чон-Кызыл-Су (Центральный Тянь-Шань). Здесь пробные площади закладывались в естественно формирующихся, ненарушенных рубками лесах на абсолют-

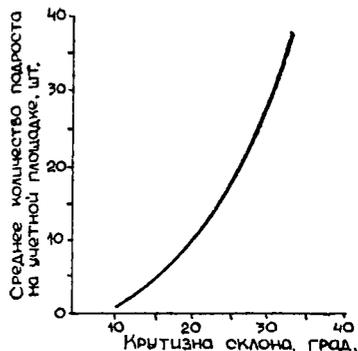


Рис. 32. Изменение численности подроста ели по направлению сечения АБ на рисунке 31

ных высотах 2300, 2600 и 2900 м над ур. м. Пробная площадь на высоте 2900 м имела древостой I класса бонитета с полнотой 0,3; на 2600 м — IV бонитета (полнота 0,4); на 2300 м — II бонитета (полнота 0,8). Возраст древостоя на всех пробных площадях соответствовал VIII классу.

По всей совокупности этих пробных площадей в соответствии с рассмотренной выше методикой было обследовано 743 учетных площадки размером 16 м<sup>2</sup> каждая. Затем с помощью методов теории информации рассчитывались частные каналы связи численности деревьев с экспозицией склонов, определялись величины информации, передаваемой от экспозиции склонов к численности деревьев, и коэффициенты эффективности передачи информации (табл. 23).

Таблица 23. Связь численности деревьев ели Шренка с экспозицией микросклонов в насаждениях

№ пробной площади	Местоположение	Высота, м над ур. м.	Информация от экспозиции склонов к численности деревьев, бит	Неопределенность экспозиции, бит	Коэффициент эффективности передачи информации
3	Ур. Ассы, Занайский Алатау	2800	0,0500	3,8801	0,0100
2		2600	0,3010	3,5030	0,0900
4	Ур. Чон-Кызыл-Су, Терской-Алатау	2900	0,3242	4,5664	0,0710
6		2600	0,3862	4,0445	0,0955
		2300	0,5378	3,6720	0,1600

Примечание. Методика обработки данных опубликована нами ранее (Проскураков, 1973).

Согласно данным таблицы 23, разнообразие представленных экспозиций склонов оказалось наибольшим в верхних частях пояса ельников. Об этом свидетельствуют величины неопределенности экспозиции. Однако, несмотря на это, теснота связи численности ели с экспозицией склонов у верхних высотных пределов распространения ельников несколько ниже, чем в пределах подпоясов, близких к экологическому оптимуму. В этом легко убедиться, сравнивая величины информации и коэффициенты эффективности ее передачи по частным каналам связи (см. табл. 23). Следовательно, роль микрорельефа наиболее ярко проявляется в благоприятных для лесообразующей породы высотно-климатических подпоясах. Как известно, по сравнению с общей площадью, занимаемой лесообразующими породами в горах, верхние и нижние части лесных поясов составляют небольшой процент площади. По-

этому очевидно, что размещение лесообразующих пород в подавляющем большинстве насаждений контролируется экспозицией склонов.

Сделанные выше выводы подтверждаются и материалами изучения шести пробных площадей, заложенных на северном макросклоне хр. Кунгей-Алатау в ущ. Восточный Карабулак, где ставилась задача проследить, насколько существенно общая заселенность площади насаждений лесообразующей породой связана со средней характеристикой экспозиции склонов и высотно-климатической поясностью. Пробные площади за-

Т а б л и ц а 24. Характеристика пробных площадей для исследования роли косвеннодействующих факторов среды в разнообразии заселенности площадей лесообразующей породой

№ пробной площади	Высота, м над ур. м.	Направление склона	Крутизна склона, град	Тип леса	Средняя высота, м	Средний диаметр на высоте 1,3 м, см	Полнота	Распределение по площади, %		
								Ель	Заросли кустарников	Травостой открытых прогалов
7	2700	СЗ	26	ЕГП	15	28	0,4	42	6	52
8	2700	С	26	ЕА	13	35	0,1	13	41	46
9	2400	СЗ	26	ЕГП	25	36	0,5	47	0	53
10	2400	С	28	ЕМТ	26	32	0,5	50	0	50
11	2200	СЗ	28	ЕМТ	26	28	0,6	57	8	35
12	2200	С	26	ЕМ	25	27	0,7	70	11	20

Примечание. ЕГП — ельник горно-полянны; ЕА — ельник арчовый; ЕМТ — ельник мохово-травяной; ЕМ — ельник моховой.

кладывались в 100-летних насаждениях, охватывали контрастные экспозиции склонов трех высотных подпоясов.

Как видно из данных таблицы 24, процент площади, занятой елью, в пределах 2700 и 2200 м над ур. м. меняется в зависимости от ориентации склона. При этом каждая экспозиция склонов обуславливает свой специфический характер изменчивости заселенности склонов елью по высотно-климатическим поясам. Например, на склонах северной ориентации на 2700 м над ур. м., в сущности, уже нет лесного сообщества (полнота 0,1), но ниже, к абсолютной высоте 2200 м, доля участия ели быстро нарастает, и сомкнутость полога становится близкой к 0,7. Более же теплообеспеченные западные склоны и на высоте 2700 м успешно заселяются елью (сомкнутость до 0,4). Зато на высоте 2200 м степень их заселенности елью существенно ниже, чем у северных.

Таким образом, в горных условиях имеет место исключительное разнообразие, пестрота среды обитания лесообразующих пород. Разнообразие исходной среды само по себе определяет широкий диапазон варьирования лесорастительных условий. Но, как можно было убедиться, такое варьирование становится еще более сильным в результате участия растительных видов, конкурирующих с лесообразующей породой. Обладая высокой избирательностью к среде обитания, большая часть особей лесообразующей породы не может размещаться равномерно. Поэтому уже лишь в силу этих причин в горных лесах неравномерное размещение деревьев следует признать закономерным явлением.

Объективность такого заключения подтверждается и результатами специальных исследований характера распределения деревьев, самосева и подроста в горных лесах с применением количественных методов геоботаники. Наблюдения велись как в ненарушенных естественных насаждениях, так и на участках сплошных вырубок. Обследование вырубок позволило проследить характер размещения не только вновь появляющегося молодняка лесообразующей породы, но и характер природного распределения деревьев в естественных лесах (по сохранившимся пням), поскольку обследовались участки, впервые подвергнувшиеся рубкам.

Объектами служили леса, расположенные в районе хр. Кунгей-Алатау и Заилийского Алатау (Северный и Восточный Тянь-Шань). Изучались насаждения различных типов леса: ельника мохово-травяного, травяно-мшистого, мохового, арчового субальпийского и других на различных абсолютных высотах (в диапазоне от 1900 до 2500 м над ур. м.). Всего для этих целей было обследовано 23 пробные площади и проанализировано 52 трансекта, на которых проведен учет численности всходов, подроста и взрослых особей ели на 5200 учетных площадках.

В связи с поставленной задачей характер изменчивости в размещении деревьев по площади насаждений изучался с помощью метода, предложенного П. Грей-Смитом (1967), сущность которого заключается в следующем. Вдоль трансекта, прокладываемого через насаждение, размещаются примыкающие друг к другу учетные квадраты равного размера. В каждом квадрате производится учет численности особей вида. После этого находится средняя арифметическая численность особей на площадь учетного квадрата и ее дисперсия. Затем смежные квадраты объединяются в блоки, сначала по 2 квадрата, потом по 4, 8 и т. д., в результате чего мы увеличиваем размер учетной площадки. После каждого объединения снова рассчитывается численность и дисперсия.

Как показал П. Грейг-Смит (1967), анализируя и сравнивая между собой полученные значения дисперсий, при наличии неравномерного размещения особей можно установить следующее. Величина дисперсии будет возрастать с увеличением размера учетной площадки, пока она не станет равной по размеру пятну скопления особей. Если же в лесу имеется несколько ступеней неоднородностей в размещении деревьев, то пики дисперсии будут повторяться, когда размеры учетных площадок достигнут соответствующих величин неоднородностей. При этом наличие острых и высоких пиков будет свидетельствовать о жестком контроле среды за размещением особей.

Опыт такой работы позволил выяснить, что для изучения размещения елового подроста оказалось вполне приемлемым использовать учетные площадки с первоначальным размером  $1 \times 1$  м. Соответственно этому ширина трансекта, вдоль которого они закладываются, равнялась 1 м. Для исследования же

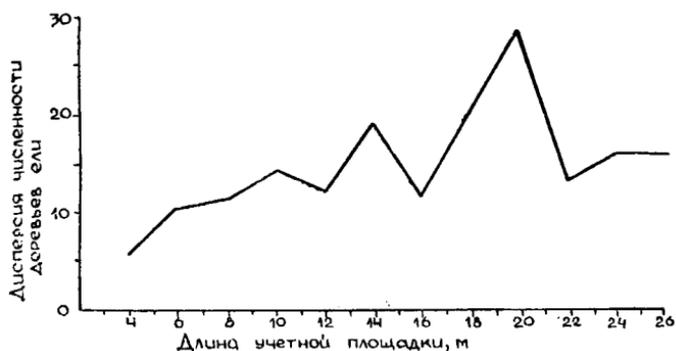


Рис. 33. Зависимость дисперсии численности особей ели от размера групп

размещения взрослых особей ели лучше использовать трансекты шириной 5 м при размере первичных учетных площадок  $5 \times 1$  м. В обоих случаях длина закладываемых нами трансектов составляла не менее 100 м.

Проведенные исследования позволили установить, что, как правило, в размещении особей ели для одного и того же насаждения имеет место неоднородность нескольких порядков. Для наглядности рассмотрим рисунок 33, где изображены пики дисперсий численности деревьев по материалам анализа пробной площади в ущ. Правый Талгар (хр. Заилийский Ала-тау) Алма-Атинского заповедника. Абсолютная высота местности — 1950 м над ур. м., азимут склона —  $20^\circ$ ; крутизна —  $37^\circ$ . Тип леса — ельник мохово-травяной; возраст IV класса

(80 лет); средний диаметр на высоте 1,3 м — 17,0 см; средняя высота — 15 м; бонитет — III; полнота — 0,7; запас древесины — 130 м<sup>3</sup>/га.

Представленные на рисунке 33 результаты статистического анализа отражают характер размещения деревьев на трансекте (рис. 34). Сходная с проиллюстрированной картина была установлена для подавляющего большинства изученных трансектов на пробных площадях в самых различных условиях обитания, притом не только в отношении взрослых особей, но и самосева старше года, а также всходов. В связи с этим

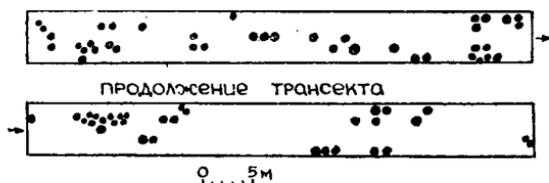


Рис. 34. Схема размещения деревьев ели на трансекте

Т а б л и ц а 25. Распределение скоплений особей ели по их протяженности на трансектах

Поперечные размеры скопления особей, м	Число трансектов со скоплениями установленной протяженности	Встречаемость скоплений установленного размера, %
4	1	1,9
6	8	15,4
8	9	17,3
10	14	26,9
12	11	21,2
14	19	36,5
16	13	25,0
18	13	25,0
20	17	32,7
22	17	32,7
24	13	25,0

здесь можно показать, с какой частотой и при каких размерах учетных площадок фиксировалась неоднородность размещения ели на трансектах. Ориентироваться в этом позволили данные о частоте пиков дисперсии численности ели, полученные по материалам описания 52 трансектов (табл. 25).

Использованная модификация методики П. Грейг-Смита позволяла выяснить главным образом протяженность скопле-

ний особей ели в том направлении, где они пересекались трансектами. Поэтому применение данного метода еще не дает достаточно полного представления о средних размерах пятен скоплений особей ели для пробных площадей. Для решения такой задачи при рассмотрении специальных вопросов о размере групп ели Шренка в последующих главах работы будут использованы данные их непосредственного обмера в натуре. Здесь же целесообразно отметить, что выполненные по методике П. Грейг-Смита исследования также позволяют констатировать преобладание неравномерного распределения особей ели в формируемых ею насаждениях.

Наличие неравномерности в размещении особей подтвердилось и данными проверки распределения деревьев и самосева путем сравнения его с распределением Пуассона. В таблице 26 в качестве примера представлены результаты таких расчетов, выполненные по двум пробным площадям, заложенным в верхней и нижней частях пояса ельников на северном макросклоне хр. Заилийский Алатау. Пробная площадь

Таблица 26. Пример сравнения фактического распределения деревьев и подроста с распределением Пуассона

Объект сравнения	№ пробной площади	Размер учетных площадок, м <sup>2</sup>	Кол-во учетных площадок, шт.	Отношение наблюдаемой дисперсии численности к ожидаемой	95%-е доверительные интервалы отношения дисперсии (по Грейг-Смиту, 1967)
Ельник травяно-мшистый:					
деревья	15	20	25	2,8	0,52—1,64
подрост		2	50	4,18	0,64—1,44
Ельник арчовый субальпийский:					
деревья	19	20	25	1,86	0,52—1,64
подрост		2	50	2,30	0,64—1,44

№ 15 располагалась в ельнике травяно-мшистом на высоте 1930 м над ур. м., склон северо-восточный, крутизна 37°. Древостой V класса возраста, III бонитета, полнота — 0,5. Средняя высота — 21,4 м, диаметр стволов — 27,3 см.

Пробная площадь № 19 находилась в ельнике арчовом субальпийском, на высоте 2500 м над ур. м., склон северо-восточный, крутизна 37°. Древостой V класса возраста, IV бонитета, полнота — 0,3. Средняя высота — 16,0 м, диаметр стволов — 26,5 см.

По данным таблицы 26, во всех случаях наблюдалось

неравномерное распределение деревьев и подроста, т. е. их распределение существенно отличалось от случайного.

Таким образом, результаты исследований распределения деревьев доказывают, с одной стороны, закономерность группового размещения деревьев, с другой — закономерное преобладание, широкую распространенность данного типа распределения в горных лесах. Этот вывод подкрепляется и всеми последующими материалами данной работы. Но он еще не позволяет утверждать, что случайное распределение деревьев в лесах не является таким же закономерным, как и групповое. Из рассмотренного становится ясно, что именно факт преобладания неравномерного распределения особей обязывает нас ориентироваться на неравномерное распределение лесообразующих пород в решении большинства исследовательских и прикладных задач по горным лесам.

### Случайное распределение

К анализу закономерности случайного, а вместе с ним и группового распределения деревьев в лесу можно подойти с иных позиций. Мы имеем в виду обсуждение роли фенотипической разнокачественности особей в формировании типа распределения.

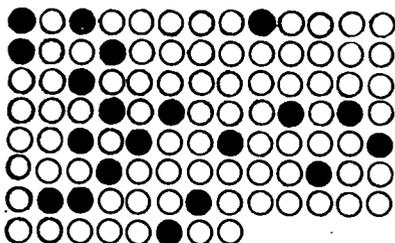


Рис. 35. Возможный вариант распределения наиболее жизнеспособных деревьев (обозначены затемненными кружками) в первоначально регулярных посадках

Вопрос о роли фенотипической разнокачественности особей внутри растительных сообществ в связи с решением задачи о типе распределения растений в литературе до сих пор широко не обсуждался. Однако уже накопленные к настоящему времени факты, которые будут рассмотрены ниже, на наш взгляд, дают достаточно оснований для такого анализа.

Известно, что фенотипическая разнокачественность особей любого вида определяется взаимодействием генотипа с условиями внешней среды. Действуя вместе, эти факторы определяют очень широкое разнообразие фенотипов, отличающихся друг от друга по целому ряду признаков, в том числе — жизнеспособности, длительности периода старения, способности

переносить конкурентное влияние соседей, требовательности к условиям обитания и др. Поскольку каждое из этих свойств реализуется в растительных сообществах, есть основания полагать, что с фенотипической разнокачественностью особей будет тесно связан и характер их размещения. Например, если бы удалось в регулярной посадке разместить долгоживущие особи пятнами, то очевидно, что к концу формирования растительного сообщества получится групповое, а не регулярное размещение.

Прежде чем перейти к обсуждению накопленных фактов, иллюстрирующих роль фенотипической разнокачественности, рассмотрим искусственную модель насаждения, в котором растения первоначально размещались на равном расстоянии друг от друга (регулярно). При этом будем исходить из того, что все особи фенотипически разнокачественны и одного возраста, а исходная среда обитания однородна (рис. 35).

Вначале остановимся на процессе перестройки распределения деревьев в ходе формирования одного возрастного поколения.

Уже лишь в силу обязательного различия фенотипических признаков, определяющих выживание особей, они будут отмирать неодновременно. Это приведет к изменению первоначально заданного регулярного размещения деревьев на случайное, так как при посадке будущие долгожители не могут быть распределены регулярно и их размещение по площади всегда будет случайным. Как станет выглядеть искусственное насаждение в результате рассмотренного выше процесса, можно видеть на рисунке 35, где распределение сохраняющихся деревьев определено с помощью таблицы случайных чисел.

То, что в процессе формирования одного поколения заданный регулярный характер распределения особей закономерно изменяется на случайный, можно подтвердить и на примере реальных посадок лесных культур. Примером могут служить лесные культуры опытной лесной дачи ТСХА, заложённые 5—6-летними саженцами сосны в 1870 г. (пробная площадь В). Изучая материалы картирования этих посадок, В. Г. Анисошкин (1972) и затем В. В. Плотников (1973) установили, что заданный регулярный характер распределения семян со временем сменился случайным, причем случайное распределение особей проявилось уже на 28-м году формирования древостоя. Это служит подтверждением принятой выше концепции и вместе с тем конкретизирует ее в отношении сроков перестройки заданного регулярного размещения особей. Материалы В. В. Плотникова (1973) позволяют также отметить, что случайный характер размещения особей сосны в первоначально

регулярных посадках сохранялся в течение всего периода активного роста и развития высаженных деревьев.

Продолжим теперь обсуждение искусственной модели с тем, чтобы проследить характер перераспределения особей в ходе возрастной смены поколений.

С началом старения и отпада деревьев в искусственной модели появятся окна, которые неизбежно будут заселяться новым поколением. Но молодые особи древесных пород всегда обладают меньшими потребностями, чем взрослые. Поэтому на месте каждого отмершего дерева старшего поколения поселится большое количество самосева. Поскольку на части территории взрослые особи еще сохранятся, то равномерное размещение молодых особей в любой точке насаждения станет невозможным. Самосев будет селиться локальными группами, а сами группы окажутся размещенными в случайном порядке (на местах ранее случайно распределенных взрослых особей). Таким образом, неравномерное размещение самосева будет возникать в силу его избирательного отношения к среде обитания. Но первопричиной возникновения такого неравномерного размещения самосева оказывается фенотипическая разнокачественность взрослого поколения, так как из-за неравномерности отпада представляющих его особей среда становится неоднородной.

По мере завершения старения нового поколения опять проявится распределение особей, близкое к случайному, так как в результате дифференциации подростка в группах и его естественного изреживания останется почти столько же деревьев, сколько было до поселения групп самосева. Отсюда можно предвидеть, что фенотипическая разнокачественность древесных пород определяет закономерный при возрастной смене процесс колебания в распределении особей: от формирования группового сложения древостоев со случайным расположением групп до распределения особей близкого к случайному. Это предположение будет подтверждено, если удастся установить факты колебаний в характере распределения особей в лесу.

Как известно, полная возрастная смена поколений — процесс длительный. В естественных лесах такая смена происходит более или менее непрерывно (Морозов, 1926; Колесников, 1956; Дыренков, 1966). Но возникновение нового поколения в природе зависит не только от времени вывала того или иного дерева и появления свободных окон, но и от периодичности семенных лет, сочетания благоприятных погодных условий, а также вековых колебаний климата (Шиятов, 1965; Бирюков, 1968; Карпов, 1969; Токарев, 1969; Комин, 1970 и др.). В ряде случаев определенное значение имеют катастрофические воз-

действия пожаров, ураганов, селей (Тюрин, 1925; Коротков, 1965; Смолоногов, 1968; Харитонов, 1970; Шеметова, 1970 и др.). Все эти факторы создают предпосылки к возникновению цикличности возрастной смены поколений, появлению так называемых «волн жизни», связанных с периодичностью возобновительной спелости леса (Морозов, 1926; Сукачев, 1972). Соответственно это определяет и относительную цикличность в созревании древостоев. Следовательно, должно прослеживаться закономерное периодическое изменение от выражено группового сложения средневозрастных древостоев к случайному размещению деревьев во взрослых насаждениях. Наличие таких колебаний действительно имеет место в природе. Они есть в равнинных лесах, что подтверждают исследования А. И. Бузыкина (1967), В. С. Ипатова (1970, 1971) и других, констатировавших уменьшение степени неоднородности строения лесных древостоев с увеличением их среднего возраста. Исследуя заросли *Acacia ehenbergiana* (в Судане), Р. Greig-Smith, М. Chadwick (1965) также установили, что в молодых сообществах контагиозность распределения особей выражена четче, но с увеличением возраста размещение растений выглядит уже случайным.

Подобные же факты нашли отражение в работе D. Anderson и др. (1969), исследовавших сообщества *Atriplex vesicaria* в Австралии. Они подтверждаются фактическим материалом обследований естественных лесов, сравнительно недавно опубликованным В. С. Ипатовым и Т. Н. Тарховой (1975). Эти авторы проводили специальные количественные исследования изменения размещения деревьев с возрастом в ненарушенных древостоях. Объектом служили четырнадцать ненарушенных древостоев сосны, ели и березы, формирующихся в однородных условиях среды. Для оценки характера размещения деревьев использовался анализ кривых распределения наименьших расстояний между деревьями и сравнение коэффициентов вариации этих расстояний. Коэффициенты вариации кратчайших расстояний между деревьями рассчитывались в пределах каждого участка сначала по результатам измерений, сделанных для всей совокупности особей, включая и сухие, затем — по результатам измерения расстояний только между живыми деревьями. Полученные материалы позволяли выяснить отличия коэффициентов вариации расстояний между деревьями с увеличением возраста древостоя. Авторы исходили из того, что уменьшение коэффициента вариации с возрастом должно свидетельствовать о появлении большей равномерности размещения деревьев по территории. В результате проведенных исследований оказалось, что с увеличением возраста древостоев закономерно проявляется выравнивание рас-

стояний между деревьями. Снижение коэффициента варьирования расстояний между деревьями может достигать почти двукратной величины (табл. 27).

В отличие от работы В. С. Ипатова и Т. Н. Тарховой, которым удалось проследить изменение размещения деревьев за сравнительно небольшой отрезок времени (10—15 лет), еще более наглядным подтверждением рассматриваемой тенденции является материал В. В. Плотникова (1973). На базе описания пробных площадей, заложенных в естественных дре-

Таблица 27. Изменение наименьших расстояний между деревьями с увеличением возраста древостоя (по Ипатову и Тарховой, 1975)

Древостой участков: состав, бонитет, сомкнутость	Класс возраста	Учтены деревья	Число измерений	Среднее наименьшее расстояние, см	Коэффициент вариации, %
10С; I—II; 0,6	II	Все	191	85	64
		Живые	42	177	36
10Е+Б+ +Ос; I; 0,8	III	Все	629	157	53
		Живые	141	191	38

востоях лесной опытной дачи ТСХА, В. В. Плотникову удалось проследить характер смены размещения деревьев за довольно длительный период. Проанализировав размещение деревьев в естественном образовавшихся древостоях сосны по достижении ею 43, 57, 80, 100 лет, автор констатировал, что с увеличением возраста естественный древостой не стремится к групповой горизонтальной структуре.

В целом же как материалы В. В. Плотникова, так и В. С. Ипатова и Т. Н. Тарховой позволяют отметить, что при условии однородности исходной среды заметные изменения типа распределения деревьев в процессе возрастной динамики лесов происходят довольно быстро.

Таким образом, как свидетельствуют анализ искусственной модели растительного сообщества и наблюдения в природных лесах, положение о решающей роли фенотипической разнокачественности особей в распределении деревьев при условии однородной исходной среды можно признать оправданным. Фенотипическая разнокачественность особей является причиной смены регулярного распределения особей в посадках на случайное и определяет периодические колебания характера распределения (от группового к случайному и в обратном направлении) в процессе возрастных смен поколений в лесах. Отсюда случайное распределение особей в лесу

необходимо признать таким же закономерным явлением, как и групповое. Из этого также следует, что в естественных условиях период, когда распределение особей близко к случайному, короче, чем период существования древостоев с групповым распределением особей. Это объясняется в среднем большей длительностью пребывания древостоев в состоянии возрастной смены. Важно иметь в виду и то, что преобладание группового распределения особей типично именно в фазе наиболее активного роста деревьев, в той фазе, когда складываются основные свойства составляющих насаждение особей. Следовательно, и в этом плане групповое распределение особей заслуживает первоочередного внимания.

### **В ы в о д**

В заключение отметим, что в горных лесах закономерно преобладает неравномерное, групповое распределение особей лесобразующих пород, которое постоянно формируется неоднородностью исходной среды, высокой избирательностью к ней большинства особей лесобразующих пород и их фенотипической разнокачественностью. Данный тип распределения является основным, на который целесообразно ориентировать научные исследования и практику лесного хозяйства.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИСКРЕТНОСТИ ДРЕВОСТОЕВ НА УРОВНЕ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПАРЦЕЛЛ

Поскольку заселенность площади насаждений варьирует очень широко и при этом закономерно преобладает неравномерное распределение деревьев, представляется важным рассмотреть вопрос об изменчивости внутренней дискретности древостоев во времени и пространстве. Данный вопрос тесно связан с анализом дискретности древостоев на уровне биогеоценологических парцелл.

Дело в том, что каждая пространственно ограниченная часть древостоя (дерево, биограмма, куртина) формирует микроценоз, который является фитоэлементом биогеоценологической парцеллы (Ярошенко, 1968; Дылис, 1969; Воронов, 1973; Корчагин, 1976; Быков, 1978). Поэтому анализ численности и размеров пространственно обособленных частей древостоев позволяет судить о численности и размерах фитоэлементов биогеоценологических парцелл, образующихся в биогеоценозе с участием лесообразующих пород. Отсюда изучение дискретности древостоя дает возможность глубже понять структуру лесного биогеоценоза в целом.

Парцеллярная дискретность древостоев исследовалась нами с помощью крупномасштабных аэрофотоснимков, что дало возможность осуществить сбор массового материала и выяснить характер природного разнообразия парцеллярной дискретности лесов для обширной горной территории. С этой целью на панхроматических аэрофотоснимках масштаба 1:10 000 изучались следующие показатели: 1) количество парцелл с одним господствующим деревом (на 1 га площади насаждения); 2) количество парцелл, формируемых несколькими господствующими деревьями (шт/га); 3) среднее количество господствующих деревьев в парцелле\*.

---

\* Как известно (Самойлович, 1953), количество господствующих деревьев может быть учтено на снимках такого масштаба с удовлетворительной точностью, что подтвердилось и в наших исследованиях при наземной таксации.

Целесообразность исследования этих показателей в том, что именно господствующие деревья определяют облик и основные свойства биогеоценотических парцелл.

Было обследовано 187 пробных площадей, каждая в среднем по 1,15 га. Площади закладывались в горных еловых лесах Центрально-Зайлийского лесорастительного района (Алма-Атинский заповедник). На каждой пробной площади подсчитывалось: количество господствующих деревьев ели на 1 га; число господствующих деревьев, относительно обособленных от других таких же, шт/га; количество сомкнутых групп господствующих деревьев на 1 га; число господствующих деревьев в средней по размерам сомкнутой группе господствующих деревьев; доля господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, в общем числе господствующих деревьев в насаждении.

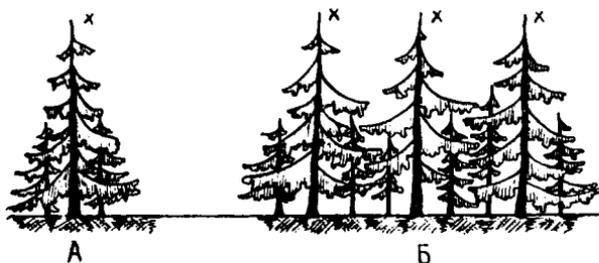


Рис. 36. Схема участка древостоя: А — господствующее дерево, относительно обособленное от других господствующих деревьев; Б — сомкнутая группа господствующих деревьев; X — господствующие деревья

На рисунке 36 дана схема участка биоценоза, где формируются биогеоценотические парцеллы с одним или несколькими господствующими деревьями.

Исходя из характеристики каждой пробной площади по среднемноголетним данным государственных метеостанций, было рассчитано количество поступающих атмосферных осадков, возможный приход прямой солнечной радиации, среднемесячная температура воздуха. Затем была выяснена связь изученных показателей дискретности древостоев со средним их возрастом, крутизной и ориентацией склонов, абсолютной высотой местности и состоянием климатических факторов. Для обработки данных использовался метод дисперсионного и корреляционного анализа.

### Значение косвеннодействующих факторов

Результаты дисперсионного анализа (табл. 28) свидетельствуют о том, что количество сомкнутых групп господствующих деревьев (на 1 га), среднее число господствующих деревьев в группе и доля господствующих деревьев, расположенных группами, в общем числе господствующих деревьев в насаждении весьма существенно зависят от лесорастительных условий и возраста лесных сообществ.

Как видно из рисунка 37, сомкнутые группы господствующих деревьев встречаются во всех исследованных местополо-

Т а б л и ц а 28. Результаты дисперсионного анализа

Показатель	Разброс	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Дисперсия	Отношение дисперсий	Табличное значение критерия Фишера, %	
						5	1
Кол-во сомкнутых групп господствующих деревьев на 1 га	По фактору среднего возраста древостоев	77,57	4	19,39	6,12	2,41	3,41
	Остаточный	588,86	186	3,17			
	По фактору абсолютной высоты местоположения	90,68	3	30,23	9,72	2,65	3,88
Среднее для древостоя кол-во господствующих деревьев в одной группе	Остаточный	581,18	187	3,11			
	По фактору среднего возраста древостоев	55,98	4	14,00	6,51	2,41	3,41
	Остаточный	401,94	187	2,15			
Доля господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, в общем числе таковых в древостое	По фактору абсолютной высоты местоположения	34,41	8	12,14	6,32	2,65	3,88
	Остаточный	360,59	188	1,92			
	По фактору крутизны склонов	55,03	4	13,76	6,20	2,41	3,41
Доля господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, в общем числе таковых в древостое	Остаточный	413,69	186	2,22			
	По фактору ориентации склонов	47,74	4	11,69	5,34	2,41	3,41
	Остаточный	406,52	186	2,19			
Доля господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, в общем числе таковых в древостое	По фактору среднего возраста древостоев	94,12	4	23,53	16,01	2,41	3,41
	Остаточный	273,71	186	1,47			
	По фактору абсолютной высоты местоположения	132,24	3	44,08	35,55	2,65	3,88
Доля господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, в общем числе таковых в древостое	Остаточный	233,01	188	1,24			
	По фактору крутизны склонов	34,86	4	8,72	4,90	2,41	3,41
	Остаточный	333,62	187	1,78			
Доля господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, в общем числе таковых в древостое	По фактору ориентации склонов	29,30	4	7,35	4,06	2,41	3,41
	Остаточный	339,09	187	1,81			

жениях. Однако количество господствующих деревьев в одной группе в среднем для насаждения сильно изменчиво. Наибольшее количество господствующих деревьев в группе в древостоях III—IV классов возраста, наименьшее — в древостоях VI класса. Последнее совпадает с начинающимся старением и разрушением древостоев. В древостоях VII класса возраста количество господствующих деревьев в группе снова увеличивается, что обусловлено появлением нового поколения. Вместе с тем для обследованного района Тянь-Шаня среднее количество господствующих деревьев в сомкнутой группе тем меньше, чем больше крутизна склона, на котором растет лес. Характерно также, что этот показатель достигает наибольшей величины на местоположениях, приуроченных к северным склонам.

Степень влияния изученных факторов (возраста древостоев, высоты местности, крутизны и ориентации склонов) на вариабельность количества господствующих деревьев в одной группе иллюстрируется рисунком 38, Б. Как видим, каждый из рассмотренных факторов определяет 7—10% всей доли варьирования количества господствующих деревьев в группе. В целом же знание характера влияния всех

этих факторов в совокупности позволяет выявить около 70% всего разнообразия природного варьирования данного показателя дискретности древостоев.

Доля растущих группами господствующих деревьев увеличивается в средневозрастных древостоях и там, где условия обитания ели близки к оптимальным (рис. 39), а именно: на склонах наиболее отененных (крутых и ориентированных на север); на средних и нижних абсолютных высотах. В целом для насаждений отношение числа господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, к числу господствующих де-

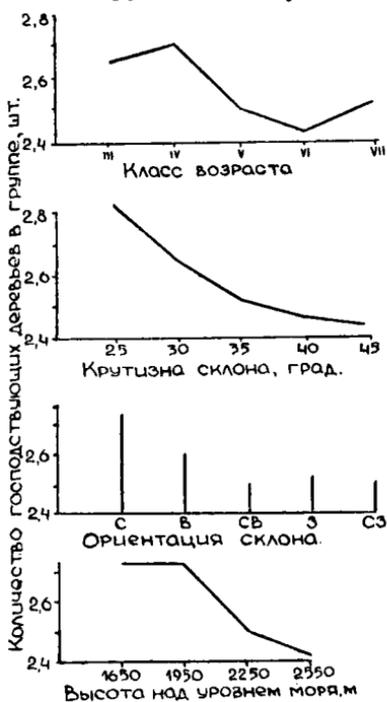


Рис. 37. Зависимость среднего количества господствующих деревьев в группе от возраста и условий местобитания древостоев

ревьев, расположенных обособленно, существенно зависит от высоты местоположения (степень влияния этого косвеннодействующего фактора — 35,5%), среднего возраста древостоя (24,11%) и в меньшей степени — от крутизны склонов (7,6%) и их ориентации (6,07%). Совокупность этих факторов вместе определяет более 70% варибельности данного показателя дискретности древостоев (рис. 38, В).

Рассмотрим теперь представленные на рисунке 40 результаты статистической оценки варьирования среднего количества сомкнутых групп господствующих деревьев на единицу пло-

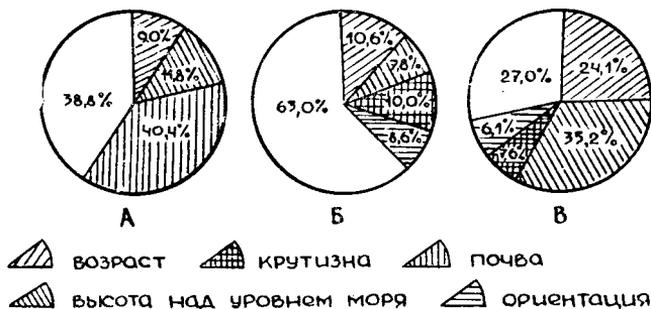


Рис. 38. Факторная доля варибельности: количества сомкнутых групп господствующих деревьев на 1 га (А), среднего для древостоя количества господствующих деревьев в группе (Б) и доли этих деревьев от всего числа господствующих деревьев в древостое (В)

щади насаждения. Как видим, количество сомкнутых групп господствующих деревьев возрастает с увеличением возраста древостоев от III к IV классу, поддерживается на высоком уровне в древостоях V класса возраста и быстро снижается к VI классу возраста. Зависимость количества таких групп деревьев от высоты их местообитания четко выражена.

Анализ влияния почвенных условий на дискретность древостоев был выполнен с учетом следующих почвенных разновидностей; горно-луговая мелкая и горно-луговая мелкая с частым выходом камней и скал на поверхность (более 30%). Исследовано 44 древостоя, расположенных на абсолютных высотах 2400—2600 м над ур. м. В результате дисперсионного анализа выяснилось, что количество групп господствующих деревьев на единицу площади древостоев существенно зависит от каменистости поверхности почвы. Степень влияния этого фактора равна 40,38%. Наибольшее количество групп на единице площади — на некаменистых почвах, наименьшее — на почвах с частыми выходами материнских пород на поверхности (см. рис. 40), где сказывается уменьшение количества и размеров пригодных для поселения ели участков.

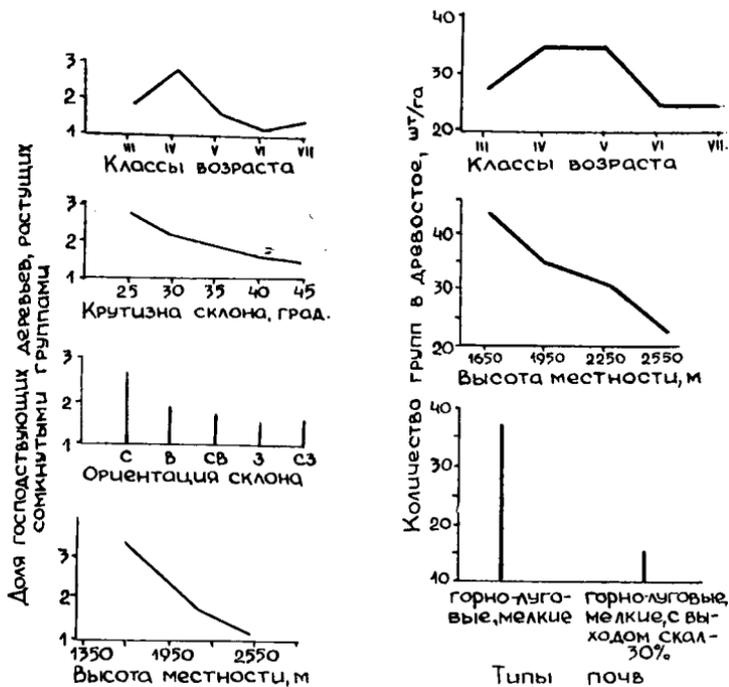


Рис. 39. Доля господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, в зависимости от возраста и условий местообитания древостоев

Рис. 40. Количество групп господствующих деревьев на 1 га площади древостоев в зависимости от их возраста и условий местообитания

Таблица 29. Полные коэффициенты корреляции параметров дискретности древостоев и таксационных показателей

Параметры дискретности	Таксационные показатели				
	Высо-та	Диа-метр	Бони-тет	Пол-нота	Запас
Кол-во сомкнутых групп господствующих деревьев на 1 га	+0,12	+0,07	+0,38	+0,06	+0,23
Среднее число господствующих деревьев в одной сомкнутой группе	+0,01	+0,02	+0,40	-0,02	+0,27
Кол-во обособленно растущих господствующих деревьев, % от общего числа таковых в древостое	-0,10	-0,02	-0,58	-0,05	-0,49

Рассмотрим теперь связь исследуемых величин с таксационными показателями древостоев. Статистическая обработка данных выполнялась на том же фактическом материале с помощью ЭВМ «Минск-2» по программе многомерной корреляции (табл. 29).

Прежде всего обращает на себя внимание низкая корреляция параметров дискретности древостоев со средней высотой, диаметром и таксационной полнотой древостоев. Продуктивность же древостоев (запас и бонитет) оказалась достаточно тесно связанной со всеми тремя показателями дискретности. Следовательно, рассмотренные показатели дискретности древостоев имеют самостоятельное значение. Для получения полного представления о лесном сообществе определение их также необходимо, как и прочих таксационных показателей.

### **Влияние климатических факторов**

Особенности влияния климатических факторов на показатели дискретности древостоев можно рассмотреть на примере анализа среднего для насаждения количества господствующих деревьев в одной сомкнутой группе. Особенности такого анализа заключаются не только в том, что состояние каждого климатического фактора меняется соответственно времени года, но и в том, что по периодам года меняются сочетания состояний климатических факторов, биологические требования ели и, как было показано выше, конкурентная мощность сопутствующих ели видов. Поэтому здесь необходимо исследовать частные коэффициенты корреляции (Плохинский, 1961) показателей дискретности древостоев с состояниями климатических факторов на каждый месяц периода вегетации. Анализ этих связей выполнялся для 88 пробных площадей из числа рассмотренных в начале данной главы. Половина этих площадей располагалась в пределах елового подпояса на высоте 1500—1950 м над ур. м., другая половина — в пределах подпояса 2250—2650 м над ур. м.

Сравнивая результаты корреляционной обработки данных для подпояса 1500—1950 м (табл. 30), можно отметить, что связь между количеством господствующих деревьев в сомкнутых группах и климатическими факторами в различные месяцы неодинакова. Наиболее тесная связь с температурой воздуха, осадками и радиацией для высотного подпояса 1500—1950 м наблюдается в июле, когда абсолютные значения коэффициентов корреляции могут достигать 72—80% от полной неразрывной связи, при которой значение коэффициентов равно 1. В направлении к более ранним или более поздним

месяцам абсолютное значение коэффициентов корреляции постепенно снижается.

Биологическая сущность выявленных связей объясняется с помощью результатов экспериментов с сеянцами ели, обсуждавшихся в главе 3. Действительно, число деревьев в группе ели, как видим, уменьшается в местах с наибольшими количествами прямой солнечной радиации, осадков, высокой температурой воздуха (см. знаки коэффициентов связи по табл. 30),

Таблица 30. Частные коэффициенты корреляции второго порядка между средним для лесного древостоя числом господствующих деревьев в сомкнутой группе и климатическими факторами

Месяц	Осадки	Прямая солнечная радиация	Температура воздуха, °С
-------	--------	---------------------------	-------------------------

Подпояс 1500—1950 м над ур. м.

IV	-0,31	-0,43	-0,13
V	+0,02	-0,30	+0,17
VI	-0,36	-0,37	-0,32
VII	-0,84	-0,72	-0,80
VIII	-0,69	-0,44	-0,67
IX	-0,10	-0,43	+0,15

Подпояс 2250—2650 м над ур. м.

IV	-0,47	+0,15	+0,49
V	-0,46	-0,38	+0,37
VI	-0,12	-0,15	+0,26
VII	+0,32	+0,09	+0,23
VIII	+0,02	+0,02	+0,10
IX	-0,01	+0,04	+0,09

Примечание. Статистически значимы следующие абсолютные величины коэффициентов корреляции: 0,40 и выше — при уровне достоверности 1%; 0,30 и выше — при уровне 5%.

т. е. в области, близкой к экологическому оптимуму для растений. В соответствии с материалами и выводами по экспериментам с сеянцами ели, данное явление есть следствие того, что в благоприятных экологических условиях ель испытывает наиболее сильную конкуренцию со стороны буйно растущей травянистой растительности, которая и ограничивает величину локальных участков, пригодных для поселения самосева и сохранения подроста. Сходная картина наблюдалась в экспериментальном питомнике, когда именно в экологически оптимальных вариантах опыта ель подавлялась травостоем значительно сильнее, чем в менее благоприятных условиях.

Подтверждением этого является и то, что иллюстрируемые таблицей 30 связи оказались наиболее тесными именно в июле, когда травянистая растительность достигает вершины своего роста и развития.

В пределах подпоояса 2250—2650 м над ур. м. наиболее существенно влияние климатических факторов на показатели дискретности древостоев за счет связей в начале периода вегетации. Связь количества господствующих деревьев в сомкнутых группах с климатическими факторами в последние месяцы периода вегетации статистически недостоверна. Особенно четко проявляется положительная связь дискретности древостоев со среднемесячной температурой воздуха. Как видим, с увеличением температуры воздуха в пределах лесных местообитаний данного подпоояса количество господствующих деревьев в группах увеличивается. Как и в предыдущем случае, объяснение характера влияния климатических факторов может быть дано с учетом результатов изучения поведения сеянцев ели в экспериментальных посевах (см. гл. 3). На основании анализа материалов по питомнику, расположенному в верхнем высотном подпооясе ельников, можно убедиться, что здесь несущественна конкуренция травостоя для лесобразующей породы, но последняя испытывает острый недостаток тепла. Поэтому для наиболее прогреваемых местоположений характерна и большая сохранность ели.

Таким образом, среда обитания во всех природных ситуациях оказывает существенное влияние на дискретность лесных древостоев. Это влияние может быть как непосредственным, так и опосредованным — за счет регуляции напряженности биологического состязания между видами. В целом же, основываясь на материалах рассмотренных выше исследований, представляется возможным сделать следующее обобщение закономерностей варьирования дискретности древостоев в горах.

В благоприятных для лесобразующей породы и конкурирующих с ней растительных видов условиях среды лесобразующая порода уступает свои позиции конкурентам. Поэтому средние для формируемых здесь древостоев локальные поселения лесобразующей породы невелики, а древостой чаще всего низкополнотны и характеризуются малой сомкнутостью. Такая картина наблюдается у нижних высотных границ распространения ельников Тянь-Шаня, в частности у ельников травяно-мшистого типа леса.

В неблагоприятных для лесобразующей породы и сопутствующих ей видов условиях конкуренция для лесобразующей породы не играет ведущей роли. Но возможности ее расселения ограничиваются уже непосредственно неблагоприят-

ным режимом среды и потому древостои здесь также имеют разреженный характер. Это наблюдается у верхних высотных границ распространения горных лесов, например в ельнике арчовом субальпийском на Тянь-Шане.

Когда среда обитания занимает промежуточное положение, соответственно проявляются и промежуточные варианты результирующего влияния среды и конкурентов на дискретность лесных древостоев. Сомкнутые высокополнотные древостои формируются, когда среда уже существенно ограничивает возникновение межвидовых конкурентных отношений, но еще близка к оптимуму для лесообразующей породы. Примером являются ельники моховые и мохово-травяные средних высотных подпоясов темно-хвойных лесов Тянь-Шаня.

В целом рассмотренные материалы данной главы убеждают в том, что степень дискретности древостоев непрерывно меняется как в процессе возрастных этапов их формирования, так и в зависимости от лесорастительных условий. Но такие изменения происходят не хаотично, а по определенным законам. Они поддаются объективному количественному анализу.

### **В ы в о д ы**

Рассмотренные материалы позволяют решать задачу количественной оценки и анализа природного разнообразия дискретности древостоев на уровне биогеоценотических парцелл для горных условий. Накопленный в ходе проведенных исследований опыт анализа в темнохвойных лесах Тянь-Шаня подтверждает целесообразность такого решения.

Состояние дискретности древостоев на уровне биогеоценотических парцелл объективно отражается: 1) средним для древостоя количеством господствующих деревьев в парцелле; 2) количеством парцелл (шт/га) с одним господствующим деревом; 3) количеством парцелл (шт/га), формируемых несколькими господствующими деревьями. Эти показатели дискретности закономерно и в широких пределах варьируют в зависимости от лесорастительных условий и возрастного состояния древостоя. Показатели парцеллярной дискретности древостоев претерпевают изменения как под непосредственным действием исходной среды обитания, так и опосредованным — через взаимодействия лесообразующих пород с другими растительными видами, складывающиеся под влиянием исходной среды и свойств растений. Этим подтверждается правомерность, неальтернативность существующих концепций континуума и сообщества.

Использованный методический подход к анализу изменчи-

ности размеров и количества биогеоценотических парцелл позволяет выяснить степень горизонтальной неоднородности экологических ниш, занимаемых древостоями. Полученные данные дают возможность выделить возрастные периоды формирования естественного древостоя, когда лесообразующая порода наиболее полно использует свою экологическую нишу. Вместе с тем результаты исследований парцеллярности древостоев дают основу для моделирования и прогноза сложения горных древостоев на уровне биогеоценотических парцелл.

Связь изученных показателей со средним возрастом, продуктивностью древостоев и лесорастительными условиями статистически значима на 1% -м уровне. Их оценку можно выполнить для обширных территорий и с наименьшими затратами труда и времени по аэрофотоснимкам, что позволяет получить массовый материал для количественного анализа природной изменчивости численности и размеров фитоэлементов биогеоценотических парцелл при изучении типов леса, построении и применении лесотипологических классификаций.

## ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ГРУППЫ ДЕРЕВЬЕВ

Поскольку выяснилось, что в горных лесах преобладает групповое размещение деревьев, возникает необходимость определить основную единицу горизонтальной структуры древостоев именно при групповом типе размещения. В результате выполненных в этом направлении исследований удалось выделить и обосновать новую единицу — элементарную группу деревьев.

Целесообразность ее выделения в лесу вытекает из следующего.

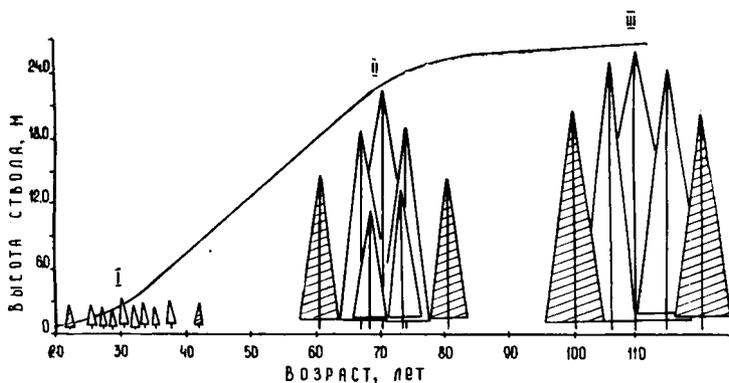


Рис. 41. Схема формирования элементарной группы деревьев: I — фаза скопления; II — фаза становления границ; III — фаза устойчивого роста и развития. Штриховкой обозначены кроны особей, не входящих в элементарную группу

При групповом размещении деревья могут иметь разный характер формирования. Одна часть особей в период так называемого большого роста формируется сближенно, в условиях очень тесного взаимодействия, другая — примыкает к



Рис. 42. Элементарные группы ели Шренка в начале фазы скопления особей. Ущелье Правый Талгар, хр. Зайлийский Алатау, 2300 м над ур. м. Май 1967 г.

группам лишь после завершения (или к концу) периода большого роста, а до этого формируется относительно обособленно (рис. 41). В функциональном отношении эти две части деревьев не являются равноценными. Та часть, которая в период большого роста формируется в непосредственной близости, представляет собой основное ядро группы и с лесоводственной точки зрения заслуживает особого внимания, так как именно здесь наиболее остро проявляются взаимодействия особей. С учетом этого под элементарной группой представляется возможным понимать небольшую локальную группу особей лесобразующей породы, объединенную общим циклом тесных конкурентных и приспособительных взаимодействий в период большого роста.

Принимая во внимание характер и активность взаимодействий между особями в формировании элементарных групп деревьев целесообразно различать четыре основные фазы: скопления особей, становления пространственных и функциональных границ элементарной группы, ее устойчивого роста и развития и, наконец, разрушения. Первая фаза завершается к началу периода большого роста деревьев. Вторая включает в себя период большого роста. Третья фаза наступает, когда рост деревьев в высоту замедляется и стабилизируется. Чет-



Рис. 43. Элементарные группы ели Шренка в конце фазы скопления (передний план) и в фазе устойчивого роста и развития (второй план). Хребет Занлийский Алатау, 1900 м над ур. м., склон восточный, крутизной 35°. Май 1970 г.

вертая фаза связана со старением господствующих деревьев и их выпадом (рис. 42—44).

Чтобы проанализировать вопрос о характере и степени целостности элементарных групп и глубже понять их динамику, можно, воспользовавшись методами философии (Энгельгардт, 1971), проследить формирование следующих основных признаков: 1) возникновения системы тесных связей между частями целого; 2) утраты некоторых свойств частей при вхождении их в целое; 3) появления у возникающей целостности (элементар-

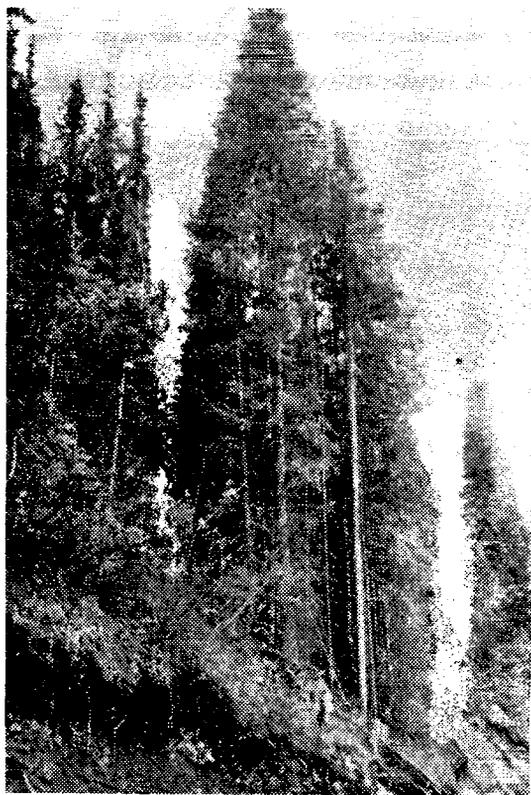


Рис. 44. Элементарная группа 50-летних елей в фазе становления границ (деревья на переднем плане вырублены). Ущелье Каинды, хр. Кунгей-Алатау, 2150 м над ур. м., склон северный, крутизной 35°. Июнь 1969 г.

ной группы) новых свойств, обусловленных как свойствами составляющих частей, так и возникновением новых систем межчастичных связей.

С этих позиций исследования элементарных групп деревьев выполнялись нами в темнохвойных моnodоминантных лесах Тянь-Шаня, формируемых елью Шренка. Фактической основой для исследований служили: материалы описания, обмера и картирования 182 групп ели Шренка, изученных в лесах центральной части хр. Заилийский Алатау (Центрально-Заилийский лесорастительный район) на стационарах Алма-Атинского заповедника; результаты произведенных на этих стационарах раскопок корневых систем и описания около 150 случаев срастания корней и стволов деревьев; результаты наблюдений за перераспределением питания между сросшимися корнями;

материалы двухлетних (1968—1969 гг.) наблюдений за динамикой микроклимата, живого напочвенного покрова и состоянием почвы в сфере влияния элементарных групп ели, расположенных в разных высотно-климатических подпоясах Зайлийского Алатау; фотоматериалы, материалы рекогносцировочных обследований.

### Особенности формирования

Фаза скопления особей начинается с момента появления локальных групп самосева. Тесное их взаимодействие в начале этой фазы еще, как правило, отсутствует. Но ближе к концу ее на отдельных участках скоплений (а при достаточной исходной густоте и по всей площади скоплений) оно уже начинает проявляться. Поэтому важно выяснить, с какого возраста происходит смыкание крон и в чем выражается взаимодействие между особями в данной фазе.

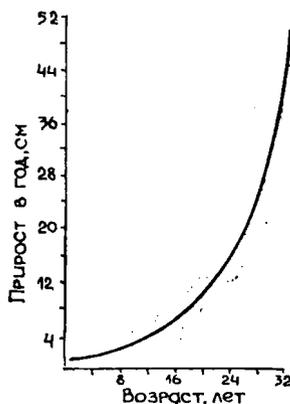
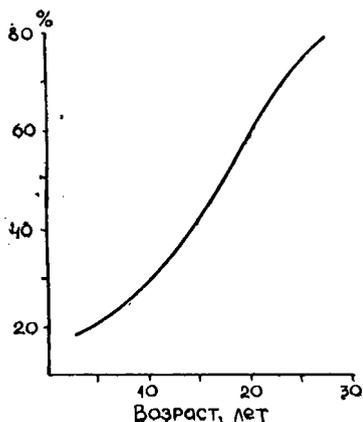


Рис. 45. Связь количества сомкнувшихся кронами особей ели (%) с их возрастом

Рис. 46. Динамика прироста высоты подростка ели

Визуальными наблюдениями в различных районах Тянь-Шаня установлено, что наиболее часто подрост ели смыкается в возрасте около 30 лет. Особенности динамики этого процесса могут быть показаны на материалах постоянной пробной площади, описанной в 1966 г. в типе леса ельник долинный. Пробная площадь размером 0,5 га располагалась на участке селевого наноса 1931 г. Поэтому ко времени исследований ель здесь была представлена исключительно молодыми особями,

возраст которых не превышал 30 лет. На 800 м<sup>2</sup> территории пробной площади вся обстановка картировалась, а деревья обмерялись. В дальнейшем была изучена динамика прироста верхушечных и боковых побегов каждой особи и микроклимат внутри и снаружи групп подроста. Всего закартировано, учтено и описано 250 молодых елочек. По результатам осмотра и картирования удалось выделить 22 групповых скопления особей.

Изучение материалов пробной площади позволило установить, что основная масса естественно поселившихся елочек смыкается кронами в среднем по достижении 20—30-летнего

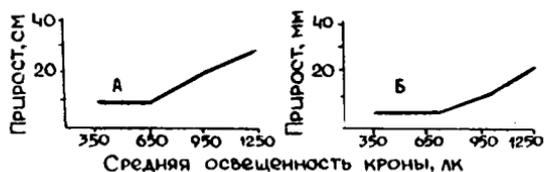


Рис. 47. Зависимость прироста по высоте дерева (А) и диаметру ствола у шейки корня (Б) от освещенности кроны

возраста. Как видно из рисунка 45, уже из числа 22-летних особей самосева сомкнулось около 65%, а из числа 27-летних — более 80%. Оказалось, что данная закономерность является следствием резкого ускорения роста особей в период от 20 до 30 лет (рис. 46).

Т а б л и ц а 31. Охвоенность ветвей внутри 30-летних элементарных групп ели

Высота от почвы, м	Среднее кол-во хвои на 1 см длины осевого побега по годам прироста				Освещенность в 13 ч 15 июля 1966 г., лк
	1965	1962	1959	1955	
0,80 и ниже	0	0	0	0	130
1,30	7,5	9,8	2,4	1,4	140
1,75	15,7	14,8	14,0	7,1	280
2,10	17,1	14,8	14,0	8,3	340

Сам по себе факт смыкания крон может свидетельствовать о начале взаимодействия особей. Чтобы установить признаки такого взаимодействия на участках смыкания подроста ели исследовался характер охвоения. Как выяснилось, характер охвоения и жизненное состояние ветвей внутри группы меняется соответственно освещенности (табл. 31). В центре группы до высоты 1,30 м боковые ветви деревьев мертвы. Начиная с

1,30 м боковые ветви имеют слабо охвоенные побеги второго порядка и охвоенную лишь в местах прироста последнего года центральную часть. Выше охвоенность осевой части ветвей и побегов второго и прочих порядков увеличивается, достигая постоянной величины лишь на высоте 2,10 м от поверхности почвы. С уменьшением поступления света наблюдалось уменьшение количества хвои не только на более старых побегах, но и на ветвях последнего года. Рассмотренная картина изменения охвоенности ветвей оказалась характерной для элементарных групп, в которых в конце фазы скопления кроны большинства деревьев плотно примыкают друг к другу.

Исследования корреляционных отношений между приростом ствола по высоте, диаметром у шейки корня и освещенностью кроны в 30-летних группах ели в полуденное время при ясной погоде (середина июля) позволили выяснить наличие тесной связи, но лишь в пределах 200—1400 лк. В этом диапазоне связь между приростом высоты ствола за пятилетие и освещенностью крон равна  $+0,587$  (при  $n=24$ ,  $m=\pm 0,133$ ,  $t=4,41$ ). Связь между приростом ствола в толщину у шейки корня (за пятилетие) и средней освещенностью крон деревьев составляет  $+0,522$  (при  $n=21$ ,  $m=\pm 0,157$ ,  $t=3,32$ ). В целом же зависимость прироста от освещенности имеет нелинейный характер (рис. 47). При высокой интенсивности поступающей солнечной радиации отмечается снижение прироста деревьев в высоту.

Закономерное и существенное снижение жизненных показателей в результате недостатка света наблюдалось главным образом у особей, растущих внутри групп, под пологом господствующих деревьев. Господствующие же деревья, представляющие верхний ярус, не испытывают острого светового дефицита. Хотя процесс отпада хвои и очищения от сучьев в части кроны, обращенной внутрь группы, у них весьма распростран.

Вместе с тем процесс дифференциации фенотипов под влиянием взаимодействия особей имеет место и у господствующих деревьев. Так, в группах, где средний возраст особей составлял 17—29 лет, высота господствующих деревьев с южной стороны достигала 1,77 м, в центральной части групп — 2,93 м, а с северной стороны — 2,22 м. Зависимость высоты деревьев от их положения в группе подтвердилась дисперсионным анализом. Сравнивались дисперсии высоты деревьев по фактору их приуроченности к различным экспозициям групп. Характеристика ориентации деревьев относительно всей группы давалась по наиболее контрастным градициям: север, юг, восток, запад, середина группы.

Приведем результаты анализа дисперсий высоты 17—29-

летних деревьев ели по фактору их приуроченности к экспозициям группы:

Разброс	$S$	$f$	$s^2$	Фактический критерий Фишера	Табличный (1%) критерий Фишера
По фактору экспозиции деревьев	222,92	4	55,73	9,35	3,60
Остаточный	422,92	71	5,96	—	—

Из сравнения дисперсий видно, что уже у молодых деревьев ели высота ствола существенно коррелирует с их положением в элементарной группе (достоверно на 1%-м уровне). Вычисленная степень влияния фактора ориентации на вариабельность высоты 17—29-летних особей оказалась равна 0,3094, т. е. около 31 %.

Дифференциация господствующих деревьев по высоте объясняется различиями в освещенности. Деревья, расположенные с южной стороны молодых групп, находятся в условиях избыточного освещения. Это приводит к увеличению прироста их боковых ветвей, разрастанию кроны в ширину и к снижению прироста ствола в высоту. У деревьев, расположенных в центральной части групп, наоборот, наблюдается значительное увеличение прироста в высоту при относительном снижении прироста боковых ветвей. Здесь имеет место явление так называемого «подгона», т. е. стимуляции роста в высоту в условиях повышенного загущения. Деревья, расположенные с северной стороны группы, характеризуются средними (между рассмотренными выше) показателями роста в высоту, что объясняется отенением их с южной стороны и отсутствием прямого солнечного освещения с севера.

Таким образом, в конце фазы скопления взаимодействие особей в группах оказывается уже столь существенным, что обуславливает их фенотипическую разнокачественность.

Далее элементарная группа вступает в фазу становления своих границ. Здесь с увеличением возраста связи между особями в группах резко усиливаются. У ели Шренка после тридцати лет сомкнутость крон внутри групп достигает предельных значений. Вследствие высокой активности роста особей их кроны быстро заполняют все свободное пространство и, взаимоприспосабливаясь, создают общий для всей группы полог. Если в фазе скопления отдельные группы подроста располагались близко друг к другу, то в фазе становления границ они сливаются, образуя одну группу с несколькими господствующими

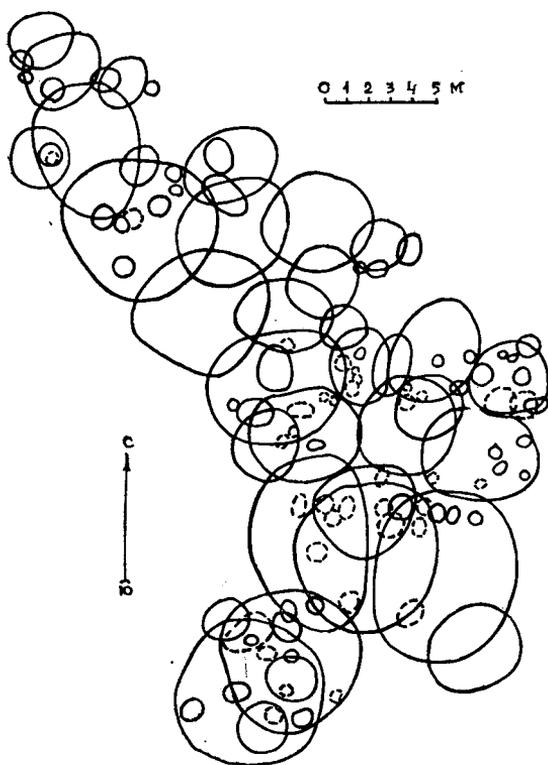


Рис. 48. План элементарной группы деревьев. Пунктиром обозначены проекции крон погибших особей, сплошной линией — живых

щими деревьями. Такое слияние завершается в весьма короткий срок (10—20 лет) именно благодаря высокой активности роста особей. Места «спайки» групп легко прослеживаются, но лишь в раннем возрасте.

Иллюстрирует процесс укрупнения групп в этой фазе представленный на рисунке 48 план элементарной группы, включавшей 188 особей ели. Возраст господствующих деревьев — 50 лет. Группа была описана в ельнике мохово-травяном, расположенном на высоте 1760 м над ур. м. в ущелье р. Правый Талгар. Ориентация склона северная, крутизна — 40°.

В начале в пределах закартированного участка размещалось около 6—8 мелких скоплений подроста ели. По мере разрастания крон господствующих деревьев в промежутках между скоплениями поселялись новые особи («цепочки» самосева позднего поселения хорошо просматриваются на плане,

см. рис. 48). Но быстрое разрастание крон господствующих деревьев привело к угнетению вновь поселившегося самосева и его гибели. Одновременно с этим произошло полное смыкание крон и образовалась одна крупная группа с несколькими господствующими деревьями.

На этом примере можно показать также, как фактор отставания во времени поселения и высота ствола влияют на дифференциацию деревьев в элементарной группе. Возраст господствующих деревьев группы —  $51,9 \div 53,0$  года (1%-й доверительный интервал). Эти деревья наиболее развиты и формируют основной полог. Высота их  $14,1 \div 14,9$  м. Угнетенные деревья имеют возраст  $32 \div 33$  года и высоту  $1,7 \div 2,2$  м. Возраст мертвых (сухих) деревьев —  $24,5 \div 25,4$  года, высота —  $1,4 \div 2,0$  м.

Следовательно, те особи, которые опоздали с поселением на 20—25 лет, не имеют шансов на жизнь в элементарной группе.

Таким образом, фактор отставания во времени поселения оказывается очень важным. По данным дисперсионного анализа, для нашего примера степень влияния этого фактора на распределение деревьев по их жизненному состоянию может достигать 45% (достоверно на 1%-м уровне), но функциональной зависимости степени угнетения деревьев от их возраста не наблюдается. Вероятность попадания каждой особи группы в ту или иную категорию угнетения определяется не только возрастом, но и их индивидуальными фенотипическими особенностями, в основе которых лежат другие причины. На это указывает то, что степень дифференциации деревьев по высоте ствола определяет их жизненное состояние уже значительно в большей мере: на 76,35% (достоверно на 1%-м уровне). Следовательно, внутри групп отбор идет не только по возрастному признаку и выживают преимущественно особи не только поселившиеся раньше, но и более приспособленные к условиям тесного роста или более удачно расположенные. Поэтому господствующие деревья целесообразно выделять как наиболее перспективную в лесоводственном отношении часть группы. Но в то же время с фактором отбора по возрастному признаку приходится считаться. Его следует расценивать как явление, мешающее отбору лучших особей.

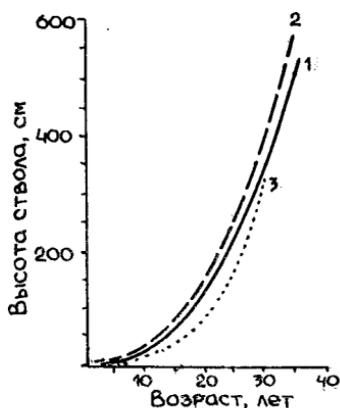
Появление в фазе становления элементарной группы новых свойств, обусловленных как свойствами ее частей, так и их связями, проявляется закреплением признака ускорения роста в высоту на ранних этапах формирования особей. С эволюционной точки зрения возникновение такого свойства можно было бы предвидеть, исходя из гипотезы J. B. S. Haldone (Haldone, 1932). Согласно этой гипотезе, если пережи-

вающей формой является быстрорастущая, а загущения, в которых это преимущество будет выявляться, часто повторяются, то отбор должен быть направлен на интенсификацию роста именно в тот период жизни, когда признак ускорения роста является наиболее эффективным.

В этой связи, обращаясь к биологическим свойствам ели Шренка, мы видим, что изменение темпов роста у молодых (20—30-летних) елочек происходит скачкообразно. Этот факт констатировался в работах целого ряда исследователей (Серебряков, 1945; Протопопов, 1954; Чешев, 1959; Гуриков, 1980; Камчибеков, 1970; Ган, 1970 и др.). Выше он был подтвержден и результатами наших наблюдений. Однако пока ему не было найдено удовлетворительного объяснения.

Если рассматривать характер и причину данного явления с точки зрения элементарных групп, его можно объяснить ис-

Рис. 49. Динамика высоты ели Шренка на ранних этапах роста: 1 — для условий хр. Заилийский Алатау (по И. Г. Серебрякову, 1945); 2 — для хр. Кунгей-Алатау (по Д. Е. Гурикову, 1960); 3 — для хр. Терской-Алатау (по П. А. Гану, 1970)



ходя из следующего. Во-первых, ускорение роста ели в 20—30-летнем возрасте устойчиво проявляется, несмотря на довольно существенные отличия лесорастительных свойств районов обитания. Это подчеркивается сходством темпов роста ели, установленных для разных хребтов и лесорастительных районов Тянь-Шаня (рис. 49). Следовательно, данный признак является наследственно закрепленным.

Далее, закрепление свойства ускорения роста у ели в результате конкуренции с сопутствующими видами не могло иметь места, так как к 20—30 годам она уже выходит из-под влияния травостоя, достигая высоты 1 м и более. Поэтому стимулирующим данный признак фактором может быть только естественный отбор в условиях высокого внутривидового загущения. Но, как известно, ель Шренка формирует монодоминантные леса и к тому же преимущественно разре-

женного, паркового облика (Серебряков, 1945; Быков, 1950 и др.). Так что отнести формирование признака ускорения роста за счет отбора, главным образом в сомкнутых древостоях, тоже нельзя. Вместе с тем, как было показано в предыдущих главах, в горах Тянь-Шаня закономерно, распространено повсеместно и преобладает групповое распределение ели. Притом внутри элементарных групп всегда имеет место перегаушение особей. Начало смыкания крон в группах приурочено к 20—30 годам. Следовательно, именно в этом возрасте и именно в элементарных группах становится жизненно необходимым ускорение роста. Только обладающие им особи получают возможность сохраняться в перегаушенных группах. Поэтому наследственное закрепление обсуждаемого признака у ели является результатом отбора в элементарных группах.

Приведенный пример показывает, что, с одной стороны, способность лесообразующей породы закреплять признак по наследству и, с другой стороны, возникающая система связей между особями элементарной группы обусловили закрепление нового признака у особей. Это подтверждает целостность элементарной группы как самостоятельного явления. Вместе с тем данный факт объясняет также важнейший механизм, определяющий эволюцию лесообразующих видов, и указывает точное место ее локализации в лесу. Он свидетельствует, что именно элементарные группы являются в лесу центрами, где разбивается и постоянно происходит процесс естественного отбора особей с быстрым ростом на ювенильном этапе. Это важно учитывать при селекционных работах, в проведении ухода за лесом, рубок и т. д.

Для фазы становления элементарных групп очень характерно и наличие третьего признака целостности явления — утраты некоторых свойств у входящих в элементарную группу особей. Это можно показать на примере формирования крон деревьев 70—130-летних групп и относительно обособленных деревьев того же возраста, расположенных в пределах подпояса 1900—1950 м над ур. м. на северном макросклоне хр. Заилийский Алатау. Здесь была проанализирована корреляция высоты ствола и высоты до нижних сучьев от основания ствола с возрастом деревьев.

Оказалось, что высота деревьев в группах находится почти в прямой функциональной зависимости от среднего возраста группы (коэффициент корреляции равен  $0,97 \pm 0,01$ ). Для деревьев же, растущих относительно обособленно, зависимость высоты ствола и возраста выражена слабее (коэффициент корреляции  $0,77 \pm 0,09$ ). Отличия этих коэффициентов корреляции оказались достоверными на 1%-м уровне.

Еще резче выражены различия в возрастных изменениях

кроны. У деревьев, растущих в группах, высота очищения ствола от сучьев тесно связана со средним возрастом формирующих группу особей (коэффициент корреляции  $0,88 \pm 0,09$ ). У деревьев же относительно обособленных данный параметр с возрастом не коррелирует. Это позволяет отметить, что при формировании в элементарных группах особи утрачивают свойства кроны и ствола, присущие им на свободе, но приобретают новые, характерные для деревьев, растущих в густом древостое.

Отсюда вытекает несколько важных следствий, и прежде всего в отношении средообразующей и ценообразующей роли деревьев. Более детально на рассмотрении этого вопроса остановимся ниже. Здесь же нужно, однако, отметить, что, как было показано в свое время И. Г. Серебряковым (1945), Б. А. Быковым (1950) и затем Л. Н. Соболевым (1959, 1963), каждое обособленное дерево ели в горных лесах Тянь-Шаня создает вокруг себя однотипно закономерные концентрические изменения в почве, напочвенном покрове и микроклимате. Рассматривая результаты таких концентрических (кольцевых) изменений в трех типах парковидных ельников, Л. Н. Соболев (1963) показал, что по мере продвижения от внутренних (приствольных) к внешним кольцам закономерно падает содержание гумуса в почве, степень минерализации почвенного раствора, развивается луговой (дерновый) процесс, тенетравье сменяется покровом окружающего луга. Причем все это происходит на расстоянии каких-нибудь 4—5 м от стволов.

Каждая же в отдельности особь ели, входящая в состав элементарной группы, такую способность формировать кольцевые изменения среды и напочвенного покрова утрачивает полностью. При вхождении в элементарную группу деревья утрачивают присущие им на свободе форму и эдифицирующую мощь, в дальнейшем выполняя лишь функции составляющих интегрального эдифицирующего влияния всей элементарной группы. Чтобы убедиться в этом, возвратимся к рисунку 44, по которому видно, что элементарная группа формирует плотный, густой общий кроновый полог. В нем каждая особь дополняет кроновую часть группы лишь настолько, насколько это позволяют соседи.

В фазе становления границ основным лимитированным фактором внутри группы остается световой режим. Последствия недостатка света четко прослеживаются, особенно по завершении этой фазы, да и в процессе нее (см. рис. 44). Сказанное иллюстрирует план группы 80-летних елей на рисунке 50. Контуры кроны каждого сохранившегося дерева вычерчены на уровне живых ветвей и обозначены сплошной линией. С помощью изолиний показана средняя освещенность внутри

группы, замеренная в середине июля люксметром ЮК-11 (13 ч дня). Границы интенсивности поступающего света внутри группы могут быть изображены в виде полусфер. В центре группы очищение от сучьев происходит наиболее интенсивно. Деревья, находящиеся ниже границы очищения, отмирают. Следовательно, внутри элементарных групп высота очищения от сучьев может служить индикатором нижнего предела светового дефицита. Особи, которые по тем или иным причинам не успели развить крону выше уровня светового дефицита, обречены на гибель.

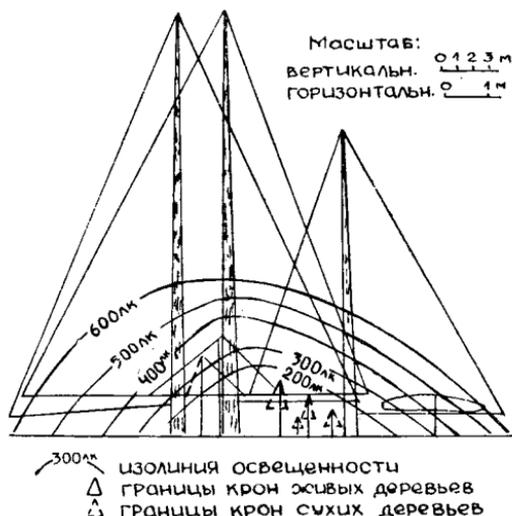


Рис. 50. Характер освещенности в сфере влияния 80-летней элементарной группы деревьев ели Шренка

Тот факт, что именно в фазе становления пространственных и функциональных границ элементарных групп теснота взаимодействия особей достигает предельных величин, наглядно иллюстрируется характером отпада деревьев в группах. Для примера обратимся к графику (рис. 51), характеризующему динамику отпада особей в группах по результатам изучения 22 элементарных групп ели Шренка, в каждой из которых к моменту описания имелось 10—25 особей. Им отражена динамика процесса формирования групп в типе леса ельник травяно-мшистый на высоте 1900—2000 м над ур. м.

На рисунке 51 видно, что наиболее интенсивен отпад от 30 до 60 лет (40%), в 60—85 лет он резко снижается. В последующие же 45 лет (с 85 до 130) отпадает только 10% деревьев. Следовательно, в период от 30 до 60 лет отпад вдвое выше,

чем за последующие 70 лет. Отсюда можно заключить, что у ели Шренка для изученного района фаза становления пространственных и функциональных границ длится около 30 лет (в возрасте 30—60 лет). По завершении этого периода элементарные группы переходят в фазу устойчивого роста и развития, не испытывая существенного изменения численности особей вплоть до начала их разрушения.

Под действием совокупности рассмотренных процессов элементарная группа становится тесно скоррелированным коллективом деревьев, в формировании которого внутренние связи имеют большое значение. Это, а также роль внешних связей в формировании групп подтверждает анализ парных коэффи-

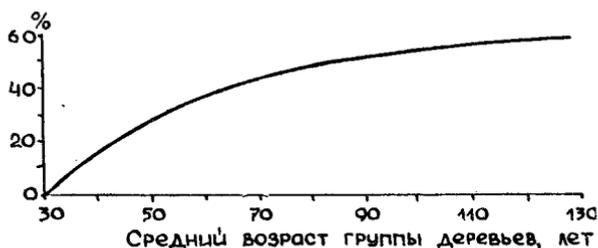


Рис. 51. Динамика отпада особей ели в элементарных группах

циентов корреляции между рядом показателей: степенью разновозрастности особей в элементарной группе; средним возрастом деревьев в группе; средним количеством господствующих деревьев в элементарной группе; общим количеством деревьев в группе; количеством деревьев на единицу площади элементарной группы и др. Материалом для их исследования служили результаты описания 133 групп ели. Вначале рассмотрим характер связей перечисленных показателей на примере двух контрастных типов леса: ельник мохово-травяной и ельник арчовый субальпийский.

В среднем по ельникам мохово-травяного типа группы елей занимают около 50% площади древостоев. Размещаются они относительно густо. Границы соседствующих групп нередко контактируют. Около 27% площади таких лесных сообществ покрыто кустарниками (жимолостью, шиповником), остальная (до 25%) приходится на открытые луговые участки.

В ельниках типа арчовый субальпийский (в Заилийском Алатау, обычно приуроченных к абсолютной высоте 2400 м и выше) группы елей занимают всего 20% площади. Они размещаются далеко друг от друга и взаимовлияние между соседними группами несущественно. На долю открытых полей с

**травяным покровом** здесь приходится около 77% площади, **остальная часть** обычно занята туркестанским можжевельником.

Результаты анализа коэффициентов корреляции между параметрами элементарных групп по столь резко различающимся типам леса представлены в таблице 32. Сравнение парных коэффициентов корреляции между показателями элементарных групп позволило установить, что тенденции в знаках связей не зависят от условий, в которых находятся элементарные группы деревьев: внутри сомкнутого древостоя или почти обособленно, в пределах экологического оптимума для лесообразующей породы или вне его. Следовательно, внутренние закономерности формирования элементарных групп устойчивы, являются следствием совместного очень тесного роста особей, результатом формирования определенной функционально выраженной, тесно скоррелированной ячейки древесных растений.

Из проведенного корреляционного анализа также вытекает, что на действующие внутри элементарных групп закономерности накладывается влияние окружающих элементарных групп деревьев. Например, для групп, расположенных в относительно сомкнутых древостоях, это проявляется в резком снижении роли господствующих деревьев в отношении тесноты связи по ряду показателей, а также в заметном снижении абсолютной величины парных коэффициентов корреляции по всем прочим вариантам расчетов (см. табл. 32).

Видно, что нарастание численности элементарных групп по мере приближения к оптимуму обитания лесообразующей породы может привести к значительному увеличению роли связей между группами, хотя внутренние закономерности формирования деревьев в элементарных группах устойчиво сохраняются.

Снижение тесноты связей между внутренними параметрами групп по мере того, как меняется количество занятой ими площади древостоя, прослеживается в отношении связи таких показателей, как количество господствующих деревьев и общее количество деревьев в группе или разновозрастность группы. Чем теснее располагаются группы в лесу, тем слабее господствующие деревья в них регулируют общее количество и возрастной состав деревьев. Например, в ельнике арчовом субальпийском парная корреляция между количеством господствующих деревьев и количеством представленных в группе возрастных категорий деревьев выражается коэффициентом  $0,70 \pm 0,09$ ; корреляция числа господствующих деревьев с общим числом всех деревьев в группе здесь выражена коэффициентом  $0,81 \pm 0,07$ . То есть теснота связи составляет 70—80%

Таблица 32. Парные коэффициенты корреляции между показателями элементарных групп ели Шренка

Коррелирующие величины	Кол-во деревьев на ед. площади группы	Общее кол-во деревьев	Кол-во господствующих деревьев	Кол-во представленных возрастных групп по 10-летним градам	Площадь проекции группы деревьев
Кол-во представленных возрастных групп по 10-летним градам	$+0,56 \pm 0,07$	$+0,82 \pm 0,03$	$+0,35 \pm 0,04$	—	$+0,62 \pm 0,06$
Средний возраст группы	—	$+0,94 \pm 0,02$	$+0,70 \pm 0,09$	—	$+0,72 \pm 0,09$
Кол-во господствующих деревьев	$-0,72 \pm 0,05$	$-0,45 \pm 0,08$	$-0,03 \pm 0,10$	$-0,48 \pm 0,07$	$-0,07 \pm 0,10$
	$-0,75 \pm 0,08$	$-0,50 \pm 0,13$	—	$-0,51 \pm 0,14$	—
Общее кол-во деревьев	$+0,07 \pm 0,10$	$+0,37 \pm 0,08$	—	—	$+0,74 \pm 0,05$
	—	$+0,81 \pm 0,07$	—	—	$+0,77 \pm 0,02$
	—	—	—	—	$+0,70 \pm 0,05$
	—	—	—	—	$+0,72 \pm 0,08$

Примечание. Вверху для каждого показателя даны парные корреляции для ельника мохово-травяного, внизу — для ельника арчового субальпийского.

от полной неразрывной, при которой коэффициент корреляции равен 1. В ельнике же мохово-травяном степень тесноты этих связей соответственно понижается до  $0,35 \pm 0,04$  и  $0,37 \pm 0,08$  (см. табл. 32), т. е. до 35—37%.

Отсюда можно сделать вывод о том, что степень целостности древостоя всего лесного сообщества может быть измерена путем анализа тесноты связи между элементарными группами деревьев. Методом сравнения тесноты связей внутренних параметров элементарных групп мы получаем возможность проследивать процесс становления древостоя лесных сообществ. Появляется возможность оценить начало взаимовлияния между элементарными группами и степень его нарастания в направлении от крайних к оптимальным условиям обитания. При этом можно осуществить не только количественный анализ степени взаимодействия между группами, но и определить: когда имеется древостой как комплексная система взаимодействующих на большой площади деревьев или когда имеются только обособленные, не связанные друг с другом элементарные группы или отдельные скопления их в виде фрагментов древостоя.

Становится ясно, что древостой как целостное явление представляет собою объединенные взаимовлиянием элементарные группы деревьев. Каждая элементарная группа в лесу обладает, в свою очередь, определенными индивидуальными свойствами, но, выступая в роли части целого (древостоя), утрачивает некоторые свои свойства. Причем возникновение древостоя как целостности сопровождается возникновением новых связей (между группами), а свойства древостоя обуславливаются свойствами составляющих его элементарных групп и характером связей между ними.

Дополнительно остановимся на материалах шести стационарных пробных площадей, расположенных на северном макросклоне хр. Заилийский Алатау. Пробные площади закладывались в разных типах темнохвойных лесов и разных высотно-климатических подпоясах. В дальнейшем на них были выделены и детально описаны все имеющиеся элементарные группы деревьев ели.

Данные таблицы 33 на основе материалов описания пробных площадей свидетельствуют, что основная часть деревьев насаждений формируется в группах. Как в случае невысокой общей сомкнутости древостоев (например, тип леса ельник арчовый субальпийский), так и в вариантах с сомкнутостью выше средней (ельник мохово-травяной) в элементарных группах находится от 70 до 90% деревьев. При этом наиболее резко варьирующим показателем в горных лесах оказывается размер площади, занятой деревьями. Все это говорит о том,

что от типа к типу леса, от насаждения к насаждению степень участия ели может изменяться в самых широких пределах. Отсюда вместе с изменением доли участия ели в формировании древостоев можно ожидать существенных изменений в тесноте связи между элементарными группами.

Наличие связи между элементарными группами можно расценивать как одно из основных, существенных свойств древостоя, влияющих на его качественное состояние. Это подтвер-

Таблица 33. Распределение деревьев в лесах по категориям: «в элементарных группах» и «относительно обособленные»

Ельник	Класс возраста древос- стоя	Высота местнос- ти, м над ур. м.	Пло- щадь, покрытая елью, %	Распределение де- реьев по катего- риям, %	
				в груп- пах	обособ- ленные
Мохово-травяной	IV	1950	62,9	90,0	10,0
	V	1930	47,9	82,6	17,4
Травяно-мшистый	V	1890	44,0	80,0	20,0
	V	1980	37,7	93,5	6,5
Ардовый субальпийский	IV	2300	20,0	72,7	27,3
	IV	2500	22,6	71,0	29,0

ждается тем, что постепенное увеличение числа элементарных групп и тесноты их стояния в насаждении дает четко выраженный скачкообразный переход от «не леса» к лесу. Такое качественное изменение удается проследить по данным оценки степени тесноты внутренних связей в группах в зависимости от степени участия ели в формировании насаждений. Рассмотрим это на материалах четырех пробных площадей (табл. 34).

По данным таблицы 34, при относительно равномерном изменении процента площади, покрытой елью, степень тесноты связей между числом господствующих деревьев и общим количеством деревьев в элементарной группе вначале остается почти неизменной, затем резко снижается и далее опять стабилизируется. Исходя из выполненного анализа, можно сделать вывод о том, что в темнохвойных лесах возникновение древостоев как целостного явления, в котором части взаимодействуют, можно наблюдать при условии, если породой заселено более 40% площади. Как свидетельствует материал таблицы 34, при такой заселенности существенно изменяется теснота корреляционных связей в элементарных группах. Несомненно, по мере увеличения облесенности склонов неизбежно увеличивается теснота стояния групп, соответственно возрастает уровень организованности древостоя. Следовательно,

между условиями обитания и потенциальной степенью организованности древостоев в них существует тесная связь.

Зная законы формирования элементарных групп, мы можем понять, как растет и развивается дерево в лесу. Но, с другой стороны, комплексы взаимодействующих элементарных групп создают целостность нового порядка — древостой. В этой связи знание свойств элементарных групп необходимо и для понимания жизни леса в целом.

Таблица 34. Корреляция между количеством господствующих и общим количеством деревьев в элементарной группе в зависимости от участка ели в формировании лесного сообщества

Площадь насаждения, покрытая елью	Коэффициент корреляции $\pm$ ошибка
20,00	0,7697 $\pm$ 0,0961
37,74	0,8260 $\pm$ 0,0771
47,94	0,4783 $\pm$ 0,1231
62,89	0,4673 $\pm$ 0,1478

В отечественной литературе уже давно развивается теоретическое представление о древостое как о совокупности тесно взаимодействующих деревьев (Морозов, 1926; Ткаченко, 1955; Гулисашвили, 1956; Сукачев, 1964). При этом наличие взаимодействия деревьев на площади насаждения считается главным признаком древостоя леса. Однако данный вопрос до сих пор решался на уровне интуиции, что нередко приводило к ошибкам. Например, в темнохвойных лесах Тянь-Шаня выделен тип леса ельник арчовый субальпийский, который представляет на самом деле естественные редины, а не леса. Поэтому не случайно, что до сих пор не было и обоснования границ перехода от «не леса» к лесу. Рассмотренные результаты позволяют решить эту задачу на основе количественных исследований, определить наличие или отсутствие связей внутри древостоя, его целостность как природного явления. Это нужно не только для развития теории древостоя, но и для решения ряда прикладных задач. Например, обоснования параметров естественных редин для целей лесоустройства, установления степени организованности насаждений при научных исследованиях, характеристики древостоев по типам лесов и др.

Необходимо остановиться еще на оценке пространственных размеров элементарных групп деревьев. Результаты измерений для выборки из сорока шести 80—100-летних элементарных групп ели Шренка, репрезентативной для всего пояса

темнохвойных лесов центральной части хр. Заилийский Алатау, позволили выяснить следующее.

Доверительные интервалы генеральных средних на 95%-м уровне значимости находятся в пределах: для среднего количества господствующих деревьев—в группе от 2,04 до 2,70 шт., для общего количества деревьев—в группе от 5,2 до 7,56 шт.; для размера площади проекции группы—от 79,9 до 126,6 м<sup>2</sup>. Для рассматриваемых оценок сравнительно высоким оказался коэффициент вариации размеров площади проекции группы (78%). Это и понятно, так как площадь проекции группы в густых участках леса всегда меньше, чем при обособленном ее стоянии, за счет более сильного очищения деревьев от сучьев по периферии группы. Разнообразие же степени обособленности элементарных групп очень велико.

Из полученных данных видно, что элементарные группы деревьев обычно имеют небольшие размеры. В фазе устойчивого роста и развития чаще всего они состоят из двух-трех господствующих деревьев (при общем количестве, равном 5). В среднем на каждое дерево в рассматриваемой фазе приходится около 16 м<sup>2</sup> проективной площади группы.

Небольшие размеры элементарных групп и малый диапазон их варьирования указывают на то, что в природе элементарной группой используются преимущественно участки экологической ниши, освобождающиеся в результате отпада деревьев старшего поколения, и что в целом динамика появления и разрушения элементарных групп отражает динамику обновления и старения участков древостоя.

Как было уже отмечено в первой главе, вопрос о формировании корневых систем деревьев в группах заслуживает специального рассмотрения. В этой связи исследовались строение корневых систем ели на разных возрастных этапах, их старения и взаимодействие в элементарных группах (Проскураков, Коваленко, 1970). Исследования корневых систем ели проводились в среднем подпоясе лесов Заилийского Алатау, на абсолютных высотах от 1700 до 2000 м над ур. м. Применялись методы полной отмывки и раскопки. Для изучения степени насыщенности почвы корнями в группах после отмывки закладывались учетные площадки размером 50×50 см с расстоянием между центрами 1,5 м. На площадках учитывались корни ели с дифференциацией фракций их диаметров и дальнейшим определением общей длины корней и массы по каждой фракции на всю глубину залегания корней.

Вначале остановимся на особенностях формирования корневой системы деревьев в молодых элементарных группах ели, завершающих фазу скопления. В качестве примера рассмотрим описание группы особей 30—35 лет, расположенной на

абсолютной высоте 1820 м над ур. м. Тип леса мохово-травяной. Расстояние до ближайших групп по экспозициям: север — 3 м, юг — 15 м, восток — 20 м, запад — 30 м. Склон северо-восточной ориентации, крутизной 40—45°. Почвы лесные темноцветные.

Травяной покров внутри группы почти не развит. Снаружи он густой, из сныти (*Aegopodium alpestre* Ldb.), герани (*Geranium collinum* Steph.), чины (*Lathyrus pratensis* L.), кодонопсиса (*Codonopsis clematidea* Schr.), злаков (*Agropyron tianschanicum* Drob., *Poa nemoralis* L.). Степень проективного покрытия для травостоя 100%, средняя высота — 0,5 м.

Размещение деревьев и проекции их крон показаны на рисунке 52.

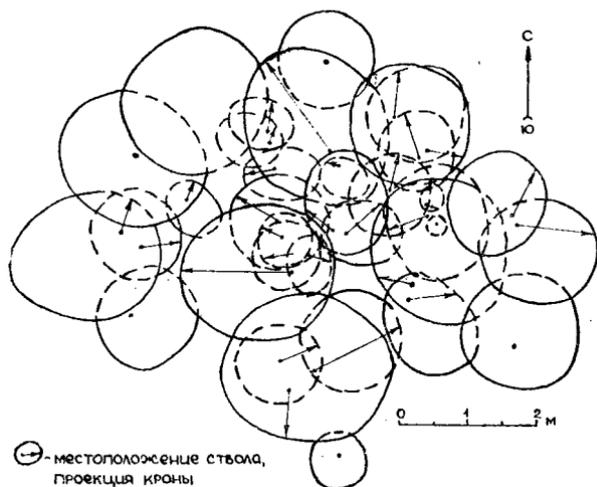


Рис. 52. План 30-летней группы елей

После отмывки почвы ризосферы группы выяснилось, что в 30-летнем возрасте деревья имеют уже развитую поверхностную корневую систему. Корни деревьев в группе сравнительно плотно насыщают почву и переплетаются (рис. 53). От основания стволов обычно отходят 2—6 крупных ветвящихся корней и значительное число корешков небольшого диаметра. Мелкие корешки равномерно и радиально располагаются вокруг ствола. Радиус корневой системы коррелирует с величиной наземной части растений. Причем у хорошо развитых деревьев проекция кроны по диаметру в 2—2,5 раза меньше радиуса корневой системы. У угнетенных, отставших в росте деревьев эта пропорция менее контрастна. В основном корне-

вая система большинства деревьев располагается в 0—15 см слое почвы. Лишь корни, залегающие вверх по склону, углубляются несколько более. Насыщенность почвы корнями внутри группы крайне неоднородна. Об этом свидетельствуют коэффициенты вариации массы корней в пределах проективной площади 30-летней группы деревьев:

Фракции корней по диаметру, мм	Коэффициенты вариации массы корней, %
До 1	95,4
1—3	84,1
3—10	64,4
10—20	100,8
20—50	129,9

Наибольшие протяженность и количество корней отмечены на участках с наивысшей густотой стояния деревьев. К периферии группы плотность корней несколько падает. Разницы в насыщенности почвы корнями для верхней и нижней (по склону) сторон группы не обнаружилось.



Рис. 53. Корни 30-летней группы елей после отмывки почвы

Существенное варьирование насыщенности почвы корнями, наличие участков с резко пониженной плотностью корней, а также отсутствие срастаний между корнями свидетельствуют о том, что теснота взаимовлияния корневых систем деревьев

в фазе скопления особей в группы еще не достигает предельной. Однако поверхностное распределение корней у елей и высокая густота их стояния уже создают все предпосылки тесного корневого взаимовлияния в дальнейшем.

С увеличением возраста элементарных групп ели Шренка после 30 лет в них наблюдается быстрое нарастание массы и длины корней на единицу площади проективной конфигурации группы. В результате по сравнению с 30-летними группами на единицу проективной площади в 100-летних элементарных группах общая длина и масса корней фракции диаметром от 3 до 10 мм увеличиваются вдвое; длина и масса корней фракции от 10 до 20 мм возрастают в четыре раза, а фракции от 20 до 50 мм — в шесть раз (данные значимы на 1%-м уровне).

В целом к 100-летнему возрасту на всю глубину сферы обитания корней группы елей (30—50 см) насыщенность ими почвы достигает очень больших величин. Так, в пересчете на учетную площадку 0,25 м<sup>2</sup> были установлены следующие длины корней по фракциям их диаметров. Для фракции до 1 мм — 1089,7±229,0 см; по фракции 1—3 мм — 984,0±183,0 см; 3—10 мм — 272,1±52,9 см; по фракции 10—20 мм — 22,6±6,1 см. В итоге на 0,25 м<sup>2</sup> проективной площади общая длина корней для 100-летней группы достигает 23,7 м.

Вместе с тем распределение корней в пределах взрослых групп становится более равномерным. Например, для фракции корней от 1 до 10 мм в диаметре коэффициент вариации массы на учетной площадке уже к 80 годам снижается на 30%. Для фракций корней диаметром свыше 10 мм коэффициент вариации массы снижается на 15—23%.

Становится ясно, что с увеличением возраста особи элементарной группы могут активно взаимодействовать не только в наземной, но и подземной части. Корни взаимодействуют на ограниченном пространстве. Причем, как известно (Самусенко, Малянчинов, 1958; Ган, 1970а, б), для условий Тянь-Шаня в период вегетации растений ежегодно имеют место значительные понижения влажности почвы. Помимо закономерных ежегодных колебаний почвенных запасов влаги бывают и засушливые годы (Ган, 1970а). Поэтому взаимодействия корней при дефиците влаги в почве служат дополнительным фактором, ускоряющим естественное изреживание элементарных групп, отпад в них слабых особей и за счет этого выравнивание фенотипического состава. Так, если к 30-летнему возрасту в элементарных группах обычно представлены особи, сильно различающиеся напряженностью роста, то уже к 80-ти годам остаются преимущественно деревья со сходной жизнеспособностью. Опубликованные материалы (Проскуряков, 1970) по-

казывают, что рассчитанные по методу К. М. Высоцкого (1962) коэффициенты вариации напряженности роста особей в 30-летней группе достигают 90%, тогда как к 80-ти годам (в фазе устойчивого роста и развития) они снижаются до 20%.

Однако тесное взаимодействие корневых систем в элементарных группах не ограничивается жесткими конкурентными

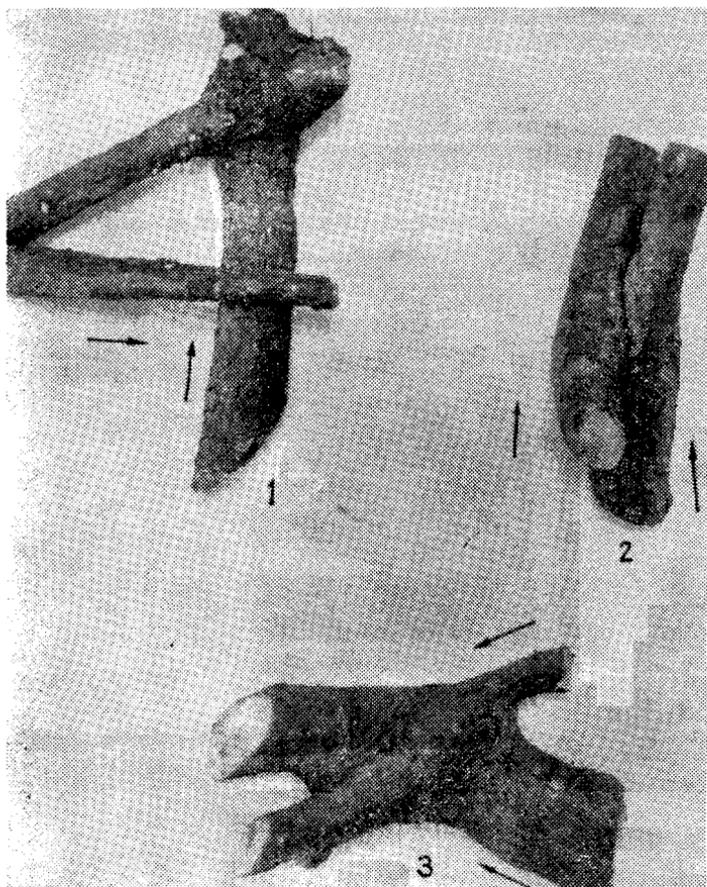


Рис. 54. Основные этапы срастания корней: 1 — соприкосновение; 2 — механическое соединение, 3 — срастание

отношениями. Одновременно с процессом взаимоприспособления крон деревьев развиваются процессы взаимоприспособления корней. Это подтверждается фактами срастания корней.

При изучении срастания в элементарных группах ели Шренка учитывалось расстояние от места срастания до кор-

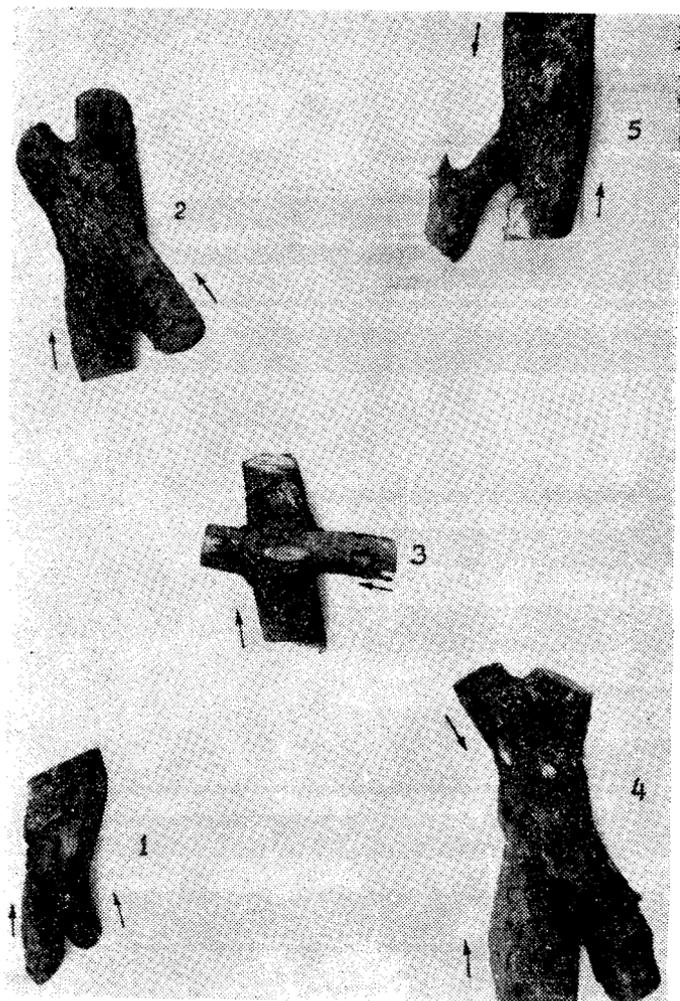


Рис. 55. Углы срастания корней у деревьев ели Шренка: 1 — 0°, 2 — 40°  
3 — 90°, 4 — 120°, 5 — 180°

невой шейки материнского дерева, диаметр сросшихся корней, угол, направление и возраст срастания. Срастанием, по Н. П. Кренке (1950), принималось такое явление, когда два (или более) обособленно заложившихся корня посредством нарастания или «рассасывания» элементов хотя бы одного из них, образуют физиологически взаимодействующее нераздельное целое. Постепенные этапы срастания корней у ели Шренка (от первоначального соприкосновения до образования общих годовичных колец) показаны на рисунке 54.

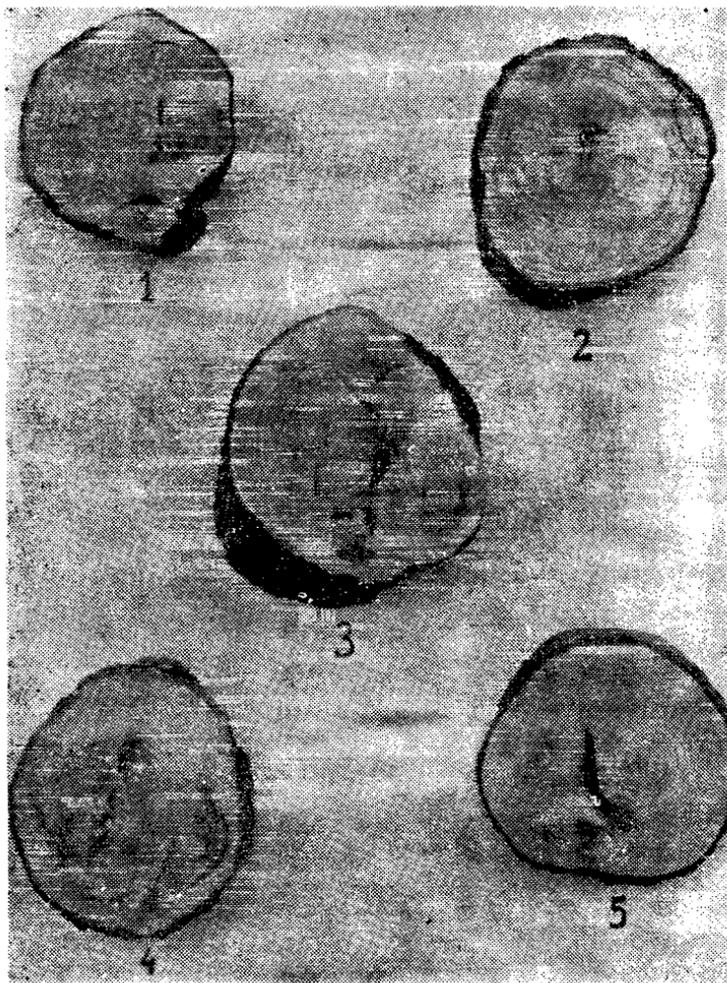


Рис. 56. Поперечные срезы сросшихся корней в месте их срастания (внешний вид корней под теми же номерами показан на рисунке 55)

Анализом около 150 случаев срастания корней и стволов у ели Шренка установлено, что они происходят при соприкосновении корней под углом от 0 до 180° (рис. 55). Данные о распределении количества учтенных срастаний в элементарных группах ели в зависимости от угла скрещивания корней для Заилийского Алатау приводятся в таблице 35. Вероятность образования встречных срастаний у различных индивидуумов, на первый взгляд, кажется большой. Однако, как видим, при скрещивании под углом и относительно совпадаю-

Таблица 35. Количество срастаний в зависимости от угла скрещивания корней

Кол-во учтен- ных сраста- ний	Из них под углом							
	0—45°		45—90°		90—120°		120—180°	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
28	10	36	13	46	3	11	2	7
58	20	34	25	43	9	15	4	7
66	22	33	29	44	13	20	2	3

щем направлении роста корней срастание происходит чаще. Это объясняется более плотным прилеганием корней друг к другу.

Длительность срастания корней определялась по количеству искривленных годовых колец (образующих седловинную вмятину в месте соприкосновения) до момента срастания

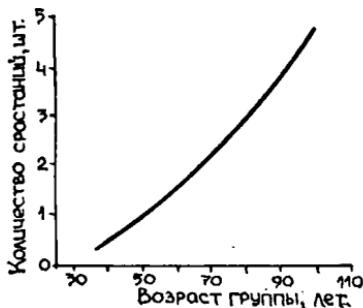


Рис. 57. Зависимость количества срастаний (в пересчете на одно дерево) от возраста элементарной группы деревьев

живых клеток и начала образования общих годовых колец (рис. 56). Оказалось, что длительность срастаний у корней относительно одинаково направленных (до 45°) и растущих в диаметрально противоположных направлениях (свыше 120°), существенно не отличается.

Частота срастания корней в элементарных группах находится в прямой зависимости от возраста деревьев (рис. 57). У редко соприкасающихся корней деревьев до 20—25-летнего возраста срастания также очень редки, даже при непосредственной близости особей друг к другу. Но интенсивное нарастание количества и размеров придаточных корней в верхних горизонтах почвы, продолжающееся у ели до 80—100-летнего возраста, быстро создает благоприятные условия для срастания.

На графике (рис. 58) видно, что оптимальные диаметры

для сращивания — 1,5—3,5 см. Такого диаметра корни ели достигают в 11—40 лет.

Исследования активной подачи воды корнями и перераспределения ее (рис. 59) позволили выяснить, что во всех случаях корни большего диаметра подают большее количество воды, независимо от того, сросся корень или нет. Корни близких диаметров характеризуются равным общим количеством

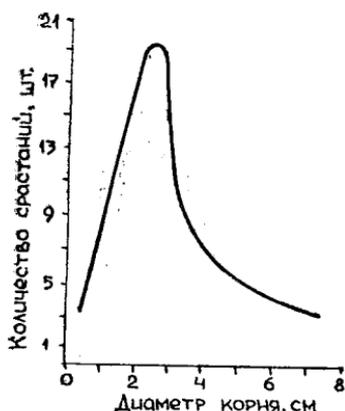


Рис. 58. Зависимость количества срастаний от диаметра корня

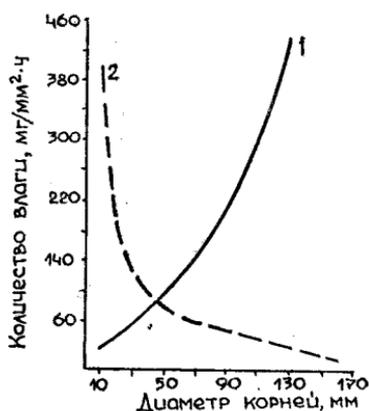


Рис. 59. Изменение величины подачи воды в зависимости от диаметра сросшихся корней: 1 — подача воды, мг/мм<sup>2</sup>·ч, 2 — общее количество влаги, выделенное за 1 ч

воды, проходящим через поперечное сечение в единицу времени, независимо от возрастного состояния деревьев группы и условий произрастания. Активная подача воды, т. е. количество влаги, проходящее через 1 мм<sup>2</sup> поперечного сечения корня в единицу времени, с увеличением диаметра корня резко падает.

Следовательно, о перераспределении питания между сросшимися деревьями можно судить на основании измерения диаметра корней до и после срастания, изменения которого в некоторых случаях бывают значительными (табл. 36).

Аналогичные результаты в оценке подачи влаги в зависимости от диаметра корней дают и измерения, проведенные на несросшихся корнях (табл. 37). По данным таблицы, общее количество влаги, поступающее через корень с большим диаметром, во всех случаях оказалось выше, хотя при этом активная подача воды с возрастанием диаметра уменьшалась.

У двух соседних деревьев обычно срастаются один, реже два и только в единичных случаях большее количество корней. Это лишь небольшая часть всей массы корней дерева.

При оценке интенсивности перераспределения питания между сросшимися деревьями за основу нужно брать не сам диаметр сросшегося корня, а величину его изменения после срастания. Если один из корней после срастания увеличивает-

Т а б л и ц а 36. Изменение диаметров корней и количества проходящей через них влаги до и после срастания

Диаметр корня, см		Кол-во влаги, проходящее через поперечное сечение, мг/ч	
до срастания	после срастания	до срастания	после срастания
0,6	1,0	16	28
0,7	0,3	19	10
2,6	1,1	70	30
1,3	2,3	36	64
1,3	2,5	36	68
0,7	0,3	72	10
1,2	1,3	32	36
1,1	0,7	70	19

Примечание. Дробная черта отделяет показатели пар сросшихся корней.

ся, то диаметр другого пропорционально уменьшается. В этом случае одно из сросшихся деревьев получает дополнительное питание за счет соседа. Однако, учитывая незначительность

Т а б л и ц а 37. Величина подачи влаги в зависимости от диаметра корня

Диаметр среза корня, мм	Кол-во влаги, проходящее через поперечное сечение корня, мг/ч	Активная подача влаги, мг/мм <sup>2</sup> ·ч
118,5	451	0,04089
147,5	420	0,02440
118,0	443	0,04050
152,5	443	0,02425

процента сросшихся у соседних деревьев корней, нельзя считать, что такая малая величина перераспределения может существенно повлиять на характер ростовых процессов. Резких изменений в интенсивности роста, габитусах деревьев, как это предполагалось рядом других исследователей (Бескара-

вайнм, 1965; Шишковым, 1948; Юновидовым, 1951), не обнаружилось. Поэтому можно присоединиться к выводу Ф. Н. Vogmann (1966) о том, что возможность объединенного пользования пищей и влагой у сросшихся деревьев относительно невелика.

В тех же случаях, когда у деревьев, произрастающих рядом, срастаются не только отдельные корни, но и базальные части стволов, характер перераспределения питания резко изменяется. Наблюдения позволили установить, что такие деревья подчиняются законам роста и развития одного индивидуума, т. е. представляют единый организм. В вариантах срастания стволов двух деревьев, обладающих одинаковыми размерами и одинаковой интенсивностью роста, увеличение их массы происходит одновременно. Но если одно из сросшихся деревьев занимает господствующее положение, то оно угнетает своего соседа, подавляя его рост. Интенсивность роста господствующего дерева ни в коей мере не компенсирует отставания угнетенного.

Т а б л и ц а 38. Изменение таксационных показателей у сросшихся стволами елей

Деревья	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола на 1,3 м от почвы, см	Диаметр проекции кроны, м		Расстояние до живых сучьев от почвы, м
				Север-юг	Восток-запад	
А	80	19,5	47,6	6,0	5,5	1,5
Б	80	7,0	19,3	7,0	4,0	1,5
Контроль	80	22,0	42,0	7,0	7,5	0,5
А	76	20,0	40,5	5,0	3,0	1,3
Б	76	12,5	26,5	5,0	3,0	1,3
Контроль	76	21,0	39,0	5,0	4,5	1,0
А	60	23,5	42,5	7,0	6,0	0,5
Б	60	13,8	22,0	6,0	4,0	0,7
Контроль	60	23,5	40,7	9,0	6,5	0,3

Сказанное хорошо иллюстрируется случаями срастания деревьев ели Шренка корневыми шейками (табл. 38).

Представляют интерес указания ряда исследователей (Шишков, 1948; Юновидов, 1951; Бескаравайный, 1955; Ярославцев, 1962; 1970) на специфическую особенность деревьев, сросшихся в комлевой части: наращивание продуктивной массы ускоренными темпами. При этом предполагается, что оба дерева извлекают из такого симбиоза только положительную сторону. Нашими исследованиями такие предположения не подтвердились. В этой связи прежде, чем перейти к анализу

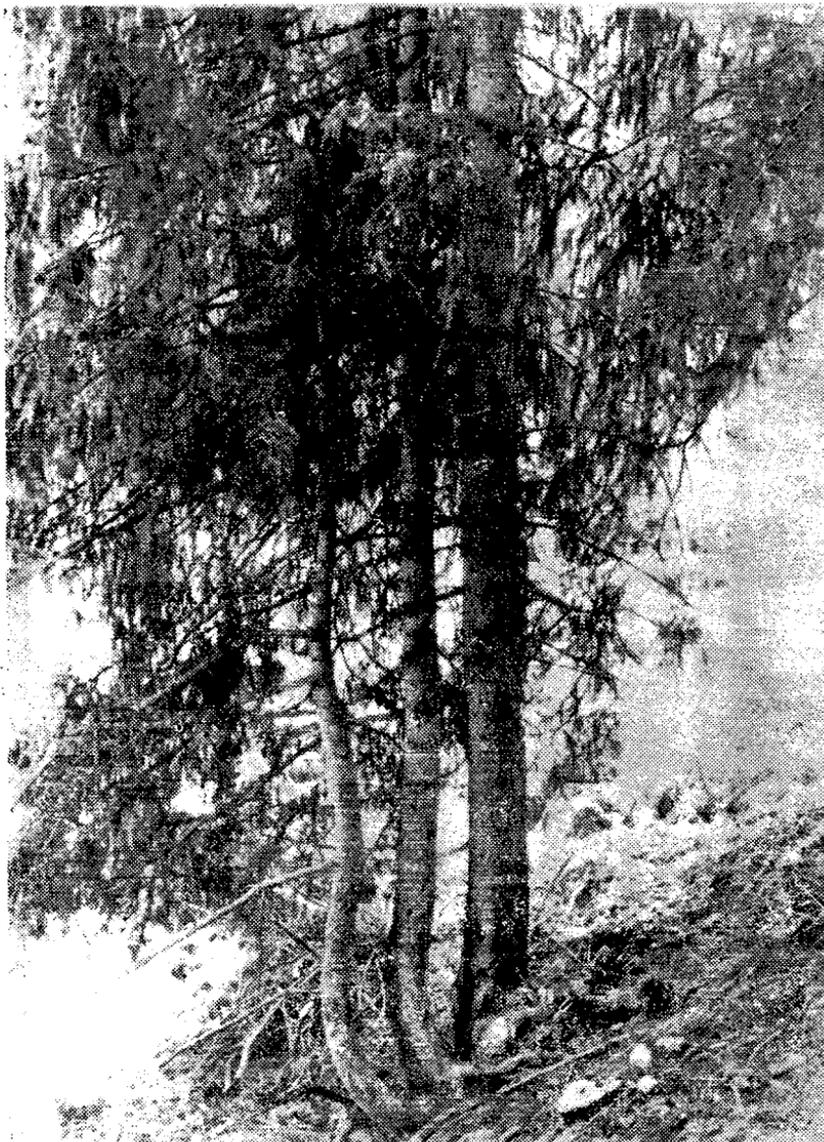


Рис. 60. Перераспределение стволовой массы деревьев ели (возраст 62 года) сросшихся корневой шейкой

и обсуждению материалов, кратко рассмотрим основные закономерности роста одного индивидуума.

Ствол любого дерева, обладающего интенсивным ростом, ингибирующе действует на боковые ветви, придавая им гори-

зонтальное положение. Удаление части главной оси влечет за собой изменение направления роста боковых ветвей на вертикальное или возникновение новых побегов, заменяющих удаленную часть дерева. В этом случае, если изменившие направление ветви одинаковы по своей жизненности, то дальнейший рост их протекает одинаково. Если же одной из ветвей удается занять господствующее положение, то ее рост ускоряется, в то время как отставшие ветви прирастают очень незначительно.

Эти же закономерности оказались справедливы и при анализе сростания не только двух, но и нескольких деревьев. Рассмотрим рисунок 60 и таблицу 39. Наиболее развитое де-

Т а б л и ц а 39. Таксационная характеристика трех сросшихся деревьев ели (см. рис. 60)

Деревья	Высота ствола, м	Диаметр ствола (1,3 м от почвы), см	Диаметр проекции кроны, м	Расстояние до живых сучьев от почвы
А	23,5	28,8	4,4	1,25
Б	20,2	20,2	5,8	0,86
В	5,0	13,6	7,4	1,19

рево А действует угнетающе на своего соседа Б. Это влияние накапливается, и третье дерево В еще сильнее отстает в росте. Поэтому можно заключить, что сростание стволов для части компонентов может сказаться отрицательно.

Кроме чисто физиологического здесь проявляется и эдифицирующее влияние наиболее развитого из сросшихся деревьев. Поскольку неравноценные сросшиеся деревья располагаются в непосредственной близости друг от друга, то, как правило, крона одного из них развивается однобоко. Такое неравномерное расположение ветвей связано с уменьшением ассимиляционного аппарата. Это в свою очередь тормозит развитие корневой системы, формирование которой и так происходит в гораздо худших условиях вследствие конкуренции корней. В результате одновременное интенсивное нарастание продуктивной массы у неравноценных сросшихся деревьев становится невозможным.

Перераспределение корневого питания между сросшимися стволами направлено в сторону улучшения условий для преобладающего в росте дерева. На определенном этапе роста и развития это преобладание становится столь существенно, что дальнейший рост угнетенного дерева подавляется. Из-за корреляции между наземными и подземными органами растений

корневая система угнетенного дерева незначительна по размерам. Интенсивность же роста господствующих в срастании деревьев равноценна наблюдаемой у контрольных.

### Средообразующая роль

Исследования специфики распределения живого напочвенного покрова и почв ельников Тянь-Шаня были начаты еще И. Г. Серебряковым (1945), Б. А. Быковым (1950) и Л. Н. Соколовым (1959, 1963). При этом внимание было сосредоточено на роли обособленных деревьев. Эти авторы показали, что в пределах влияния относительно обособленных взрослых деревьев в парковых типах лесов травяной покров распределяется неравномерно, в виде нескольких концентрических колец, отличающихся составом и фенологическим состоянием видов.

Рассмотренные выше особенности формирования элементарных групп деревьев позволяют расценивать последние как функционально и морфологически целостные единицы пространственной структуры древостоев. В связи с этим возникает необходимость проанализировать роль элементарных групп в формировании живого напочвенного покрова и среды леса. Исследования выполнялись в Центрально-Зайлийском лесорастительном районе (ущелье р. Правый Талгар, Алма-Атинский заповедник) с 1968 по 1969 г. В качестве основных объектов были выбраны ельники травяно-мшистые (1900 м над ур. м.) и арчовые субальпийские (2400 м над ур. м.), наиболее контрастно различающиеся по характеру пространственной структуры древостоев, живому напочвенному покрову, почвам и условиям обитания. Например, по средним многолетним данным рядом расположенных метеостанций, температура воздуха в течение всего вегетационного периода на высоте 2400 м была значительно ниже (на 2,6°), чем на отметке 1900 м. Осадков в течение апреля, мая и июня на высоте 1900 м выпадает больше, чем на 2400 м, а в июле, августе и сентябре — меньше. Эти отличия климатических факторов определяют характер пространственного строения еловых древостоев и особенности формирования травяного покрова в лесных сообществах.

Пробная площадь, представляющая ельник травяно-мшистый, располагалась на высоте 1900 м над ур. м. Склон крутизной 37°, азимутом 10°. Древостой V класса возраста; высота — 21,4 м, средний диаметр — 27,3 см. В ельнике травяно-мшистом элементарные группы ели занимали 48% площади. Размещаются они густо (56 шт/га), вследствие чего границы соседних

групп часто контактируют; 27% площади занимают кустарники (жимолость, шиповник) и лишь 25% — участки луга.

Пробная площадь, представляющая ельник арчовый субальпийский, располагалась на высоте 2400 м над ур. м. Склон северный, крутизной 30°. Древостой V класса возраста, высота — 17,1 м, средний диаметр — 29,6 см. В ельнике арчовом субальпийском элементарные группы елей занимают 20% площади. Они размещаются далеко друг от друга (33 шт/га) и взаимовлияние между соседними группами невелико. Травостой занимает здесь 77,3% площади, около 3% приходится на туркестанский можжевельник.

Нами учитывалось количество элементарных групп ели на единицу площади, обмерялись их высота, проекция. Затем подбирались элементарные группы на различных фазах формирования. Растительность в пределах каждой из них картировалась и обмерялась.

С учетом особенностей формирования напочвенного покрова, выявившихся при изучении, оказалось целесообразным вместо ранее предложенного в литературе термина «растительное кольцо» использовать термин «микрizona». Для сформировавшихся взрослых элементарных групп ели распределение растительного покрова по микрizonaм, или растительным кольцам (выделенным Л. Н. Соболевым вокруг относительно обособленных взрослых деревьев), находится в следующем соотношении.

Мертвопокровная микрizona соответствует IV кольцу; сциофитная (от греч. *scio* — покрываю тенью) микрizona — III растительному кольцу; гемисциофитная (от греч. *hemi* — полу-) микрizona соответствует II растительному кольцу. Как показали наблюдения, в отдельном описании I растительного кольца и растительности лесных прогалин, полей (лугов) нет необходимости, поскольку статистически большинство характеризующих их показателей не различается. Такое же заключение можно сделать на основании материалов Л. Н. Соболева (1963). Поэтому выделенные микризоны сравнивались с растительностью луга.

Описание травяной растительности по микрizonaм проводили через каждые 10 дней. Определяли проективное покрытие (общее и по видам — сеткой Л. Г. Раменского), высоту и фенологическое состояние основных видов. В конце вегетации для ряда видов учитывали численность особей (10 повторностей на вариант при размере учетных площадок 0,1 м<sup>2</sup>).

В июле в пределах выделенных микризон на уровне 20 см от поверхности почвы с помощью термографов и гигрографов изучали режимы температуры и влажности воздуха. В ясные дни над травостоем (60 см от почвы) пиранометром измеряли

интенсивность суммарной, прямой, рассеянной и отраженной радиации. С помощью осадкомеров Третьякова учитывали количество дождевых осадков. Приборы устанавливали на поверхности почвы в средней части микрозон по профилю от центра элементарной группы деревьев к ее периферии (югу).

Исследованиями выявлено, что формирование микрозон в элементарных группах существенно зависит от их возраста. В группах до 20 лет в обоих исследуемых типах леса отдельные экземпляры самосева располагаются обычно на расстоянии 2—3 м друг от друга. Диаметр проекции кроны не превышает 60 см (рис. 61, а). Елочки развиваются на уровне травостоя и, будучи несомкнутыми, не оказывают существенного влияния на окружающую травянистую растительность. Дифференциации микрозон здесь еще не происходит.

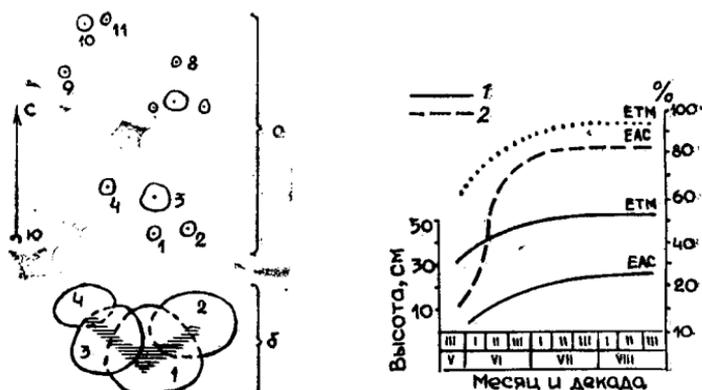


Рис. 61. Схема фрагментов элементарных групп ели 20 (а) и 30 лет (б). Ельник травяно-мшистый. Кружок и точка — соответственно проекция кроны и положение ствола; заштрихована сциофитная микрозона

Рис. 62. Динамика высоты (1) и проективного покрытия (2, штрих-пунктирная линия) травостоя в местах поселения ели (1969 г.)

По данным динамики средней высоты и проективного покрытия травостоя в местах поселения самосева (рис. 62), скорость увеличения средней высоты травостоя в исследованных типах леса почти одинакова. Однако в ельнике травяно-мшистом рост травостоя начинается значительно раньше и к концу вегетационного периода средняя высота травяного покрова в два раза больше, чем в ельнике арчовом субальпийском. Увеличение проективного покрытия травостоя в ельнике арчовом субальпийском по сравнению с травяно-мшистым происходит интенсивнее, в более сжатые сроки, главным образом в июне. К концу первой декады июля проективное покрытие травостоя в обоих типах леса достигает максимума.

В конце фазы скопления особей (к 20—30 годам) внутри групп самосева ели диаметры крон достигают 1—2 м, отдельные елочки начинают смыкаться. С началом смыкания крон дифференцируется сциофитная микрозона (см. рис. 61,б), которая обычно приурочена к околоствольной части деревьев. Мертвопокровная микрозона в этот период под самосевом не встречается, а гемисциофитная встречается редко. Конфигурация дифференцирующихся микрозон еще не имеет правильной формы.

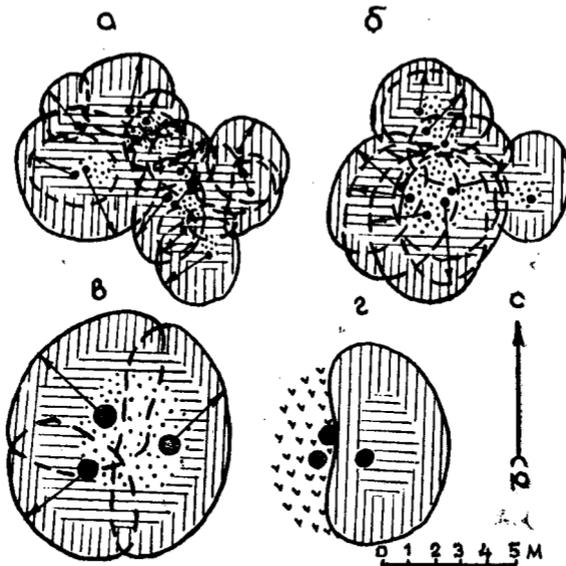


Рис. 63. План еловых парцелл, формирующихся с участием элементарных групп деревьев. В фазе становления границ — а (ельник травяно-мшистый ЕТМ), б (ельник арчовый субальпийский); в фазе устойчивого роста и развития — в (ЕТМ); в фазе разрушения — г (ЕТМ); :: — мертвопокровная микрозона; ≡ — сциофитная; ||| — гемисциофитная; vvv — злаковый луг; ♂ — положение ствола и проекция кроны

Интересно, что в ельнике арчовом субальпийском, даже на рассматриваемом этапе формирования элементарных групп ели, гемисциофитная микрозона (если таковая имеется) выделяется особенно четко в ранневесенний период. Например, к 27 мая средняя высота травостоя гемисциофитной микрозоны уже достигала  $5,4 \pm 0,7$  см, а на окружающем лугу она равнялась всего лишь  $2,8 \pm 0,1$  см. Величина проективного покрытия в это же время соответственно достигала  $29,6 \pm 0,1$  и  $11,5 \pm 0,3\%$ .

Разница в росте травостоя по высоте в ельниках сохрани-

лась до конца периода вегетации, различия же в проективном покрытии травостоя гемисциофитной микрозоны и луга к концу первой декады июня стали несущественными, что обусловливается еще относительно слабым влиянием кронового полога элементарных групп деревьев.

В целом при смыкании крон самосева (конец фазы скопления) уже резко выражено обеднение видового состава травостоя от периферии к центру элементарной группы. Например, если на лугу в ельнике травяно-мшистом травостой представлен 20 видами, а в ельнике арчовом субальпийском — 22 видами, то в сциофитной микрозоне соответственно насчитывается 6 и 5 видов.

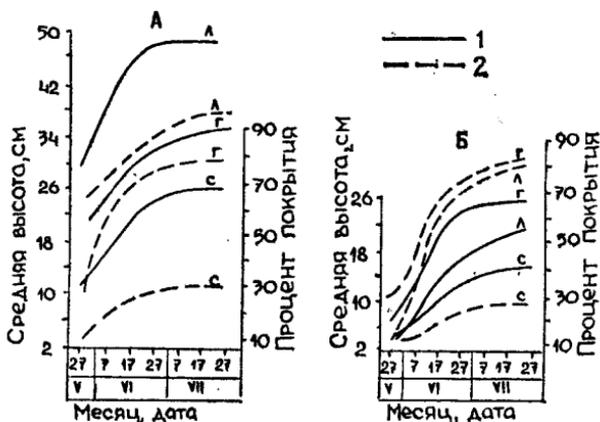


Рис. 64. Динамика высоты (1) и проективного покрытия (2) травостоя по микрозонам еловых парцелл, формирующихся с участием элементарных групп деревьев. Ельники: травяно-мшистый (А) и арчовый субальпийский (Б). Микрозоны: с — сциофитная, г — гемисциофитная; л — луг

В фазе становления границ (от 30—40 до 70—80 лет) кроновый полог элементарных групп деревьев ели смыкается в горизонтальном направлении. Высокая загущенность стволов и ветвей определяет не только интенсивную дифференциацию и отпад деревьев, но и четкую дифференциацию всех типов микрозон. Однако полог крон в вертикальном направлении еще сильно неоднороден по мощности, поэтому для элементарных групп рассматриваемой фазы формирования характерно пятновое размещение мертвопокровной и сциофитной микрозон (рис. 63, а, б). Пятна мертвопокровной микрозоны приурочены главным образом к местам скученного размещения стволов и к околоствольным участкам наиболее крупных елей. Сциофитная микрозона размещается обычно ближе к центральной части элементарной группы, но отдельные ее пятна

могут встречаться около стволов небольших елочек, расположенных в гемисциофитной микрозоне. Конфигурация гемисциофитной микрозоны в целом повторяет контуры проекции периферийных ветвей элементарной группы.

В ельнике травяно-мшистом высота и проективное покрытие травостоя постепенно снижаются в направлении от луга к центру элементарной группы (рис. 64). В ельнике арчовом субальпийском на северном склоне высота и покрытие травяной растительности гемисциофитной микрозоны в течение всего вегетационного периода устойчиво превышают те же показатели травостоя сциофитной микрозоны и луга (см. рис. 64). Эти различия достоверны на 1%-м уровне. Таким образом, в фазе становления границ (при условии относительно обособленного стояния) элементарные группы деревьев уже формируют четко выраженные биогеоценотические парцеллы.

В элементарных группах ели старше 80 лет (в фазе устойчивого роста и развития) отпад деревьев сильно замедляется, древесный полог уже вполне сформирован. Кроны деревьев лучше развиты по периферии группы. Внутри группы, особенно в нижней и средней частях, деревья имеют небольшое количество слаборазвитых, малоохвоенных ветвей. Здесь кроны деревьев-компонентов как бы дополняют друг друга (см. рис. 63). Все виды микрозон формирующейся биогеоценотической парцеллы четко дифференцируются, а конфигурация их близка к концентрической. Взаимопроникновение микрозон в виде пятен и вкраплений одной в другую уже нетипично.

Нарушение целостности кронового полога еловых парцелл, формирующихся с участием элементарных групп деревьев, обычно наблюдается вследствие рубок или естественного отпада деревьев. Прореженная часть полога не восстанавливается за счет оставшихся деревьев, у которых крона с этой стороны остается однобокой, высоко очищенной от сучьев. В результате на открывшемся участке увеличивается количество света и осадков.

В фазе разрушения элементарных групп деревьев кольцеобразность в размещении микрозон нарушается. В прореженном секторе древесного полога гемисциофитная микрозона или отодвигается ближе к центру парцеллы, или вообще исчезает. То же самое происходит и со сциофитной микрозоной. Мертвопокровная микрозона значительно сокращается или совершенно отсутствует (см. рис. 63, 2).

В целом сезонная динамика формирования растительности микрозон на этапе разрушения остается прежней. Определенный интерес представляют лишь осветленные участки, где формируется весьма специфичный травяной покров.

К концу вегетации травостой на лугу в обоих типах ельников выглядит несколько лучше, чем на осветленных участках еловых парцелл. Например, процент покрытия травостоем на лугу в ельнике травяно-мшистом составляет  $94,2 \pm 0,5$ , в ельнике арчовом субальпийском —  $88,5 \pm 0,3$ , а на осветленных участках разрушающихся еловых парцелл (часть деревьев элементарной группы удалена 15—20 лет назад) соответственно равен  $87,4 \pm 1,0$  и  $73,0 \pm 0,1$ . Эта особенность определяется двумя факторами: с одной стороны, недостаточно полным осветлением вырубленной части парцеллы (имеется в виду боковое затенение), с другой — различием видового состава доминирующих растений.

Данные таблицы 40 свидетельствуют, что в ельнике травяно-мшистом на осветленных участках еловых парцелл

Т а б л и ц а 40. Проективное покрытие некоторых доминантных видов на осветленных участках еловых парцелл и окружающем их луге (17.VII 1970 г.), %

Вид	Ельник травяно-мшистый		Ельник арчовый субальпийский	
	Осветленный участок	Луг	Осветленный участок	Луг
<i>Dactylis glomerata</i> L.	43,0	0,7	—	—
<i>Festuca rubra</i> L.	—	—	28,8	2,5
<i>Geranium collinum</i> Steph.	15,0	31,0	—	19,0
<i>Aegopodium alpestre</i> Ldb.	20,0	21,0	1,6	—
<i>Alchimilla vulgaris</i> s. l.	1,7	7,4	—	23,0
<i>Ligularia macrophylla</i> D. C.	—	6,0	—	—
<i>Aconitum nemorum</i> M.	—	6,0	—	—
Рор.	—	7,0	—	10,3
<i>Phlomis oreophila</i> K. et K.	—	—	—	11,7
<i>Cicerbita azurea</i> (Ldb.) Beauv.	10,0	13,4	25,0	4,3

доминируют злаки (до 43%), а на луговых — разнотравье (герань, манжетка, бузульник, аконит и пр.). На осветленных участках еловых парцелл ельника арчового субальпийского также доминируют злаки (28%) с активным участием цицербиты. Для луга же здесь наиболее характерны манжетка и герань. Таким образом, на осветленных участках нарушенных еловых парцелл имеют место сукцессионные процессы, ведущие к активной смене тенелюбивого разнотравья злаками и к задернению.

Обобщая приведенные материалы, необходимо отметить, что в обоих изучаемых типах леса особенности динамики границ микрозон весьма сходны, что обусловлено одинаковой

направленностью изменения микроклиматических показателей под пологом элементарных групп деревьев.

Изучение микроклиматического режима на уровне травостоя проводилось в сформировавшихся взрослых элементарных группах ели. В итоге было установлено следующее.

В июле в обоих типах ельников среднесуточная температура воздуха закономерно снижается от центра к периферии элементарной группы (табл. 41), что обусловлено характером ночного распределения температуры, т. е. падением суточной минимальной температуры в том же направлении.

В дневные же часы суточные максимальные температуры от центра к периферии элементарной группы возрастают. Поэтому от центра к периферии группы резко увеличивается амплитуда суточных колебаний температуры воздуха. Например, если в период наблюдений для мертвопокровной микрозоны суточная амплитуда температуры равнялась 6,5—4,4°, то на окружающем лугу она достигала соответственно 10,2—14,2°. Следовательно, летом в направлении от периферии к центру элементарных групп температурный режим становится более умеренным.

Относительная влажность воздуха наибольших величин достигает на луговых участках (см. табл. 41). Возрастание влажности воздуха в направлении от сциофитной микрозоны к периферии элементарной группы сопряжено с увеличением мощности травяного покрова формирующейся биогеоценотической парцеллы, особенностями солнечного нагрева и интенсивности эвапотранспирации. В целом картина дифференциации влажности воздуха по микрозонам выражена более слабо, чем температуры.

Распределение дождевых осадков по микрозонам элементарных групп зависит от ряда факторов: направления роста ветвей у деревьев и их возраста (у молодых деревьев ветки крепятся к стволу под углом вверх, у взрослых — вниз), степени сформированности кроновой части элементарной группы деревьев, продолжительности и интенсивности дождя, размера капель и т. д.

Особенности распределения дождевых осадков могут быть показаны на примере взрослой элементарной группы (рис. 65). При увеличении интенсивности дождя от 0,2 до 1,9 мм/ч количество влаги, проникшей под кроны деревьев, увеличивается в направлении от центра группы к периферии. Это происходит потому, что кроны деревьев задерживают большую часть выпадающих осадков на хвое и ветвях, с которых они вновь испаряются в атмосферу. При высокой интенсивности (2,9 мм/ч) и продолжительности дождя наибольшее количество осадков может выпасть в гемисциофитной микрозоне (по границе

Т а б л и ц а 41. Средняя температура и относительная влажность воздуха в микроразонах еловых парцелл, формирующихся с участием элементарных групп деревьев (1969 г.)

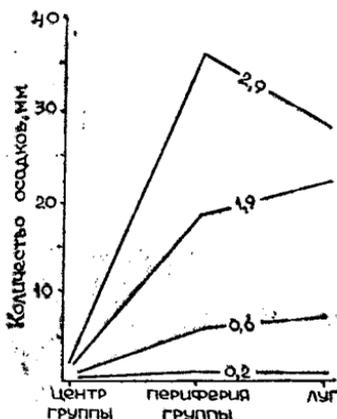
Ельник	Дата	Микроразона	Температура, °С			Среднесуточная амплитуда, °С	Влажность, %
			среднесуточная	максимальная	минимальная		
Травяно-мшистый	30.VI-7.VII	Мертвопокровная	16,8±0,3	20,4±0,4	13,9±0,2	6,5±0,4	68,5±4,2
		Сциофитная	16,3±0,6	20,5±0,2	13,4±0,7	7,1±0,7	64,8±3,3
		Гемисциофитная	15,1±0,8	20,3±1,2	11,4±0,7	8,9±1,4	69,3±3,4
		Луг	14,7±1,1	21,4±1,4	11,2±0,9	10,2±1,7	70,7±3,8
Ардовый субальпийский	7.VII-14.VII	Мертвопокровная	13,8±0,5	16,3±0,6	11,9±0,6	4,4±0,8	80,8±2,1
		Сциофитная	13,4±0,7	16,3±0,8	11,0±0,6	5,3±1,0	75,6±2,3
		Гемисциофитная	11,3±0,7	18,0±1,0	7,4±0,4	10,6±1,0	77,4±3,1
		Луг	10,3±1,0	19,3±2,0	5,1±0,6	14,2±2,1	82,9±3,6

элементарной группы). Мертвопокровная микрizona во всех случаях увлажняется очень слабо.

Продолжительные ливневые дожди в горах Тянь-Шаня гораздо более редки, чем дожди средней интенсивности. Поэтому в целом в период вегетации растений гемисциофитная микрizona получает осадков меньше, чем луг.

Исследования радиационного режима в середине июля во взрослых элементарных группах ели показали, что в обоих типах ельников в направлении от периферии к центру формирующейся еловой парцеллы наблюдается закономерное сни-

Рис. 65. Распределение количества осадков под элементарной группой елей и на лугу при разной интенсивности дождя (в разрыве линии указана интенсивность дождя, мм/ч)



жение всех видов радиации: суммарной, прямой, рассеянной и отраженной (табл. 42). Когда солнце находится в зените, это снижение относительно плавное. Рассеянная радиация задерживается пологом крон в два и даже более раз слабее, чем прямая. Отраженная радиация увеличивается соответственно нарастанию суммарной радиации — от центра к периферии элементарной группы.

В оценке светового режима групп, даже из иных древесных пород, имеется много сходного с нашими результатами. Так, инструментальные наблюдения Т. Wilhelmi (1962) за радиационным режимом в молодых биогруппах дугласовой пихты показали, что при высоте деревьев 6—8 м внутри биогрупп общая радиация равна: на высоте 2,6 м от почвы — около 22—40%, а на высоте 1,3 м — уже 8% от контроля на открытом месте или даже 0. Подобное же снижение освещенности в густых биогруппах деревьев характерно и для сосны. Например, исследованиями В. М. Соловьева (1965) в Припышменских борах Свердловской области установлено, что освещенность внутри биогрупп сосны на высоте 0,2 м от почвы составила

Т а б л и ц а 42. Солнечная радиация, поступающая к микрозонам элементарной группы, % радиации на луговом участке

Местное солнечное время, ч	Микрозона	Радиация			
		суммарная	прямая	рассеянная	отраженная
10	Гемисциофитная	15,4	9,2	61,3	42,3
	Сциофитная	10,2	9,2	22,8	19,2
	Мертвопокровная	5,8	5,6	11,4	5,0
12	Гемисциофитная	32,7	27,7	52,7	84,0
	Сциофитная	21,8	15,8	45,5	70,0
	Мертвопокровная	8,7	4,1	27,3	50,0
14	Гемисциофитная	35,0	30,2	66,5	97,5
	Сциофитная	10,6	8,8	22,5	35,6
	Мертвопокровная	3,5	3,3	12,2	1,9

Т а б л и ц а 43. Численность основных видов растений по микрозонам элементарных групп в травяно-мшистом (1) и субальпийском (2) ельнике (27.VII 1969 г.)

Вид	Сциофитная		Гемисциофитная		Луг	
	1	2	1	2	1	2
	<i>Festuca rubra</i> L.	—	—	9	16	10
<i>Dactylis glomerata</i> L.	—	—	10	—	20	—
<i>Poa angustifolia</i> L.	—	—	15	—	38	—
<i>Poa alpina</i> L.	—	—	—	40	—	101
<i>Geranium collinum</i> Steph.	—	—	10	18	12	45
<i>Geranium robertianum</i> L.	—	—	15	—	17	—
<i>Geranium rectum</i> Trautv.	—	6	—	6	—	30
<i>Alchimilla vulgaris</i> s. I.	—	—	4	17	10	81
<i>Aegopodium alpestre</i> Ldb.	9	—	23	51	20	21
<i>Carum carvi</i> L.	—	13	18	37	10	18
<i>Phlomis oreophilla</i> K. et K.	—	25	—	86	—	24
<i>Cicerbita tianschanica</i> P. et Z.	10	—	20	—	7	—

всего лишь 5,0—7,5% от полного солнечного освещения. В периферийной части биогруппы она закономерно возростала.

Насколько существенно это может влиять на жизнедеятельность самих деревьев элементарной группы, свидетельствуют ранее выполненные эксперименты с освещением приствольных участков взрослых элементарных групп ели, расположенных в Жаланаш-Чиликском лесорастительном районе в условиях малотеплообеспеченного субальпийского пояса (Проскураков, 1965). Как выяснилось, освещение (путем обрезки 2—3 нижних мутовок ветвей) вызвало здесь существенное (до 20° и более) повышение температуры корнеобитаемых слоев почвы под элементарными группами. В связи

с этим резко повысилась жизнедеятельность подопытных деревьев и более чем вдвое возросла урожайность шишек.

Таким образом, под пологом еловых парцелл, формирующихся с участием элементарных групп деревьев, наблюдается весьма существенная дифференциация микроклиматической обстановки, определяемая вертикальной мощностью крон деревьев и их горизонтальной сомкнутостью — параметрами, которые в свою очередь обуславливаются возрастным состоянием и взаимоотношениями деревьев в группе. В результате эффект влияния элементарных групп деревьев на формирование травяного покрова в разных типах леса до некоторой степени идентичен. Это подтверждается не только описанным выше сходством динамики границ микрозон в зависимости от возрастной фазы формирования групп, но и распределением доминантов травяного покрова, их фенологическими особенностями, показателями роста и пр.

Таблица 43 характеризует приуроченность видов напочвенного покрова к определенным световым условиям микрозон. Более светолюбивые виды увеличивают численность в направлении периферии биогеоценотической парцеллы, формирующейся с участием элементарной группы. Особенно резко увеличение численности этих видов от гемисциофитной микрозоны к лугу наблюдается в верхнем высотном еловом подпоясе (в 2—5 раз). Относительно теневыносливые, но ценоцически более слабые виды (цицербита, зопник, тмин, сныть) характеризуются высокой численностью в гемисциофитной микрозоне. В сциофитной микрозоне количество растений резко снижается и ряд видов вообще отсутствует (рис. 66).

Наряду со светом на формирование травяного покрова существенно влияет распределение осадков. Так, отсутствие травостоя в мертвопокровной микрозоне обуславливается не только недостатком света, но и влаги, хотя температурный режим здесь благоприятен для растений. С другой стороны, лучшее развитие травостоя гемисциофитной микрозоны в ельнике арчовом субальпийском на северном склоне определяется характером распределения снегового покрова и оттаивания почвы в ранневесенний период. На склонах северной экспозиции у верхних границ леса мощность снегового покрова в силу их меньшего радиационного прогрева наибольшая. Поэтому сход снега и оттаивание почвы лесных полян и прогалин сильно задерживается, иногда до конца первой декады июня. Лишь под прикрытием элементарных групп деревьев накапливается сравнительно небольшое количество снеговых осадков, быстро стаивающих с началом весеннего потепления. В этих условиях особые преимущества для растений создаются в гемисциофитной микрозоне, прогреваемой лучами солнца значительно

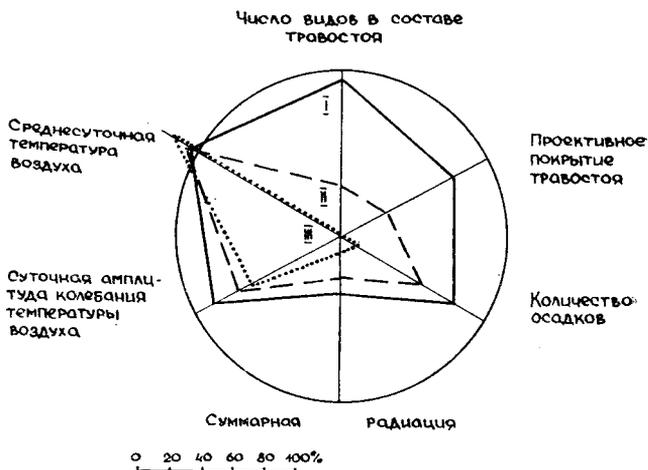


Рис. 66. Характеристика гемисциофитной (I), сциофитной (II) и мертвопокровной (III) микрозон по отношению к лугу. Данные по лугу приняты за 100% и приравнены к радиусу круга

лучше сциофитной и в то же время имеющей незначительный по сравнению с лугом снеговой покров.

По наблюдениям 1969 г., к 27 мая почва гемисциофитной микрозоны элементарных групп северного склона ельника арчового субальпийского оттаяла на всю глубину корнеобитаемого слоя. Рядом же, на лугу, почва оттаяла всего на глубину 1—2 см, а в центре больших прогалин и полян еще лежал снег мощностью 0,5—1 м. В результате в гемисциофитной микрозоне формирующихся еловых парцелл некоторые виды трав уже зацвели, а на лугу рост травостоя только начинался.

Указанные различия в формировании растительности микрозон могут быть иллюстрированы данными роста и развития таких широко распространенных на Тянь-Шане видов, как *Geranium collinum* Steph. и *Aegopodium alpestre* Ldb. В ельнике травяно-мшистом для роста и развития герани холмовой и сныти наиболее благоприятны условия луга. Здесь эти растения достигают максимальной высоты, довольно рано бутонизируют и зацветают. В гемисциофитной микрозоне наблюдается существенный сдвиг фенофаз (на 10—15 дней позже) и резкое снижение прироста в высоту. В сциофитной микрозоне герань совсем выпадает из состава травостоя, а сныть, значительно отставая в росте, в течение всего лета даже не зацветает. В ельнике арчовом субальпийском на северном склоне условия для роста и развития герани и сныти наиболее благо-

приятны в гемисциофитной микрозоне. Очень наглядно это видно на примере сныти, которая на лугу в течение всего лета остается в вегетирующем состоянии. В сциофитной микрозоне оба вида отсутствуют.

В пределах этих же абсолютных высот (2400—2500 м), но на лучше прогреваемых склонах восточной и западной экспозиций снеговой покров невелик и успевает сойти с началом общего весеннего потепления. Быстрое повсеместное оттаивание и прогрев верхних слоев почвы определяет здесь такой же характер формирования травостоя, как и в нижних высотных поясах.

В качестве примеров рассмотрим описания еловых парцелл, формирующихся с участием элементарных групп на восточном и западном склонах.

**Западный склон.** Высота 2400 м над ур. м. Азимут склона 300°, крутизна 35°. Общее число деревьев ели в элементарной группе — 4, из них господствующих — 2. Средний возраст 95 лет, средняя высота — 19 м, средний диаметр проекции группы — 10 м.

**Восточный склон.** Высота 2400 м над ур. м. Азимут склона — 60°, крутизна — 40°. Общее число деревьев в элементарной группе — 5, из них господствующих — 1. Средний возраст — 90 лет, средняя высота — 20 м, средний диаметр проекции группы — 10,5 м.

Показатели роста травостоя еловых парцелл обоих ельников постепенно снижаются в направлении от луга к сциофитной микрозоне (табл. 44). Гемисциофитная микрозона на склонах восточной и западной ориентации (сравним с северной) не характеризуется лучшим по сравнению с лугом травостоем.

Изменения микроклимата, состава растительности и характера распределения частей растений в сфере влияния элементарных групп деревьев ведут к закономерным изменениям почв, которые определяются уже к моменту завершения фазы становления границ элементарной группы. В фазе же устойчивого роста и развития групп деревьев изменения почвенного покрова, как и напочвенного, в пределах относительно обособленных групп деревьев приобретают закономерно концентрический характер.

Особенности изменений в почве рассмотрим на примере элементарной группы елей, расположенной относительно обособленно на абсолютной высоте 1900 м над ур. м. в ельнике травяно-мшистом. Склон северо-западный, крутизной 25°. Средний возраст деревьев — 70 лет, средняя высота — 23 м, средний диаметр на высоте 1,3 м — 25 см. По основанию проекции кронового полога размеры группы составляли: в на-

Т а б л и ц а 44. Характеристика травостоя еловых парцелл, формирующихся с участием элементарных групп деревьев ели (24.VII 1969 г.)

Микрозона	Проективное покрытие, %										Средняя высота, см
	Общее	<i>Geranium collinum</i> Steph.	<i>Aconitum leucostomum</i> Wor.	<i>Alchimilla vulgaris</i> s.I.	<i>Phlomis oreophila</i> K.et.K.	<i>Festuca rubra</i> L.	<i>Cicerbita azurea</i> (Ldb.) Bcauv.	<i>Aegopodium alpestre</i> Ldb.	<i>Carum carvi</i> L.	<i>Trollius dschungaricus</i> Rgl.	
Западный склон											
Сциофитная	25	—	—	—	—	—	20	3	2	—	20
Гемисциофитная	90	30	10	10	20	5	—	3	5	10	38
Луг	90	30	10	10	20	5	—	3	10	10	40
Восточный склон											
Сциофитная	30	—	—	—	—	—	10	10	—	10	20
Гемисциофитная	60	30	—	5	—	—	7	15	—	3	30
Луг	70	30	—	20	—	10	—	5	—	5	35

правлении с востока на запад — 6 м, с севера на юг — 7,5 м. Почвенный разрез закладывался от центра группы на запад в виде траншеи, которая заканчивалась на участке луга за пределами группы. Характер распределения и видовой состав живого напочвенного покрова в сфере влияния группы и на лугу были сходны с рассмотренными выше.

Приведем характеристику состояния почвы по горизонтам.

В центре группы:

0—10 см — лесная подстилка из полуразложившегося опада хвои и веток;

10—20 см — светло-серый, сухой, зернистой структуры суглинок;

20—30 см — коричневый, сухой зернистой структуры суглинок, кончается на границе кронового полога группы;

30—40 см — светло-коричневый, мелкокомковатой структуры суглинок, переход резкий;

40—66 см — коричневый, плотный, ореховатой структуры суглинок;

66—100 см — лёссовидный суглинок.

На границе кронового полога:

0—2 см — дернина;

2—20 см — темно-коричневый, почти черный, сухой, зернистой структуры суглинок;

20—45 см — темно-коричневый, мелкокомковатой структуры суглинок, переход резкий;

45—60 см — темно-коричневый, ореховато-комковатой структуры суглинок;

60—86 см — светло-коричневый, влажный, глыбистокомковатой структуры суглинок;

86—100 см — лёссовидный суглинок.

Участок луга (в 2 м от края группы):

0—8 см — дернина;

8—22 см — темно-коричневый, почти черный, сухой, зернистой структуры суглинок;

22—41 см — светло-коричневый, сухой, мелкокомковатой структуры суглинок, переход резкий;

41—97 см — коричневый, сухой, ореховатой структуры суглинок;

97—120 см — лёссовидный суглинок.

Как свидетельствует характеристика профилей, наиболее активно гумус накапливается на границе кронового полога группы деревьев. Следы гумуса здесь обнаруживаются на большой глубине. Внутри группы наличие мощной лесной подстилки свидетельствует о замедленном процессе разложения опада, но в то же время и о потенциальном богатстве верхнего горизонта элементами минерального питания. В целом же,

всего на расстоянии каких-нибудь 2—3 м в результате наблюдаемой специфики микроклимата и распределения растений образуется целая гамма переходов от типично луговых к типично лесным почвам.

Сказанное подтверждается химическими анализами почв (рис. 67), по результатам которых можно отметить следующее.

При относительно обособленном стоянии элементарной группы деревьев процесс накопления гумуса в почве наиболее активен на периферии объединенного кронового полога (рис. 67, а). Здесь это связывается как с высокой активностью луговой и древесной растительности, так и с умеренным характером микроклимата и оптимальным режимом увлажнения почвы за счет дополнительных осадков, стекающих с крон.

Содержание азота в верхних горизонтах почвы (0—20 см) выше на луговом участке, где густо залегает основная масса корней травянистых растений. С увеличением глубины горизонтов содержание азота увеличивается по границе кронового полога элементарной группы (рис. 67, б). Это связано с совместным присутствием здесь большого количества корней ели и травянистых видов.

Распределение фосфора и калия характеризуется в целом сходной картиной их содержания по горизонтам почвы под кронами и по границе элементарной группы (рис. 67, б, в). В пределах конфигурации элементарной группы деревьев их поглощение активнее идет в нижележащих горизонтах, где расположена основная масса корней деревьев. Однако на лугу эти элементы наиболее активно потребляются растениями в верхних, наиболее насыщенных корнями, горизонтах.

Результаты наших исследований в целом согласуются с более ранними данными авторов, рассматривавших картину разнообразия почв темнохвойных лесов Тянь-Шаня в генеральном плане. Вместе с тем они дают возможность глубже понять пространственное разнообразие почв в горном лесу, показывая, что большая часть разнообразия и пестроты почвенного покрова в лесном биоценозе находит объяснение при его рассмотрении с учетом роли элементарных групп. Становится ясно, что именно совместное влияние всех особей элементарной группы деревьев, а не отдельных ее компонентов дает эффект закономерного и устойчивого изменения почвенного покрова. Последний можно сравнить с создаваемыми относительно обособленными особями (Соболев, 1959, 1963). Но влияние элементарных групп сказывается значительно быстрее, интенсивнее и на большей площади именно в силу того, что в трансформации почвенного покрова участвуют многие особи.

Таким образом, элементарные группы деревьев могут яв-

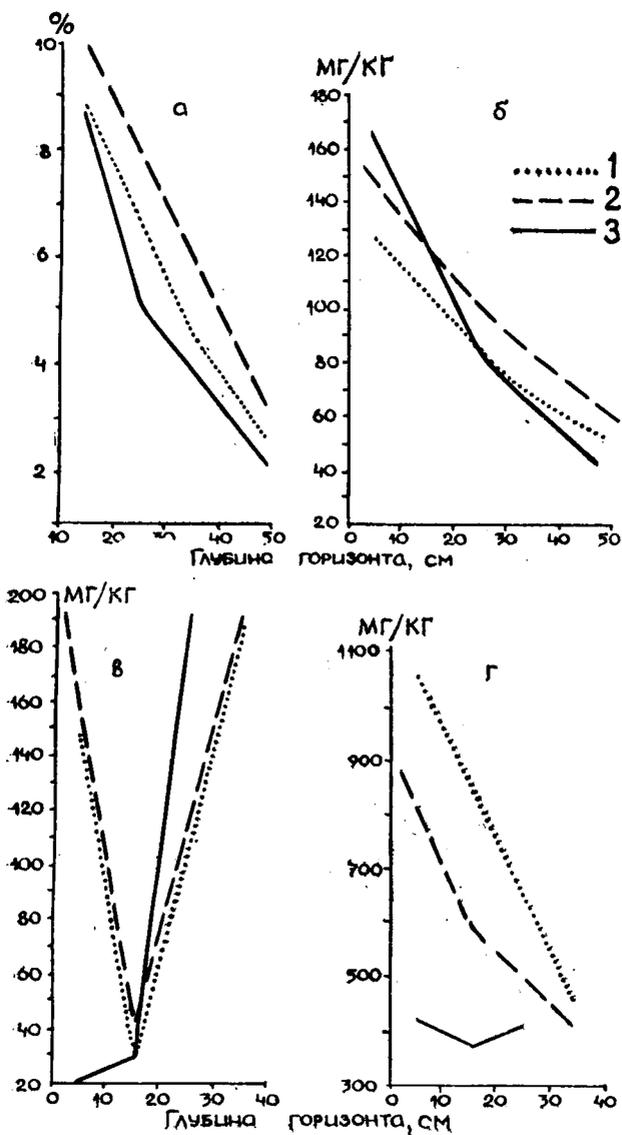


Рис. 67. Изменение общего содержания гумуса (а), азота (б), фосфора (в) и калия (г) в зависимости от глубины горизонтов почвы и положения почвенного разреза. Место разреза: 1 — в центре группы; 2 — по границе проекции; 3 — за пределами проекции группы

ляться основным компонентом фитоэлемента биогеоценологических парцелл. Формирующиеся при этом индивидуумы парцелл имеют четкие пространственные границы как по травяному покрову, так и по древесному ярусу. Характер изменения травяного покрова лесных биоценозов определяется возрастными параметрами элементарных групп деревьев. В зависимости от возрастного нарастания эдифицирующей мощности элементарных групп деревьев под их пологом выделяются микрозоны: мертвопокровная, сциофитная, гемисциофитная.

На этапе поселения елового самосева микрозоны не дифференцируются. С началом смыкания крон (к концу фазы скопления особей в группах) отмечается появление фрагментов сциофитной и гемисциофитной микрозон, приуроченных к участкам смыкающихся елочек. В фазе становления границ элементарных групп деревьев характерно пятновое размещение микрозон. Наблюдаются случаи вкрапления мертвопокровной микрозоны в сциофитную, сциофитной — в гемисциофитную.

В парцеллах со взрослыми элементарными группами деревьев конфигурация микрозоны, как правило, приобретает форму, близкую к концентрической. Мертвопокровная микрозона располагается в центре парцеллы, сциофитная и гемисциофитная — ближе к периферии.

Характер формирования травостоя в парцеллах существенно регулируется микроклиматическим режимом. Основную роль играют количество поступающих к микрозонам дождевых осадков и света. На северных склонах верхнего елового подпояса рост и развитие травостоя зависят от особенностей распределения снеговых осадков, специфики весеннего стаивания снега и прогрева почвы. С изменением ориентации склонов на восток и запад влияние этих дополнительных факторов становится незначительным.

В целом в формировании микроклимата леса, в распределении видов живого напочвенного покрова, в регулировании их жизненного состояния, а также в отношении тесноты связей между особями лесообразующих пород основная организующая роль принадлежит элементарным группам и вместе с тем обособленно растущим деревьям.

Специфическое воздействие элементарных групп на микроклимат, напочвенный покров и почвы обуславливает постоянство среды леса, упорядоченность динамики их изменчивости в зависимости от фазового состояния элементарных групп и их взаимодействия в лесу. Даже при условии отличающихся режимов климатообразующих факторов и видового состава растений различных типов леса сходство закономерностей в

формировании микрозон обусловлено одинаковой направленностью эдифицирующего влияния элементарных групп.

Роль относительно обособленных деревьев в лесу подробно обсуждалась в литературе (Серебряков, 1945; Быков, 1950; Соболев, 1963; Кожевникова, 1976 и др.). Результаты наших исследований дополняют эти наблюдения и позволяют глубже понять картину пространственной структуры горного лесного сообщества. Как можно было убедиться, элементарные группы лесобразующих пород определяют закономерности изменения климата и напочвенного покрова, сходные с теми, которые создаются относительно обособленными деревьями. Но при этом они формируют лесную обстановку значительно быстрее вследствие интеграции эдифицирующего влияния составляющих их особей и наиболее полного проявления признака ускорения роста деревьев в загущениях.

### **Соотношение с другими единицами пространственной структуры. Значение понятия об элементарной группе деревьев**

В соответствии с целями и задачами анализа лесных сообществ предлагалось выделять различные единицы их пространственной структуры. Из их числа, как свидетельствует недавно опубликованная фундаментальная сводка «Полевая геоботаника» (1976, т. 5), наиболее широко известны следующие: биогруппа деревьев; микрогруппировка (или синузия, по В. Н. Сукачеву); ценочайка; древесная часть биогеоценотической парцеллы.

В чем отличие предложенного в данной работе понятия об элементарных группах деревьев от ранее известных? Прежде чем рассмотреть этот вопрос, вначале кратко подытожим основные отличительные особенности элементарной группы.

Как можно было убедиться, каждая элементарная группа имеет свой индивидуальный цикл формирования внутренних связей и этим как целостное образование отличается от соседних групп. Начиная с момента смыкания крон в группе тесно-на внутренних связях стремится к предельным величинам и сохраняется на высоком уровне в течение всего индивидуального цикла формирования элементарной группы. Следствием тесных связей внутри группы являются как антагонистические, так и приспособительные реакции особей, в результате чего элементарная группа складывается как далее неделимая ячейка древостоя. В тесной зависимости от динамики и харак-

тера связей внутри группы каждая элементарная группа окончательно оформляется в фазе становления границ, охватывающей период так называемого большого роста деревьев.

Главной движущей силой острых конкурентных и приспособительных взаимодействий в фазе становления границ элементарной группы является биологически обусловленный быстрый рост особей лесообразующей породы. Ускорение роста у лесообразующих пород носит кратковременный характер (в течение нескольких десятков лет). Вслед за прекращением периода интенсивного роста в элементарной группе наступает качественно новый этап формирования, который характеризуется преобладанием неантагонистических, приспособительных взаимодействий. Элементарная группа вступает в фазу устойчивого роста и развития, но и в данной фазе ее ядро составляют особи, отобранные и скоррелированные в фазе становления границ. Поэтому увеличения размеров элементарной группы (за счет присоединения к ней окружающих деревьев) после завершения фазы становления границ уже не происходит.

Завершившие фазу становления границ, даже близко расположенные, элементарные группы имеют свою индивидуальную историю формирования, свою целостность, свою общность внутренних связей между составляющими особями, и на этих основаниях должны рассматриваться как объекты преемственного воздействия и изучения.

Наши выводы подтверждаются данными многих исследователей. А. П. Сляднев (1952) на примере сосняков Брянского лесного массива установил факт сближенного (по 2—3 особи) произрастания до возраста спелости господствующих деревьев в биогруппах; им приведены доказательства взаимоприспособления деревьев в группах (срастания корней и стволов). В работах А. А. Макаренко (1965), А. А. Макаренко, Н. Т. Смирнова (1973) выявлено, что в процессе формирования и роста древостоев большинство деревьев сохраняет свое положение в биогруппах и не меняет его с возрастом. Эти результаты были позже подтверждены наблюдениями Е. Н. Науменко и Т. С. Смогуновой (1975). Сюда же можно отнести и ранее доказанный А. А. Макаренко (1964) на большом фактическом материале вывод о том, что в естественных и искусственных древостоях срастание корней встречается в 80% биогрупп. Это подтверждает распространенность приспособительных взаимодействий в группах.

Сделанные в данной работе выводы подтверждаются также и установленными Г. Р. Эйтингеном (1950) фактами сохранения неизменным кратчайшего расстояния между господствующими деревьями в группе. Наконец, в этой же связи

целесообразно отметить упомянутые целым рядом исследователей (Сляднев, 1952; Лесков, 1956; Афанасьев, 1963; Макаренко, Смирнов, 1973; Маслаков, 1973 и др.) факты теснейшей корреляции, взаимосвязанности основных таксационных показателей групп деревьев, величина которой измерялась коэффициентом корреляции, близким к 100%, т. е. была почти функциональной. Причем в числе столь тесно связанных параметров сомкнутых групп оказались: густота стояния деревьев, проекция крон, средний диаметр, средняя высота, средняя протяженность кроны, расстояние между деревьями в группе и др. Приведенный выше перечень можно продолжить и далее.

Основываясь на всех сделанных выше выводах и результатах наблюдений, можно дать следующее определение элементарной группы. Элементарные группы — небольшие локальные группы деревьев, объединенные в период большого роста циклом тесных конкурентных и приспособительных взаимодействий в пространственно, функционально и во времени целостные ячейки древостоя.

**Элементарная группа и биогруппа деревьев.** Главный отличительный признак, по которому лесоводами выделяются биогруппы — признак густого стояния деревьев. Биогруппа деревьев — понятие, раскрывающее морфологическую структуру древостоя. С увеличением возраста древостоя из-за разрастания крон периферийных деревьев биогруппы обычно смыкаются между собой или с отдельно стоящими деревьями. В результате биогруппы укрупняются, меняется их конфигурация. Процесс изменения границ и размеров биогрупп в лесу идет постоянно (Сляднев, 1952; Макаренко, Смирнов, 1973 и др.).

Однако высокая густота стояния деревьев в элементарных группах — лишь один из признаков для их выделения. Наряду с ним обязательным отличительным признаком элементарной группы является *общность* цикла тесных конкурентных и приспособительных взаимодействий в период большого роста у деревьев элементарных групп. Отсюда вытекает, что элементарные группы выделяются также по признаку функциональной, а не только морфологической целостности и обособленности.

Размеры элементарной группы как коллектива особей определяются уже по завершении конкурентных взаимодействий, так как период интенсивного роста и связанная с ним длительность острых конкурентных взаимодействий ограничены биологическими свойствами лесобразующих пород. В силу обусловленности функциональных границ элементарная группа не может непрерывно изменять свои размеры за счет при-

соединения к ней деревьев после завершения периода большого роста, как это происходит с био группой. В случае смыкания крон соседствующих элементарных групп после завершения в них острых конкурентных взаимодействий каждая из них уже имеет свою историю формирования, свой цикл развития и функциональную обособленность. Полное совпадение пространственных границ элементарной группы и био группы в лесу имеет место главным образом в момент завершения периода большого роста деревьев или при обособленном положении групп в лесу. Поэтому все накопленные в литературе сведения по био группам можно с полным основанием применить и к элементарным группам, пока их возраст не превышает фазы становления границ элементарной группы.

Следовательно, как единицы, раскрывающие в основном морфоструктуру древостоев, био группы отличаются от элементарных групп, которые представляют собой части древостоя, выделяющиеся не только высокой густотой стояния деревьев, но и динамикой, характером и историей внутренних взаимодействий.

**Элементарная группа и микрогруппировка.** Под микрогруппировкой (Ярошенко, 1969), или синузией (в объеме определения В. Н. Сукачева), понимается «группа растений, обособленная территориально, пространственно, флористически, экологически и фитоценоотически, обладающая своей особой экологической средой (фитоценосредой) и приуроченная к особой экологической нише» (цит. по А. А. Корчагину, 1976, с. 154). Например, в еловом лесу может быть выделена микрогруппировка с разреженным пологом ели или микрогруппировка со сплошным пологом ели. Микрогруппировка — эколого-морфолого-фитоценоотическое понятие. При ее выделении наличие предельно тесных конкурентных и приспособительных взаимодействий не считается обязательным условием. К главным признакам микрогруппировок относится их пространственная, флористическая и экологическая обособленность в момент обследования, а не во времени. В отличие от этого к числу основных признаков элементарной группы относится ее обособленность по характеру конкурентных и приспособительных взаимодействий как в пространстве, так и во времени. В связи с этим элементарная группа может быть частью микрогруппировки или же вовсе отсутствовать в ней, когда она образована разреженной частью древостоя. Микрогруппировка во времени может изменять свои границы, тогда как элементарная группа сохраняет их и располагаясь внутри микрогруппировок.

**Элементарная группа и ценочайка.** Под ценочайкой понимается любая группа растений, в которой центральная особь связана с другими окружающими ее особями непосредствен-

ными пищевыми взаимодействиями. Ценоячейки выделяются исключительно по функциональным, а не морфологическим признакам (Ипатов, 1970б). В древостое, например, центром ценбячейки может быть любое дерево. Следовательно, ценоячейки взаимоперекрывают друг друга, взаимоналагаются или даже совмещаются, когда центральные особи стоят рядом. По мере увеличения эдифицирующей мощности деревьев и площади их питания увеличивается диаметр ценоячеек. Хотя элементарная группа, как и ценоячейка, выделяется по функциональным признакам, но в отличие от последней здесь имеются в виду пищевые взаимодействия в объеме особей, связанных общностью цикла острых конкурентных и приспособительных взаимодействий в период большого роста. На этом основании от ценоячейки элементарная группа отличается тем, что она обладает определенными пространственными границами, сохраняющимися в процессе ее формирования.

**Элементарная группа и биогеоценотическая парцелла.** Биогеоценотические парцеллы лесообразующих пород выделяются на основании специфики их материально-энергетического обмена (Дылис, 1969; Быков, 1970 и др.). В отличие от элементарной группы деревьев к парцелле относится вся часть леса, формирующаяся на данном участке (включая не только растительность, среду, но и животных). К тому же парцелла, включающая в себя лесообразующую породу, в отличие от элементарной группы деревьев может быть сформирована и одним деревом, и микрогруппировкой деревьев или даже небольшой группой подроста, которая лишь после слияния с несколькими соседними группами и особями сможет сформировать одну элементарную группу деревьев, а в момент исследования представляет собой только часть будущей элементарной группы, находящейся в фазе скопления особей.

Таким образом, понятие об элементарной группе деревьев объединяет как функциональный, так и эколого-морфолого-фитоценотические подходы. Каждая из ранее предложенных основных единиц пространственной структуры (биограмма, микрогруппировка, ценоячейка, древесная часть биогеоценотической парцеллы и др.) отражает иные цели и задачи анализа лесных сообществ, иные уровни подхода к ним. Поэтому анализ сложения древостоев на уровне элементарных групп деревьев имеет самостоятельное значение, как и на любом другом уровне.

Как части древостоя, отличающиеся наибольшей внутренней скоррелированностью, густотой стояния деревьев, способностью длительно сохранять свои пространственные и функциональные границы, элементарные группы деревьев важно выделять при организации преемственных наблюдений и хо-

зайственных мероприятий в лесах. Вместе с тем расчленение древостоя на уровне элементарных групп необходимо и для решения многих вопросов разовых наблюдений в лесу.

Поскольку элементарные группы отражают возрастную цикличность формирования участков древостоя, то их анализ дает возможность глубже понять возрастную структуру древостоев и ее динамику. То, что именно в элементарных группах деревья оказываются наиболее всего скоррелированы между собою и что именно в них как в определенных центрах происходит выработка главных признаков, присущих деревьям в лесу, необходимо учитывать при изучении таксационных показателей насаждений и при дальнейшем развитии теории таксации.

Закономерности формирования элементарных групп нужно учитывать при анализе элементов леса, под которыми понимается «одно поколение леса данной породы, при данных условиях местопроизрастания» (Третьяков, 1952, с. 19). Как отмечает И. В. Семечкин (1963, 1967), теория элемента леса «тем и жизненна, что все таксационные признаки, присущие древостою элемента леса, строго связаны между собой и отражаются таксационными признаками среднего дерева. Закономерности строения и роста древостоев элементов леса достаточно изучены. Поэтому таксацию разновозрастных древостоев целесообразно вести по таким таксационным единицам — поколениям, которым были бы присущи закономерности строения и роста древостоя элемента леса» (Семечкин, 1963, с. 7). В этих аспектах результаты исследований элементарных групп, раскрывающие характер формирования фенотипов деревьев в период большого роста, могут быть полезны для углубления теории строения и изучения закономерностей динамики разновозрастных лесов, разработки методов их изучения. Они позволяют глубже понять, как и где в лесу происходит дифференциация деревьев по возрасту. Становится ясно, что каждый элемент леса представлен в древостое главным образом определенной совокупностью элементарных групп. Из этого и с учетом закономерностей формирования элементарных групп становится также понятно, почему именно внутри каждого элемента леса (несмотря на нередкую его пространственную мозаичность в лесу) таксационные признаки среднего дерева оказываются относительно стабильными.

Анализ и выделение элементарных групп необходимы для обобщений и классификации растительности, так как элементарные группы, обладая определенной самостоятельностью и своим фитогенным полем, могут участвовать в формировании разных типов леса, входя в состав биогеоценотических парцелл и определяя их основные свойства.

Изучение элементарных групп позволит глубже выяснить характер и направление происходящих в лесах смен, прошлое и будущее лесных сообществ, а также направление эволюции некоторых важнейших признаков у лесообразующих пород.

Исследование строения древостоев с учетом элементарных групп деревьев будет полезным для углубления представления о лесных сообществах как о кибернетических системах и выяснения связи компонентов древостоя в количественных оценках, позволит проследить качественные изменения древостоев в зависимости от изменения количественных отношений элементарных групп как одного, так и разных видов, кроме того, даст возможность изучить степень связности, целостности лесных сообществ и более обоснованно разграничить лесные и нелесные сообщества.

Учитывать свойства элементарных групп представляется необходимым и в методологическом отношении: при исследованиях среды леса в целом и ее дифференциации по фитогенным полям; для анализа почв и напочвенного покрова; обоснования выбора учетных площадок при градиентных наблюдениях; прогноза, экстраполяции и интерполяции полученных данных; при выяснении причины взаимосживаемости и несживаемости лесообразующих пород; для установления размеров учетных площадок при измерении встречаемости лесообразующих пород; для совершенствования методов проектирования и осуществления рубок главного пользования, рубок ухода, размещения посадочного материала в лесных культурах и т. д.

## В ы в о д ы

Таким образом, материалы исследований по элементарным группам не противоречат полученным другими авторами выводам. Но развивают и углубляют существующее представление о древостое в несколько иных аспектах. Ими доказывается, что наряду с другими единицами пространственной структуры должны выделяться целостные, длительно-устойчивые во времени и пространстве, функционально выраженные элементарные группы деревьев, которые являются преемственным объектом изучения и хозяйственного воздействия в течение цикла их формирования.

Целесообразно различать четыре основные фазы формирования элементарных групп: фазу скопления особей в группы, становления пространственных и функциональных границ элементарных групп особей, устойчивого роста и развития, фазу разрушения.

Тесные взаимодействия между особями внутри групп начинают проявляться в конце фазы скопления. При становлении пространственных и функциональных границ элементарной группы возникают все признаки, характеризующие ее как целостное явление. Каждая участвующая в группе особь утрачивает свойства, присущие ей на свободе: соотношение органов, полноценность кроновой части, эдифицирующую мощность и т. д. В морфологическом отношении роль каждой особи в группе сводится к дополнению общего габитуса кроновой и корневой частей элементарной группы.

В функциональном отношении все строящие элементарную группу особи связаны острыми конкурентными взаимодействиями, параллельно которым развиваются приспособительные взаимодействия (срастание части корней, а иногда даже стволов; взаимоприспособление конфигурации крон, корневых систем и т. д.). Одновременно с этими процессами в группе развивается процесс отбора фенотипов, наиболее приспособленных к тесным внутривидовым взаимодействиям. Выравнивается фенотипический и возрастной состав элементарной группы. Возникает тесная корреляция между ее основными таксационными показателями. По затухании острых конкурентных взаимодействий элементарная группа вступает в фазу устойчивого роста и развития, в которой продолжают преобладать уже приспособительные, неантагонистические взаимодействия, вплоть до разрушения группы.

Границы элементарной группы как коллектива растений определяются по завершении периода активного роста деревьев в ней. В среднем элементарные группы деревьев имеют размеры, соответствующие участкам экологической ниши, занимаемым двумя-тремя взрослыми господствующими деревьями в лесу.

Когда завершается период активного роста деревьев и окончательно устанавливаются границы элементарной группы, то в морфологическом отношении она остается еще идентичной с биогруппой деревьев, что облегчает нам решение задачи маркировки границ элементарных групп в лесу. Однако позднее это соответствие может быть нарушено. Биогруппы деревьев еще могут менять свои размеры и положение в лесу, элементарные же группы сохраняют свои прежние границы.

Преобладающее распределение особей лесообразующих пород по элементарным группам и специфика протекающих в них процессов закономерно определяют то, что основные взаимодействия особей на внутривидовом уровне происходят в элементарных группах. В них же формируются свойства наземных и подземных частей большинства деревьев леса. Отсюда только через знание процессов формирования элемен-

тарных групп мы можем понять, как растут и развиваются в лесу деревья, а также и важнейшие особенности естественно-го отбора и эволюции вида.

Как коллектив растений каждая элементарная группа деревьев отличается от соседней своей общностью, состоянием внутренних взаимодействий и внешних связей, своей морфологической и функциональной целостностью, а в большинстве случаев и своим фазовым состоянием. Всем этим определяется необходимость управления формированием деревьев через элементарные группы, целесообразность преемственного изучения и воздействия на них.

В качестве наиболее организованных, включающих в себя большинство деревьев леса, элементарные группы являются основными составляющими частями древостоя. Когда древостоя нет, а есть только фрагменты его в виде обособленных групп деревьев, скоррелированность параметров элементарных групп предельно высока. Возникновение же древостоя как целостности нового порядка связывается с появлением признаков взаимодействия элементарных групп. При наличии такого взаимодействия внутренняя скоррелированность параметров ослабляется, но направление и характер связей не меняются. Наиболее существенно снижается абсолютная величина коэффициентов корреляций, характеризующих связи господствующих деревьев элементарной группы. Путем изучения тесноты этих связей решается задача аналитического определения наличия или отсутствия древостоя леса.

В силу значительной эдифицирующей мощности и быстроты ее увеличения с возрастом, высокой степени организованности в пространственном и функциональном отношениях элементарные группы деревьев играют существенную роль в организации лесного сообщества в целом, включая микроклимат леса, почвы, напочвенный покров. Целостностью элементарных групп, их длительной устойчивостью, определенностью пространственного сложения и связанной с этим упорядоченностью перераспределения микроклимата, почв, напочвенного покрова, обуславливается относительное постоянство и упорядоченность микроклимата леса, почв и основных закономерностей распределения, видового состава, жизненного состояния, фенологического разнообразия живого напочвенного покрова леса. Знание этих закономерностей позволяет лучше понять, как складывается лес в целом и через какие центры нужно управлять его формированием.

В рассматриваемых аспектах свойства древостоя и леса в целом как новой целостности складываются из свойств составляющих их целостных частей (элементарных групп, относительно обособленных деревьев) и возникающей системы связей

между ними. Пространственная дискретность древостоев складывается из расположенных обособленно или куртинами элементарных групп и относительно обособленных деревьев. Постоянство высокого разнообразия фенотипов в древостое создается при условии разнообразия фазовых состояний элементарных групп, хотя внутри каждой из них интенсивный отбор и выравнивает фенотипический состав особей. Поскольку даже в разновозрастных лесах в элементарных группах возраст деревьев оказывается наиболее выровненным, то анализ древостоя по элементарным группам позволяет понять характер пространственной дискретности элементов леса. Длительная цикличность формирования древостоев, их климаксовое состояние, наличие в них единства процессов старения и омоложения складываются также при условии существования фазового разнообразия имеющихся в лесу элементарных групп и не превышающего длительности жизни дерева цикла формирования каждой из них. В целом скоррелированность основных средних таксационных показателей древостоев обусловливается в первую очередь скоррелированностью параметров составляющих их элементарных групп и вместе с тем теснотой связи между группами. Неравномерная пятноватая изменчивость среды, покрова и почвы леса является результатом сложения и наложения закономерно концентрических изменений среды, возникающих под влиянием элементарных групп и относительно обособленных деревьев.

К числу основных выводов по данной главе можно отнести следующие:

1. Элементарная группа — небольшая густая группа деревьев, объединенных в период большого роста общим циклом тесных конкурентных и приспособительных взаимодействий в пространственно, функционально и во времени целостную ячейку древостоя.

2. В элементарных группах формируются фенотипы большинства деревьев и сосредоточены основные взаимодействия особей на внутривидовом уровне. Они выполняют ведущую роль в регулировании связей между частями древостоя.

3. Элементарные группы деревьев выполняют основную роль в создании и поддержании упорядоченного состояния лесной среды и растительности на участках леса. От периферии к центру сформировавшихся элементарных групп закономерно уменьшается суточная амплитуда колебаний температуры воздуха, температурный микроклимат становится более умеренным; количество атмосферных осадков и освещенность снижаются до минимальных значений; возрастает мощность подстилки, уменьшается содержание гумуса в почве, луговые почвы сменяются типично лесными; фенофазы развития расте-

ний напочвенного покрова сдвигаются на более поздние сроки, луговые виды трав сменяются теневыносливыми лесными видами.

4. От ранее выделенных единиц горизонтального сложения лесов (био группы, микрогруппировки, древесной части биогеоценотической парцеллы, ценочейки и др.) элементарная группа существенно отличается тем, что фаза становления ее границ как коллектива растений завершается с окончанием периода активного роста и острых конкурентных взаимодействий деревьев. Это позволяет осуществить на уровне элементарных групп принцип преемственности в исследованиях и проведении практических мероприятий.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подытоживая наиболее характерные особенности формирования пространственной структуры древостоев горных лесных биогеоценозов, можно отметить следующее.

Заселенность площади насаждений основными лесообразующими породами находится в тесной коррелятивной зависимости от основных экологических факторов в горах. При этом доля площади, которую лесообразующая порода может занимать в насаждении, варьирует в очень широком диапазоне. В каждом высотно-климатическом подпоясе и в пределах всего пояса лесов эта доля может изменяться от значений близких к нулю до 100%. В среднем же для изученных горных регионов она составляет 50%.

В горных биогеоценозах закономерно преобладает неравномерное, групповое распределение особей лесообразующих пород. Оно постоянно формируется неоднородностью среды обитания, высокой избирательностью к ней у лесообразующих пород на ювенильных этапах и фенотипической разнокачественностью представляющих их особей.

Неравномерность в распределении деревьев внутри биогеоценозов и, как правило, неполная заселенность их площади лесообразующими породами обуславливают пространственную ограниченность фитоэлементов биогеоценологических парцелл, формирующихся с участием лесообразующих пород. Пространственно-временная изменчивость парцеллярной дискретности древостоев оказывается тесно связанной с возрастным состоянием древостоев и лесорастительными условиями. При этом параметры парцеллярной дискретности древостоев изменяются как под непосредственным действием исходной среды обитания, так и опосредствованным — через взаимодействия растений, регулируемые средой обитания. Этим, на наш взгляд, подтверждается справедливость как концепции континуума, так и сообщества.

Анализ динамики и характера парцеллярной дискретности древостоев позволяет выяснить как пространственную неоднородность экологической ниши лесообразующей породы в насаждении, так и периоды наиболее полного использования этой ниши лесообразующей породой.

Фитоэлемент биогеоценотической парцеллы обычно включает в себя несколько или одну элементарную группу деревьев, которой является небольшая густая группа деревьев, объединенных в период большого роста общим тесным конкурентных и приспособительных взаимодействий в пространственно, функционально и во времени целостную ячейку древостоя.

В элементарных группах формируется до 90% деревьев лесообразующих пород и протекают следующие процессы.

В них сосредоточены процесс острого конкурентных взаимодействий и связанный с этим процесс отпада особей у лесообразующего вида. В результате высокой жесткости таких процессов именно в элементарных группах происходит выравнивание фенотипического состава, в первую очередь по возрасту и жизненному состоянию. Сохраняются преимущественно особи, сходные по времени поселения и своей жизнеспособности. Здесь же происходит отбор особей, обладающих признаком ускорения роста в ювенильном периоде.

В силу тесных взаимодействий в элементарных группах происходит взаимоприспособление деревьев. Очищение от сучьев идет таким образом, что кроны соседних особей по конфигурации плотно подгоняются друг к другу и образуют общий для всей группы шатер. Одновременно в элементарных группах идет взаимоподгонка и частое срастание корней, а иногда и базальных частей стволов, в связи с чем наблюдается перераспределение питания между особями. В элементарных группах вырабатывается тесная скоррелированность таксационных показателей деревьев на участках леса.

Изменения среды леса, наиболее четко проявляющиеся при относительно обособленном стоянии элементарных групп, происходят концентрично относительно элементарной группы в целом. Они являются результатом влияния всей элементарной группы как тесно скоррелированного коллектива особей. Элементарные группы обеспечивают постоянство среды леса, ее закономерные изменения в сфере своего влияния.

Границы элементарной группы как коллектива особей, связанного общностью цикла тесных конкурентных и приспособительных взаимодействий определяются в период большого роста и сохраняются в течение всего периода ее существования. Поэтому такая группа может являться объектом преемственного изучения и хозяйственного воздействия.

Элементарная группа выделяется в первую очередь как функциональная единица древостоя, поэтому для ее выделения используются функциональные признаки. К ним относятся признаки тесных конкурентных взаимодействий — гибель или угнетение и устранение от размножения части особей группы в результате условий внутренней среды, определяемых господствующими деревьями в период их большого роста. Далее — признаки взаимоприспособления особей в группе: взаимоочищение крон, формирование их взаимодополняющей конфигурации, срастание корней, стволов, перераспределение питания через сросшиеся части, формирование общего габитуса кронового полога группы, тесная корреляция таксационных показателей. Наконец — признаки формирования общего фитогенного поля у элементарной группы. В их числе концентричные изменения среды, напочвенного покрова и почв относительно элементарной группы. В этом плане границы элементарной группы как коллектива особей наиболее точно определяются по завершении периода большого роста господствующих деревьев.

Элементарные группы занимают преимущественно пространства, освободившиеся после отпада деревьев старшего поколения. Поэтому в среднем взрослые элементарные группы обычно состоят из небольшого количества особей, а появление и разрушение элементарных групп отражает динамику обновления и старения участков древостоя.

Как наиболее организованные, включающие в себя большинство деревьев леса, элементарные группы являются основными составляющими частями древостоя. Свойства древостоя как новой целостности складываются из свойств составляющих целостных частей (элементарных групп и относительно обособленных деревьев) и возникающей системы связей между ними. Постоянно высокое разнообразие фенотипов в естественном древостое создается в результате разнообразия фазовых состояний элементарных групп, хотя внутри каждой из них фенотипический состав особей выравнивается. Длительная цикличность формирования древостоев, их климатское состояние, наличие в них единства процессов старения и омоложения складываются также при условии высокого разнообразия имеющихся элементарных групп и не превышающего длительности жизни дерева цикла формирования каждой из них. В целом скоррелированность средних таксационных показателей элементов леса и древостоев обуславливается в первую очередь скоррелированностью параметров составляющих их элементарных групп и вместе с тем теснотой связи между группами.

Из-за значительной эдифицирующей мощности и быстроты

увеличения этой мощности с возрастом, высокой степени организованности в пространственном и функциональном отношении элементарные группы выполняют важную роль в организации лесного сообщества в целом, включая микроклимат леса, почвы, напочвенный покров.

Следовательно, через знание процессов формирования элементарных групп можно глубже понять, как растет и развивается большинство деревьев в лесу, как происходит становление биологических свойств лесообразующего вида и как формируются лесные биоценозы.

В целом варьированием степени заселенности площади лесообразующими породами, варьированием парцеллярной дискретности древостоев, разнообразием представленных в древостоях элементарных групп и вариантов степени тесноты их связи между собой в насаждениях — всем этим вместе определяется исключительно высокое разнообразие как типов горных лесов, так и характеристики биогеоценозов, представляющих каждый тип леса. Ориентироваться в этом разнообразии позволяют рассмотренные выше методы количественного анализа горизонтальной структуры древостоев.

Природное разнообразие норм заселенности площади насаждений лесообразующими породами можно выяснить путем использования разработанной методики моделирования и прогноза заселенности площади лесообразующими породами. В этой методике для измерения степени заселенности территории используется показатель встречаемости лесообразующих пород, вычисленный по результатам обследования учетных площадок (размер их согласован с величиной расстояния между деревьями в конце фазы становления границ элементарных групп). Для темнохвойных лесов при изучении встречаемости пород целесообразно использовать учетные площадки размером 16 м<sup>2</sup>. При построении региональных моделей заселенности учитываются: абсолютная высота местности, величина возможного годового прихода прямой солнечной радиации, литологические условия (состав подстилающих пород, каменистость поверхности склонов). Выявленная путем обследования естественных лесов связь встречаемости лесообразующих пород с этими косвеннодействующими факторами носит длительно-устойчивый характер. При прогнозе по построенным моделям отклонения фактической заселенности от прогнозируемой обычно не превышают 5—10%, т. е. единицы состава насаждений.

Характер парцеллярной дискретности горных древостоев можно оценивать с помощью крупномасштабных аэрофотоснимков по следующим показателям: число фитоэлементов парцелл с одним господствующим деревом и группой гос-

подствующих деревьев (на единицу площади насаждения); среднее количество господствующих деревьев в фитоэлементе парцеллы; размер доли господствующих деревьев, формирующих сомкнутые группы, от количества относительно обособленных господствующих деревьев в насаждении. Эти показатели статистически достоверно (на 1%-ом уровне) связаны с лесорастительными условиями и возрастным состоянием древостоев. По ним можно судить о размерах и численности фитоэлементов парцелл в насаждении. В методическом отношении их изучение с помощью аэрофотоснимков позволяет получить экономное решение задачи моделирования и прогноза парцеллярной дискретности древостоев для обширных территорий.

Предложенные в работе методы определения норм естественной заселенности лесных площадей и построения экологических шкал естественного обилия лесообразующих пород в горных насаждениях, построенные региональные модели встречаемости лесообразующих пород и шкала естественного обилия их в горных насаждениях могут использоваться при построении и применении таблиц хода роста нормальных насаждений и шкал оценки успешности естественного возобновления; для проектирования объемов, характера и мест проведения лесовосстановительных мероприятий; при разработке и применении классификаций типов горных лесов; для определения количества и места закладки пробных площадей, экстраполяции и интерполяции полученных на них результатов исследований, а также в решении других задач, требующих учета доли площади насаждений (емкости экологической ниши), которую могут занимать лесообразующие породы.

Разработанную методику и результаты количественного анализа численности и размеров фитоэлементов биогеоценотических парцелл, формирующихся с участием лесообразующих пород, можно использовать при изучении типов горных лесов, построении и применении лесотипологических классификаций, учитывающих роль биогеоценотических парцелл и во всех других случаях, когда необходимо учитывать пространственную неоднородность экологической ниши лесообразующих видов в насаждениях.

Основные положения об элементарных группах деревьев могут найти применение при организации преемственных и градиентных наблюдений в лесах (физиологических, фенологических, фитоклиматических, таксационных и пр.); при совершенствовании методов таксации (подбора модельных деревьев, анализа хода роста древостоев, их возрастной структуры и т. д.); в селекционной работе; для повышения эффективности методов рубок ухода и главного пользования, а так-

же в решении других задач, где требуется учитывать характер, значение взаимодействия деревьев в лесах и роль элементарных групп.

Основная часть рассмотренных здесь исследований выполнена на примере лесов Тянь-Шаня — горной геосистемы внутриконтинентальных пустынь. В других регионах проводилось главным образом моделирование заселенности лесных площадей. Поэтому, как представляется, целесообразно продолжить изучение горизонтальной структуры горных лесов, формирующихся в иных условиях. Это позволит углубить решение проблемы в целом и выявить региональные особенности структур.

## ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматический справочник по Алма-Атинской области.* Л., 1962. 219 с.
- Александрова В. Д.* Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., 1969. 275 с.
- Алексеев В. А.* Световой режим леса. Л., 1975. 227 с.
- Алексеев В. И.* Возобновление ели на вырубках. Л., 1978. 130 с.
- Андреевский А.* Леса Семиречья и их значение в жизни края. — Лес. журн. СПб, 1914, вып. 3, с. 390—405.
- Анисочкин В. Г.* Распределение деревьев по площади с изменением возраста насаждения. — В кн.: Краткие тезисы докладов научной конференции молодых ученых ВНИИ лесоводства и механизации лесного хозяйства. Пушкино, 1972. Вып. 2, с. 121—124.
- Анучин Н. П.* Лесная таксация. М.; Л., 1952. 552 с.
- Атрохин В. Г.* Биологические основы формирования высокопродуктивных насаждений. М., 1967, с. 57—138.
- Атрохин В. Г.* Лесоводство. М., 1976. 238 с.
- Афанасьев А. В.* Естественное изреживание насаждений. — Изв. высш. учеб. завед. Лес. журн., 1963, № 1, с. 27—31.
- Басун П. А.* О создании дубово-еловых культур в правобережной лесостепи Украины. — Вестн. с.-х. науки, 1965, № 11, с. 88—92.
- Берущашвили Н. Л.* О вертикальном строении биогеоценозов горных лесов с преобладанием бука. — Лесоведение, 1972, № 2, с. 17—29.
- Бескаравайный М. М.* Срастание корней некоторых древесных пород в районе г. Камышина. — Агробиология, 1955, № 3, с. 81—90.
- Бирюков В. Н.* Формирование древостоев в связи с колебаниями климата в лесных массивах Казахского мелкосопочника — Лесоведение, 1968, № 5, с. 43—49.
- Бирюков В. Н., Токарев А. Д., Бобровник В. П.* О влиянии литологического состава пород на распределение лесной растительности. — Лесоведение, 1971, № 3, с. 14—20.
- Болдырев И. М., Данчев В. Ф.* Рост древесных пород в рядовых и групповых посадках лесных полос. — Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1974, № 2, с. 85—86.
- Бондарева В. Я.* Почвы бассейна р. Сары-Джаз (Центральный Тянь-Шань). Фрунзе, 1968. 188 с.
- Борисов В. М.* Предварительное возобновление пихты сибирской. — Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1978, № 4, с. 91—94.
- Боровская Т. А., Родионов Б. С.* К вопросу о темноцветных почвах под еловыми лесами восточной части Заилийского Алатау. — Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1969, № 1, с. 11—20.
- Бочаров М. К., Самойлович Г. Г.* Математические основы дешифрирования аэрофотоснимков леса. М., 1964. 220 с.
- Бугаев В. А.* Динамика и состояние осиновых насаждений правобережной части учебно-опытного лесхоза ВЛТИ. — В кн.: Охрана природы Центральной черноземной полосы. Воронеж, 1968. Вып. 6, с. 83—90.
- Бузыкин А. И.* О возрастном строении сосновых древостоев Восточного Прибайкалья. — В кн.: Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск, 1967, с. 17—26.
- Бузыкин А. И.* К методике учета подроста. — В кн.: Возобновление и формирование лесов Сибири. Красноярск, 1969, с. 165—168.
- Бузыкин А. И., Побединский А. В.* К вопросу учета подроста и самосева. — Тр. Ин-та леса и древесины. Сиб. отд. АН СССР, 1963, вып. 57, с. 185—191.
- Быков Б. А.* Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. Алма-Ата, 1950. 128 с.

- Быков Б. А. К использованию метода промеров для определения размещения и обилия растений. — Бот. журн., 1966, вып. 51, № 7, с. 947—952.
- Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата, 1970. 230 с.
- Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата, 1978. 287 с.
- Быков Б. А. Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата, 1979. 107 с.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. — Л., 1969. 232 с.
- Ветасов В. К., Хасанкаев Ч. С. Жизнеспособность елового и пихтового подростка. — Лес. хоз., 1964, № 8, с. 12—14.
- Власенко В. И. Соотношение лугового и лесообразовательного процессов в подгольцово-субальпийском поясе Западного Саяна. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1474—1485.
- Внучков В. Г. Горизонтальная структура сосновых древостоев Казахстанского мелкосопочника. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Красноярск, 1977. 26 с.
- Внучков В. Г. Значение групповой структуры древостоев при проведении рубок ухода. — Вести. с.-х. науки Казахстана, 1978, № 3, с. 70—75.
- Воробьев Д. В. Классификация и методика исследования типов леса в горных лесных массивах. — В кн.: Классификация типов горных лесов Казахстана. Целиноград, 1966, вып. 5, с. 24—38.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М., 1973. 383 с.
- Воронов А. Г. К понятию о консорциях. — Общ. биол., 1974, т. 35, № 2, с. 236—243.
- Воронцов А. И. Научные основы современной лесозащиты. — В кн.: Первая межвузовская конференция по защите леса: Тезисы докладов. I. МЛТИ. М., 1958, с. 20—25.
- Воропанов П. В. Ельники Севера. М., 1950. 175 с.
- Высоцкий К. М. Закономерности строения смешанных древостоев. М., 1962. 177 с.
- Выходцев И. В. Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). М., 1956. 84 с.
- Гаврилов А. П. Влияние густоты древостоя на форму ствола. — Изв. Казанского ин-та с.-х. и лесоводства, 1930, № 2, с. 45—59.
- Ган П. А. Экологические основы интродукции и лесоразведения в поясе еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе, 1970. 312 с.
- Ган П. А. Леса Киргизии. — В кн.: Леса СССР. М., 1970. Т. 5, с. 77—146.
- Ган П. А., Ган Н. П. Ход роста культуры сосны обыкновенной в Прииссыкулье. — Лесоведение, 1972, № 6, с. 21—30.
- Глазовская М. А. Материалы для классификации почв северных склонов Заилийского Алатау. — Изв. АН КазССР. Сер. почв., 1946, № 3(28), с. 20—42.
- Гниденко В. И. Возрастная структура и строение смешанных естественных лесов Горган. — Лесовод. и агролесомелиор., 1967, вып. 12, с. 40—48.
- Гончар М. Т. Образование и развитие биологических групп деревьев в лесу и их хозяйственное значение: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Харьков, 1954. 20 с.
- Горные леса (Синицын С. Г., Агаенко А. С., Гулисашвили В. З., Калуцкий К. К. и др.). М., 1979. 200 с.
- Горгинский Г. Б. К познанию процесса дифференциации деревьев в еловых лесах южной тайги. — В кн.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л., 1970, с. 43—55.
- Горчаковский П. Л. Об экологической дифференциации древесных растений Европейского широколиственно-лесного комплекса на восточном пределе их распространения. — Тр. ин-та биол. УФ АН СССР, 1965, вып. 43, с. 219—225.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. — Тр. ин-та биол. УФ АН СССР, 1966, вып. 48. 270 с.

Горчаковский П. Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. — Тр. ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1968, вып. 59. 208 с.

Горшенин И. М., Криницкий Г. Т., Савич И. П. Влияние травяного покрова вырубок на возобновление бука европейского и методы определения жизнестойкости подроста. — Лесоведение, 1972, № 4, с. 41—50.

ГОСТ 16128—70. Пробные площади лесоустroительные. Метод закладки, 1971.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 359 с.

Грибанов Л. Н. Сосновые леса Казахстана и биологические основы хозяйства в них: Докл. по совокупности работ, представленный на соискание степени доктора биологических наук. Свердловск, 1965. 54 с.

Грибанов Л. Н., Лагов И. А., Чабан П. С. Леса Казахстана. — В кн.: Леса СССР. М., 1970. Т. 5, с. 5—77.

Грибков В. В. Гнездовые культуры сосны на вырубках Подмосkовья. — Вестн. с.-х. науки, 1962, № 10, с. 85—91.

Гудочкин М. В., Чабан П. С. Леса Казахстана. Алма-Ата, 1958. 323 с.

Гулисашвили В. З. Горное лесоводство, М.; Л., 1956. 354 с.

Гуман В. В. Методика изучения естественного возобновления. — Зап. лес. опыт. станция Ленинград. с.-х. ин-та, 1929, вып. 5, с. 15—23.

Гуман В. В. Лесоводство. М.; Л., 1931. 160 с.

Гуриков Д. Е. Типы еловых лесов Северо-Восточного Тянь-Шаня. — Тр. Каз. науч.-исслед. ин-та лес. хоз-ва, 1966, вып. 5, с. 85—90.

Гуриков Д. Е. Шкалы для оценки возобновления тянь-шаньской ели. — В кн.: Вопросы повышения продуктивности лесов. Новосибирск, 1968, с. 72—78.

Гуриков Д. Е., Печенкина О. Н. Типы еловых лесов Северного Тянь-Шаня. — Науч. тр. КазСХИ. Сер. лесохоз., 1971, т. 14, вып. 2, с. 33—41.

Давыдов А. В. Рубки ухода за лесом. М., 1934, с. 1—23.

Давыдов А. В., Солнцев З. Я. Рубки ухода за лесом. Л., 1935, с. 1—22.

Данилик В. Н. Экологические особенности возобновления ели. — Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, 1965, вып. 43, с. 209—213.

Данилик В. Н. Научные основы ведения хозяйства в горных темнохвойных лесах Урала. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Красноярск, 1978. 45 с.

Демидович Н. П., Марон И. А. Основы вычислительной математики. М., 1966. 527 с.

Дзенс-Литовская Н. Н. Материалы для изучения еловых лесов Киргизской АССР. — Тр. Ин-та по изуч. леса АН СССР, 1933, т. 1, с. 50—65.

Длатовский А. Д. Курс лесовозобновления и лесоразведения. М., 1943. 297 с.

Добровольский В. В. География почв. М., 1968. 350 с.

Докучаев В. В. К вопросу о соотношении между возрастом и высотой местности, с одной стороны, характером и распределением черноземов, лесных земель и солонцов — с другой. — Избр. соч., 1949, т. 3, с. 78—80.

Долуханов А. Г. Вопросы типологии горных лесов в связи с природой относительной непрерывности их растительного покрова. — Тр. МОИП. Отд. биол., 1970, № 38, с. 24—33.

Доспехов В. А. Методика полевого опыта. М., 1973. 336 с.

Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза. М., 1969. 55 с.

Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 4, с. 65—72.

Дыренков С. А. К вопросу об устойчивости и роли елового тонкомера

на концентрированных вырубках в среднетаежных ельниках. — Сб. науч.-исслед. работ по лес. хоз-ву, 1966, вып. 10, с. 202—217.

*Еловые леса Тянь-Шаня. Некоторые биогеографические и лесозоологические особенности.* Фрунзе, 1976. 182 с.

*Жирин В. М.* Распределение расстояний между деревьями в насаждениях аридной зоны. — В кн.: Совершенствование существующих и разработка новых методов инвентаризации леса. — Науч. тр. ЛТА, 1970, № 131, с. 15—20.

*Жирин В. М.* Арчовники Копет-Дага. — Лес. хоз., 1971, № 11, с. 20—25.

*Завадский К. М.* Перенаселение и его роль в эволюции. — Бот. журн., 1957, т. XLII, вып. 3, с. 426—449.

*Зейде Б. Б.* Кольцевые пробные площади и структура древостоя. — ИВУЗ. Лес. журн., 1975, № 3, с. 153—154.

*Злобин Ю. А.* Численность и размещение подроста на площадях возобновления. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 6, с. 632—643.

*Золотухин В. С.* Ход роста насаждений лиственницы сибирской в Южном Алтае. — В кн.: Ход роста основных лесобразующих пород СССР. М., 1967, с. 141—143.

*Зубарева Р. С., Фирсова Б. П.* К экологии сосны в темнохвойных лесах южной тайги горного Среднего Урала. — Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР, 1965, вып. 43, с. 203—209.

*Иванова В. И., Успенский Е. И.* Биологическая активность, влажность и физико-химические свойства почв на вырубках с еловым подростом. — ИВУЗ, Лес. журн., 1973, № 6, с. 10—14.

*Иванюта В. М.* Биометрический метод учета и оценки естественного возобновления леса. — ИВУЗ. Лес. журн., 1969, № 2, с. 15—17.

*Ивашкевич Б. А.* Девственный лес, особенности его строения и развития. — Лес. хоз. и лес. пром., 1929, № 10, с. 38—42.

*Ивашкевич Б. А.* Дальневосточные леса и их промышленное будущее. Хабаровск, 1933. 168 с.

*Игошина К. Н.* Растительность Урала. — Тр. АН СССР. Сер. геоботан., 1964, вып. 16, с. 18—41.

*Изюмский П. П.* О новой технологии рубок ухода в сосняках. — Лес. хоз., 1975, № 8, с. 37—40.

*Ильинская С. А., Брысова Л. П.* Леса Зейского Приамурья. М., 1965. 210 с.

*Ипатов В. С.* Рецензия. В. М. Понятовская, И. В. Сырокамская. Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 9, с. 1346—1348.

*Ипатов В. С.* Дифференциация древостоя. 3. Разложение кривых распределения деревьев по толщине на составляющие. — Вестн. ЛГУ, 1970, № 3, с. 66—77.

*Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 184—195.

*Ипатов В. С.* Исследования структуры растительных сообществ. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тарту, 1971. 56 с.

*Ипатов В. С.* Анализ размещения деревьев по территории. — В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа, 1974, с. 40—62.

*Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1237—1250.

*Исаева Р. П.* Оценка перспективности подроста ели. — В кн.: Опыт и пути улучшения ведения лес. хоз-ва в Пермской области. Пермь, 1971, с. 56—60.

*Казимиров Н. И.* К вопросу о росте еловых древостоев, формирующихся из подроста предварительного возобновления. — Изв. Карельск. Кольск. фил. АН СССР, 1959, № 2, с. 25—40.

*Казимиров Н. И.* Наставление по рубкам ухода в лесах Карельской АССР. Петрозаводск, 1970. 30 с.

*Казимиров Н. И.* Ельники Карелии. Л., 1971. 139 с.

*Кайрюкитис Л. А.* Опыт лесовосстановительных рубок за рубежом. — Лес. хоз., 1968, № 7, с. 86—88.

*Кайрюкитис Л. А., Юодвалькис А. И.* Оптимальная густота еловых молодняков. — Лес. хоз-во, 1975, № 2, с. 18—22.

*Калинин М. И.* Особенности роста древесных насаждений в зависимости от способа их создания. — В кн.: Производственный лесной комплекс. Ужгород, 1965, с. 143—148.

*Камчибеков И. К.* Ход роста самосева ели тянь-шаньской. — В кн.: Сборник материалов по вопросам лесного хозяйства. Тезисы докладов. Фрунзе, 1970, с. 13—16.

*Каппер О. Г.* Хвойные породы. М.; Л., 1954. 180 с.

*Каргин Л. П.* Особенности строения полога пихтовых древостоев Алтая. — Лес. хоз-во, 1976, № 1, с. 64—67.

*Кармышева Н. Х.* Флора и растительность заповедника Аксу-Джабаглы. Алма-Ата, 1973. 178 с.

*Карпов В. Г.* Современные достижения и перспективы развития казуальной фитоценологии в Советском Союзе. — В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л., 1968, с. 131—153.

*Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 335 с.

*Касьянов Ф. М.* Опыт лесоразведения гнездовым способом в Прикаспии. — Агробиология, 1962, № 6, с. 905—911.

*Кац Я. Я.* На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. — Бот. журн., 1943, т. 28, № 4, с. 156—170.

*Ковшарь А. Ф.* Заповедник Аксу-Джабаглы. — В кн.: Заповедники Советского Союза. М., 1969, с. 464—475.

*Кожевникова Н. Д.* К фитоценологии еловых и пихтово-еловых лесов. — В кн.: Еловые леса Тянь-Шаня. Фрунзе, 1976, с. 6—36.

*Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока. — Тр. Дальневост. фил. АН СССР, 1956, т. 2, вып. 4. 262 с.

*Колпиков М. В.* К теоретическому обоснованию рубок ухода. — Лес. хоз., 1949, № 12, с. 45—50.

*Колпиков М. В.* Формирование смешанных елово-лиственных молодняков в рубки ухода в них на концентрированных вырубках. — Сер. брошюр по итогам науч.-исслед. работ и обмену передовым опытом, 1956, вып. 4, с. 35—42.

*Колпиков М. В.* Лесоводство. М., 1962. 402 с.

*Колпиков О. М.* Особенности дифференциации роста деревьев в сосновых молодняках, произрастающих био группами. — ИВУЗ. Лес. журн., 1968, № 3, с. 16—18.

*Корчагин А. А.* Природные условия и естественные ресурсы СССР. Север Европейской части СССР. М., 1966. 190 с.

*Коротков И. А.* Возрастное строение кедровников Северо-Восточного Алтая. — В кн.: Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Владивосток, 1965, с. 62—68.

*Корчагин А. А.* Строение лесных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. В 5-ти т., Л., 1976. Т. 5, с. 217—234.

*Комин Г. Е.* Онтогенез заболоченных северотаежных ельников Зауралья. — Тр. Ин-та экол. раст. и животных Уральск. фил. АН СССР, 1970, вып. 77, с. 92—116.

*Корчагин А. А.* Экологическое строение растительных сообществ. Учение о синузиях. — Там же, с. 132—198.

*Котляров И. И., Москалюк Т. А.* Фитоценологическая структура разнотравно-хвощовых лиственничников юга Магаданской области. — Лесоведение, 1975, № 5, с. 20—30.

- Кравчинский Д. М.* Лесовозвращение. СПб., 1883, с. 1—139.
- Кравчинский Д. М.* Лисинская лесная дача. — Лес. журн., 1911, № 6, с. 16—23.
- Краснобаева К. В., Мурзов А. Н.* Пространственная структура елово-лиственных молодняков, формирующихся после постепенных рубок в хвойно-широколиственных лесах Татарии. — В кн.: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. по биогеоценологии и методам первичной продукции в еловых лесах Петрозаводск, 1973, с. 35—36.
- Кренке Н. П.* Регенерация растений. М.; Л., 1950. 187 с.
- Кудряшова И. В.* Распределение и биомасса почвообитающих беспозвоночных в биогруппах смешанного насаждения. — В кн.: Продуктивность органической массы лесов в разных природных зонах. М., 1973, с. 119—125
- Кузьмичев В. В.* Закономерности роста древостоев. Новосибирск, 1977 160 с.
- Лазарев Н. А., Бобкова К. С.* Рост и развитие еловых и смешанных молодняков в зависимости от сомкнутости крон. — Тр. Коми фил. АН СССР, 1970, № 19, с. 4—15.
- Леса СССР.* М., 1970. Т. 5. 383 с.
- Лесков Н. Д.* Особенности таксационной характеристики и структуры биогрупп в типе леса бор-брусничник. — Сб. тр. по лес. хоз-ву Уральского лесотех. ин-та, 1956, вып. 4, с. 35—45.
- Лесное хозяйство СССР.* М., 1977. 368 с.
- Лившиц П. З., Борисова П. А.* К вычислению некоторых характеристик распределения рассеяно и неравномерно произрастающих растений. — В кн.: Растительные ресурсы. М., 1966. Т. 2, вып. 1, с. 18—27.
- Логвинов И. В.* О некоторых особенностях в строении и росте смешанных сосново-еловых насаждений типа леса сосняк-брусничник Ленинградской области. — В кн.: Техническая информация по результатам науч.-исслед. работ. Л., 1955, № 26, с. 12—16.
- Лысова Н. В.* К вопросу изучения типов еловых лесов Терской Ала-тау. — Тр. Ин-та бот. АН Кирг. СССР, 1959, вып. 4, с. 15—25.
- Лысова Н. В., Чешев Л. С.* Строение и рост еловых древостоев и развитие травянистой растительности в зависимости от почвообразующих пород. — Тр. Кирг. ЛОС, 1959, вып. 2, с. 35—47.
- Лысова Н. В., Чешев Л. С.* Типы еловых лесов северного склона Тер-ской Алагау. — Тр. Кирг. ЛОС, 1962, вып. 3, с. 47—77.
- Мазин В. В.* Что такое структура биогеоценоза. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1973, с. 148—156.
- Макаренко А. А.* Срастание корневых систем сосны в сухих борах Северного Казахстана. — Агробиология, 1964, № 4, с. 623—624.
- Макаренко А. А.* Перегруппировка деревьев по высоте. — Вести. с.-х. науки Казахстана, 1965, № 9, с. 85—90.
- Макаренко А. А.* О перегруппировке деревьев по диаметру в сосняках Казахского мелкосопочника. — Вести. с.-х. науки Казахстана, 1965, № 10, с. 76—82.
- Макаренко А. А., Смирнов Н. Т.* Формирование сосновых и сосново-березовых насаждений. Алма-Ата, 1973. 188 с.
- Мальцев М. П.* Восстановление вырубок в буковых лесах Сезерного Кавказа. — Лес. хоз-во, 1973, № 6, с. 22—25.
- Маляничнов С. Ш.* Об особенностях почвообразования под еловыми ле-сами внутреннего Тянь-Шаня. — Тр. Кирг. ЛОС, 1965, вып. 4, с. 209—225.
- Манько Ю. И.* Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Л., 1967. 244 с.
- Манько Ю. И., Ворошилов В. П.* Еловые леса Камчатки. М., 1978. 256 с.
- Мартьянов А. Н.* Густота культур хвойных пород и ее значение: Обзор литературы. М., 1974. 60 с.
- Мартьянов А. Н.* Лесоводственное значение размещения подроста и культур на площадях возобновления. — В кн.: Новое в лесовыращивании. М., 1977, с. 114—144.

*Мартынов А. Н., Шутов И. В.* Размещение подростка как показатель успешности возобновления леса на вырубках. — Лес. хоз-во, 1975, № 11, с. 30—32.

*Маслаков Е. Л.* К обоснованию методов учета естественного возобновления. — В кн.: Сборник работ по лес. хоз-ву, 1972, вып. 14, с. 208—227.

*Маслаков Е. Л.* О структуре групповых культур сосны. — В кн.: Вопросы лесостроительства, таксации и экономики лесного хозяйства. Л., 1973, с. 223—235.

*Матвеев П. Н.* Гидрологическая роль еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе, 1973. 76 с.

*Махагадзе Л. Б.* Субальпийские леса Кавказа. — Лес. хоз-во, 1973, № 3, с. 43—46.

*Мегалинский Н. Н.* О классификации площадей по успешности естественного возобновления. — Лес. журн., 1963, № 2, с. 7—9.

*Медведев А. Н., Гуриков Д. Е.* Лесорастительное районирование темнохвойных лесов Северного Тянь-Шаня. — В кн.: Актуальные вопросы лесного хозяйства Казахстана. Алма-Ата, 1972, вып. 3, с. 41—58.

*Медведев А. Н.* Экологические основы лесовосстановления и лесоразведения в подпорье еловых лесов Северного Тянь-Шаня. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Алма-Ата, 1975 (1979). 54 с.

*Мелехов И. С.* Лесоведение и лесоводство. М., 1972. 178 с.

*Милкина Л. И.* Значение литологии горных пород для лесовосстановления коренных лесов Украинских Карпат. — Лесоведение, 1973, № 3, с. 47—54.

*Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций. М.; Л., 1963. 262 с.  
*Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 211 с.

*Миронов В. В.* Экология хвойных пород при искусственном лесовозобновлении. М., 1977. 229 с.

*Митропольский А. К.* Техника статистических вычислений. М., 1971. 340 с.

*Морозов Г. Ф.* Учение о лесе./Под ред. В. В. Матренинского. Л., 1926. 368 с.

*Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. М.; Л., 1930. 402 с.

*Москаленко И. Г.* Микрофитоценозы некоторых ландшафтов севера Сибири и их индикаторное значение. — В кн.: Индикаторные географические исследования. М., 1970, с. 237—245.

*Мухамедшин К. Д.* К методике исследований естественного возобновления арчи. — Тр. Кирг. ЛОС, 1962, вып. 3, с. 3—27.

*Мухамедшин К. Д.* Можжевеловые леса и редколесья Тянь-Шаня и их лесохозяйственное значение. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Алма-Ата, 1970. 54 с.

*Назимова Д. И.* Принципы лесорастительного районирования горных территорий (на примере Западного Саяна). — В кн.: Типы лесов Сибири. Красноярск, 1969, вып. 2, с. 101—120.

*Назимова Д. И.* Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Л., 1975. 119 с.

*Науменко Е. Н., Смогунова Т. С.* Особенности культур сосны, созданных посадкой семян пучками. — ИВУЗ. Лес. журн., 1975, № 1, с. 15—19.

*Нестеров В. Г.* Методика изучения естественного возобновления леса. Красноярск, 1948. 75 с.

*Нестеров В. Г.* Лесоводство. М., 1958. 464 с.

*Нестеров В. Г.* Вопросы современного лесоводства. М., 1961. 384 с.

*Норин В. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской тундры. Л., 1979. 200 с.

*Огиевский В. Д.* Способы облесения сосновых и дубовых вырубок. — Лес. журн., 1898, вып. 3, с. 578—623.

- Огиевский В. Д. Возобновление дуба посредством густой культуры местами. — В кн.: Избранные труды. М., 1966, с. 171—192.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 738 с.
- Орлов М. М. Лесная таксация. Л., 1929. 532 с.
- Орлов В. П. Культуры ели в горных лесах Тянь-Шаня. Фрунзе, 1973. 124 с.
- Основные положения по рубкам ухода в лесах СССР. М., 1970. 21 с.
- Патацкас А. И. Применение функции Шарлье для исследования закономерностей строения насаждений. — ИВУЗ. Лес. журн., 1964, № 6, с. 30—40.
- Патацкас А. И. Некоторые распределения и корреляции в строении насаждений. — ИВУЗ. Лес. журн., 1967, № 4, с. 67—80.
- Пачосский И. К. Социальный принцип в растительном царстве. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1925, т. 10, № 1—2, с. 121—133.
- Петров Н. Ф. Учет сохранившегося подроста и лесоводственная оценка технологии лесосечных работ. — В кн.: Возобновление и формирование лесов Сибири, 1969, с. 120—126.
- Письменный Н. Р. Природа леса и техника лесовосстановления. — Лес. хоз-во, 1976, № 1, с. 47—52.
- Плотников В. В. О горизонтальной структуре древесного яруса лесных сообществ. — Лесоведение, 1968, № 5, с. 3—11.
- Плотников В. В. О путях развития древесных растений в связи с динамикой их численности в сообществах. — Экология, 1973, № 3, с. 44—51.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М., 1979. 275 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 362 с.
- Побединский А. В. Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья. М., 1965. 268 с.
- Побединский А. В. Изучение лесовосстановительных процессов. М., 1966. 64 с.
- Побединский А. В. Рубки и возобновление в таежных лесах СССР. М., 1973. 189 с.
- Полевая геоботаника./Под ред. В. М. Лавренко и А. А. Корчагина. Л., 1976, т. 5. 320 с.
- Поликарпов Н. П. Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках. М., 1962. 172 с.
- Понятовская В. М., Сырокамская И. В. Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества. — Тр. БИН, Сер. 3. Геоботаника, 1960, вып. 12, с. 55—67.
- Попов М. Г. Флора Алма-Атинского государственного заповедника. — Тр. Алма-Атинского заповед., 1940, вып. 3. 50 с.
- Природные условия и естественные ресурсы Восточного Казахстана. Алма-Ата. КазССР, 1978. 190 с.
- Программа и методика биогеоценотических исследований. М., 1966. 332 с.
- Прозоровский А. В. Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов. — Сов. бот., 1940, № 5—6, с. 302—316.
- Проскуряков М. А. Биология цветения и плодоношения ели тянь-шаньской. Алма-Ата, 1965. 126 с.
- Проскуряков М. А., Коваленко Е. М. Корневая система ели тянь-шаньской. — Тр. Алма-Атинского заповед., 1970, вып. 9, с. 8—46.
- Проскуряков М. А. Особенности формирования травостоя в ельниках Зайлиского Алатау. — Лесоведение, 1972, № 3, с. 60—70.
- Проскуряков М. А. Размещение деревьев в еловых биогеоценозах Северо-Восточного Тянь-Шаня. — Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1972, № 1, с. 23—30.
- Проскуряков М. А. Методика анализа размещения елового древостоя

по элементам микрорельефа в горах Тянь-Шаня. — Экология, 1973, № 2, с. 90—91.

*Проскуряков М. А., Хомулло О. Н.* Экспериментальный анализ дифференциации всходов ели Шренка. — Тр. Главного упр. заповед. и охот. хоз-ва КазССР, 1973, т. 3, с. 119—151.

*Протопопов Г. Ф.* Естественное семенное возобновление ели Шренка. — Тр. Ин-та бот. и растениевод. АН КиргССР, 1954, вып. 1(5), с. 25—30.

*Пузаченко Ю. Г., Мошкин А. В.* Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях. — Итоги науки, 1969, вып. 3, с. 5—74.

*Работнов Т. А.* Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963, т. 68, вып. 4, с. 36—41.

*Работнов Т. А.* Мозаичность луговых фитоценозов. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1972, т. 77, вып. 4, с. 57—64.

*Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения консорциев. — Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 3, с. 407—417.

*Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. — Вестн. опыт. дела. 1924, декабрь—январь, с. 37—73.

*Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

*Родин Л. Е.* Ельники Джунгарского Алатау (Кетменский хребет). — Тр. Всесоюз. геогр. съезда, 1934, т. 3, с. 339—342.

*Родин Л. Е.* Материалы к познанию лесов Тянь-Шаня. Северный склон Джунгарского Алатау. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1934, сер. 3, вып. 1, с. 273—300.

*Родионов В. С.* Опыт построения онтогенетической классификации типов ельников бассейна реки Тургенъ. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Алма-Ата, 1969. 30 с.

*Ройченко И. Г., Мамытов А. М.* Горно-лесные и горно-луговые почвы Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Фрунзе, 1970. 170 с.

*Самойлович Г. Г.* Применение авиации и аэрофотосъемки в лесном хозяйстве. М.; Л. 1953. 476 с.

*Самусенко В. Ф., Маляничнов С. Ш.* Почвы пояса еловых лесов Принссыкуля на примере урочища Джеланды. — Тр. Кирг. ЛОС, 1958, вып. 1, с. 7—43.

*Самусенко П. Ф.* Высотное размещение и плодородие почв в поясе еловых лесов Принссыкуля. — Тр. Кирг. ЛОС, 1965, вып. 4, с. 192—209.

*Сахаров М. Н.* Элементы лесных биогеоценозов. — ДАН СССР, 1950, т. LXXI, № 3, с. 557—560.

*Северский Э. В.* Руководство для определения типов лесорастительных условий и лесорастительного районирования темнохвойных лесов Рудного Алтая. Алма-Ата, 1971. 75 с.

*Семечкин И. В.* Строение разновозрастных кедровых древостоев и особенности их таксации. — В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 18—20.

*Семечкин И. В.* Поколение деревьев — естественная элементарная единица при изучении строения древостоев в статике и динамике. — В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967, с. 119—122.

*Семечкин И. В.* Основные методологические вопросы исследования динамики древостоев. — В кн.: Методологические вопросы лесоведения. Новосибирск, 1975, с. 105—122.

*Серебряков И. Г.* Биология тянь-шаньской ели и типы ее насаждений в пределах Заилийского и Кунгей Алатау. — Тр. Бот. сада. Уч. зап., 1945, вып. 82, кн. 5, с. 103—175.

*Серебряков Н. Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

*Симон Ф. Ф.* Опыт исследования естественного возобновления сосны. — Изв. Казан. ин-та сельск. хоз-ва и лесовод., 1926, вып. 3, с. 20—28.

Симонов Ю. Г. Распределение солнечной энергии по склонам различной крутизны и экспозиции в различных условиях на 50° с. ш. — Уч. зап. МГУ. Геоморфология, 1956, вып. 182, с. 193—198.

Синькевич М. П. Об особенностях роста подроста ели на вырубках в ельниках-черничниках Карельской АССР. — Сб. работ по лес. хоз-ву. Лен. НИИЛХ, 1962, вып. 5, с. 183—195.

Сляднев А. П. Лесоводственное значение группового сложения сосняков. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Брянск, 1952. 18 с.

Смагин В. Н. Принципы лесорастительного районирования. — В кн.: Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965, с. 4—16.

Смирнов П. А. Ботанические наблюдения в Иссык-Кульском районе. — Бюл. МОИП. Отд. биол. Нов. сер., 1940, т. XLIX, вып. 1, с. 105—120.

Смирнов Н. Т. Пространственная структура сосново-березовых древостоев Северного Казахстана. — Лесоведение, 1969, № 5, с. 15—26.

Смолоногов Е. Н. Особенности хода роста сосняков бассейна реки Конды. — В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1968, вып. 1, с. 74—108.

Соболев Л. Н. Растительность лесо-луго-степного пояса в средней части хребта Терской Алатау. — Тр. Ин-та геогр. АН СССР. Работы Тянь-Шаньской физико-геогр. станции, 1959, т. 25, вып. 6, с. 18—25.

Соболев Л. Н. Особенности распределения растительности и почв в парковидных ельниках Тянь-Шаня. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1963, т. LXVIII (3), с. 82—97.

Соболев Л. Н. Очерк растительности Иссык-Кульской котловины. Фрунзе, 1972. 107 с.

Соколов С. И. Почвы бассейна Малой Алма-Атинки и опасность грязекаменных потоков. — Изв. АН КазССР. Сер. почв, 1946, № 3(28), с. 35—40.

Соколов П. А. Рост и самоизреживание порослевых липняков Башкирии. — ИВУЗ. Лес. журн., 1973, № 2, с. 23—25.

Соколов А. А. Общие особенности почвообразования и почв Восточного Казахстана. Алма-Ата, 1977. 232 с.

Соловьев Б. Н. Влияние весенне-летних заморозков на лесоразведение ели дичками. — ИВУЗ. Лес. журн., 1968, № 3, с. 166—167.

Соловьев В. М. Некоторые особенности изменения освещенности в смешанных сосново-березовых молодняках Припышменских боров. — Тр. ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР, 1965, вып. 43, с. 191—195.

Солодкова Т. И. Парцеллярная структура буковых лесов Предкарпатья и ее влияние на возобновление бука. — Лесоведение, 1974, № 1, с. 48—53.

Соседов И. С. Исследование баланса снеговой влаги на горных склонах в Заилийском Алатау. Алма-Ата, 1967. 199 с.

Справочник по климату СССР. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. Л., 1967, вып. 18, ч. 1, с. 15—28.

Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., 1964, с. 458—480.

Сукачев В. Н. Динамика лесных биогеоценозов. — Там же, с. 8—46.

Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. — Избранные труды, Л., 1972, т. 1. 418 с.

Сушко М. Т. Естественное возобновление ореха грецкого в Средней Азии. — Лес. хоз-во, 1978, № 10, с. 37—41.

Тазабеков Т. Т. Плодородие горных и предгорных почв. Алма-Ата, 1977. 190 с.

Татаринов В. В., Трус М. В., Нечаев А. А. Анализ парцеллярной структуры темнохвойных лесов с целью изучения их возрастной динамики. — Лесоведение, 1978, № 1, с. 10—21.

Тимофеев В. В. Рубки ухода за лесом. М., 1957. 56 с.

Титов Ю. В. Эффект группы у растений. Л., 1978. 151 с.

Тихонов А. С. К вопросу о возобновительной спелости леса. — ИВУЗ. Лес. журн., 1978, № 3, с. 13—16.

- Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М.; Л., 1955. 600 с.
- Токарев А. Д. Некоторые особенности лесообразовательного процесса в сосновых редколесьях Центрального Казахстана. — Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1969, № 1, с. 10—16.
- Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Введение. Некоторые положения советской лесной таксации. — В кн.: Справочник таксатора. М., 1952. 450 с.
- Тышкевич Г. Л. Еловые леса Советских Карпат. М., 1962. 174 с.
- Тюрин А. В. Основы хозяйства в сосновых лесах. М., 1925. 140 с.
- Тюрин А. В., Науменко И. М., Воропанов П. В. Лесная вспомогательная книжка. М., 1956. 532 с.
- Уранов А. А. О сопряженности компонентов растительного покрова. — В кн.: Уч. зап. фак. естествознан. Мос. гос. пед. ин-та им. Ломоносова, 1935, вып. 1, с. 59—84.
- Успенский Е. И. Особенности возобновления ельников Среднего Поволжья. — Лесоведение, 1973, № 4, с. 23—32.
- Уткин А. И., Дылис Н. В. Принципы построения биогеоэкологической классификации лесов. — Лесоведение, 1968, № 2, с. 75—80.
- Фалалеев Э. Н. Пихтовые леса Сибири. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Красноярск, 1966. 320 с.
- Федоров А. И. Основные вопросы методики изучения естественного возобновления лесов. — В кн.: Научная конференция по рационализации лесного хоз-ва и агролесомелиорации Казахстана. Алма-Ата, 1958, с. 82—87.
- Фрей Т. А. Некоторые математические и фитоценологические аспекты изучения характера размещения в фитоценозе. — В кн.: Уч. зап. Тартуск. ун-та, 1968, вып. 211, с. 58—70.
- Фрей Т. (Frey T.). On the phytocoenological value a species. — Изв. АН ЭстССР, 1965, т. 14, № 1, с. 25—31.
- Фрей Т. А. Некоторые аспекты фитоценологической значимости вида в растительном сообществе. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 8, с. 426—430.
- Харитонов В. Е. Некоторые особенности возрастной структуры древостоев тьян-шанских ельников Кунгей-Алатау. — В кн.: Лесообразовательные процессы на Урале. — Тр. Ин-та экол. раст. и животных УФ АН СССР, 1970, вып. 67, с. 271—277.
- Чередниченко Г. М. Эффективность группово-рядовых лесных полос. — Вестн. с.-х. науки, 1967, № 5, с. 31—42.
- Чешев Л. С. Некоторые закономерности роста ели Шренка в Принссыкуле. — Тр. Ин-та бот. АН КиргССР, 1959, вып. 4, с. 17—21.
- Чешев Л. С. Еловые леса северного склона Терской Алатау. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Алма-Ата, 1963. 22 с.
- Чешев Л. С. Типы еловых лесов Северного и Центрального Тянь-Шаня. — В кн.: Еловые леса Тянь-Шаня. Фрунзе, 1976, с. 136—176.
- Чухахин В. М. Физическая география Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1964, 373 с.
- Чухахин В. М. Природное районирование Казахстана (для целей сельского хозяйства). Алма-Ата, 1970. 263 с.
- Шалатова Л. И. Влияние ориентации на таяние снежников. — В кн.: Таяние снежников в горах Средней Азии. Ташкент, 1956, с. 190—201.
- Шеметова Н. С. Кедрово-широколиственные леса и их гари на восточных склонах среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток. 1970. 104 с.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.
- Шишков Н. И. Срастание корней ели и практическое значение этого фактора. — Тр. Ленингр. лесотехн. акад., 1948, № 83, с. 18—24.
- Шиятов С. Г. Возрастная структура и формирование древостоев листовенничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Поярлярный Урал). — Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР, 1965, вып. 42, с. 81—97.
- Шторм Р. Теория вероятностей. Математическая статистика. Статистический контроль качества. М., 1970. 209 с.

- Эйтинген Г. Р.* Рубки ухода за лесом в новом освещении. М., 1934. 244 с.
- Эйтинген Г. Р.* Выживаемость деревьев в лесу. — *Агробиология*, 1950, № 6, с. 42—56.
- Эйтинген Г. Р.* Лесоводство. М., 1959. 320 с.
- Энгельгардт В. А.* Часть и целое в биологических системах. — *Природа*, 1971, № 1, с. 24—36.
- Юновидов А. П.* Срастание корневых систем сосны в лесу. — *Агробиология*, 1951, № 4, с. 17—20.
- Юргенсон Е. И.* Ельники Прикамья и проблема их возобновления. Пермь, 1958. 250 с.
- Ярославцев Г. Д.* Срастание корней деревьев в лесах Ялтинского лесхоза. — *Лес. хоз-во*, 1962, № 6, с. 49—54.
- Ярошенко П. Д.* Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах ССР Азербайджана. — В кн.: *Работы стационарных пунктов*. Баку, 1931, вып. 3, с. 1—27.
- Ярошенко П. Д.* Теоретические вопросы в курсах ботаники для высшей школы. Владимир, 1969. 216 с.
- Ярошенко П. Д.* Обзор работ советских исследователей по мозаичности растительных сообществ. — В кн.: *Ученые записки. Серия «Ботаника»*. Владимир, 1971, вып. 2, с. 3—31.
- Ярошенко П. Д.* Микрофитоценозы (микрогруппировки) в работах зарубежных исследователей. — *Экология*, 1974, № 5, с. 68—74.
- Anderson D. J., Jacobs S. W., Malic A. R.* Studies on structure in plant communities. VI. The significance of pattern evaluation in some Australian dry-land vegetation types. — *Austral. J. Bot.*, 1969, v. 17, N 2, p. 315—322.
- Billings W. D.* Vegetational pattern near Alpine timberline as affected by fire-snowdrift interactions. — *Vegetatio*, 1969, v. 19, N 1—6, p. 192—207.
- Bormann F. H.* Intraspecific root grafting and the survival of eastern white pine stumps. — *Forest Sci.*, 1961, 7, N 3, p. 247—256.
- Bormann F. H., Buell M. F.* Old-age stand of hemlocknorthern hardwood forest in central Vermont. — *Bul. of the Torrey Bot. Club*, 1964, v. 91, N 6, p. 34—45.
- Bormann F. H.* The structure, function and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. — *Ecol. Monogr.*, 1966, v. 36, N 1, p. 1—26.
- Braathe P.* Registnering av gjienvekst 1962—64. — *Meddelelser fra det Norske Skogfors kvesen*, 1966, v. 21, N 2, p. 81—170.
- Bray J. R.* Use of non-area analytic data to determine species dispersion. — *Ecology*, 1962, v. 43, N 2, p. 328—333.
- Brown R. T., Curtis J. T.* The upland conifer—hardwood forests of northern Wisconsin. — *Ecol. Monogr.*, 1952, v. 22, 43, p. 217—234.
- Cooper F.* Pattern in ponderosa pine forest. — *Ecology*, 1961, v. 42, N 3, p. 493—499.
- Crowther Evan G., Harper K. T.* Vegetational and edaphic characteristics associated with aspen «strips» in big Cottonwood Canyon. — *Proc. Utah. Acad. Sci., Arts and Letters*, 1965, v. 42, N 2, p. 222—230.
- Curtis S. T., R. P. Mc Intosh.* An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. — *Ecology*, 1951, v. 32, N 3, p. 476—495.
- Dice L. R.* Measure of spacing between individuals within a population. — *Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich.*, 1952, v. 55, p. 1—23.
- Gleason H. A.* The individualistic concept of the plant association. — *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1926, v. 53, p. 7—26.
- Greig-Smith P.* Quantitative plant ecology. — *Ldn.*, 1957, 198 p.
- Greig-Smith P., Chadwick M. J.* Data on pattern within plant communities. III. *Acacia-capparis semiderest shrub* in the Sudan. — *J. Ecol.*, 1965, v. 53, p. 465—474.
- Haig I. T.* The stocked—quadrat method of sampling reproduction stands. — *J. of Forestry*, 1931, v. 29, N 5, p. 421—427.

- Haldone J. B. S.* The causes of evolution. London, 1932. 260 p.
- Hardin G.* The competitive exclusion principle. — *Science*, 1960, v. 131, p. 15—25.
- Johann K.* Ergebnisse strukturanalytischer Untersuchungen in natürlich verjüngten Fichtenbeständen. — *Forstwiss. Cbl.*, 1970, Bd. 89, N 4, S. 228—251.
- Kayama R.* New methods of quantitative representation of the structure of plant communities. IV. On the summed dominance ratio weighted by the plant weight. — *Jap. Journ. Ecol.*, 1961, v. 11, N 4, p. 270—277.
- Kershaw K. A.* Quantitative and Dynamic Plant Ecology. 2ed. London, 1974. 415 p.
- Korac M.* Competition and root systems coalescence in nest seeding of some forest tree species with a special account of beech treatment. — *Silvae genet.*, 1970, v. 19, N 2—3, p. 99—101.
- Lambert J. M., Dale M. B.* The use of statistics in phytosociology. — *Adv. Ecol. Res.*, 1965, v. 2, p. 711—716.
- Leeuwen C. C., Maarel E.* Pattern and process in coastal dune vegetations. — *Acta bot. neer.*, 1971, v. 20, N 1, p. 191—198.
- Majer A.* Gyökerösszenövesek előfordulása es jelentősege. — *Erdesz. kutatások*, 1961, v. 57, N 1—3, p. 165—186.
- Miller L., Woods F. W.* Root-grafting in loblolly pine. — *Bot. Gaz.*, 1965, v. 126, N 4, p. 252—255.
- Molski B.* «Puszczanskie swiatynie» w lasach polnocnej Finlandii. — *Roczn. Sek. dendrol. Polsk. towarz. bot.*, 1962, v. 16, p. 215—217.
- Pandega S. C.* On some new concept in phytosociological studies of grasslands. 11. Community coefficient (FXC) ICC. — *Journ. Indian Bot. Soc.*, 1961, v. 40, N 2, p. 318—324.
- Payandeh B.* Comparison of methods for assessing spatial distribution of trees. — *Forest Sci.*, 1970, v. 16, p. 220—229.
- Piussi P.* I boschi di latifoglie negli Stati Uniti nordorientali. — *Ann. Accad. ital. sci. forest.*, 1964, v. 13, p. 201—235.
- Poore M. E.* Intergation in the plant community: Brit. Soc. Jubile Sympos. London, 1964, p. 213—226.
- Priesol A.* Die Bestandesaufnahme durch Messung der Stammabstände. — *Zb. vedeck. prac. lesn. fak. Vysokej školy lesn. drevarsk.*, 1968, v. 10, N 2, p. 10—20.
- Prodan M.* Zur Gesetzmässigkeit der Flächenverteilung von Baumen. — *Allgem. Forst und Jagdzeitung*, 1968, Bd. 139, N 9, S. 45—70.
- Satoo T.* Natural root grafting and growth of living stumps of *Chamaecyparis obtusa*. — *Misc. Inform. Tokyo Univ. Forests*, 1964, N 15, p. 54—60.
- Saunier R. E., Wagle R. F.* Root grafting in *Quercus turbinella* Greene. — *Ecology*, 1965, v. 46, N 5, p. 749—750.
- Spurr S. H.* Natural restocking of forests following the 1938 hurricane in central new England. — *Ecology*, 1956, v. 37, N 3, p. 320—327.
- West N. E.* Tree pattern in central Oregon ponderosa pine forests. — *Amer. Midland Naturalist*, 1969, v. 81, N 2, p. 584—590.
- White L. P.* Brousse tigree patterns in southern Niger. — *J. Ecol.*, 1970, v. 58, N 2, p. 549—553.
- Wittaker R. H.* Communities and ecosystems. N.-Y.; L., 1970. 162 p.
- Wittaker R. H.* Communities and ecosystems. 2 ed. New York; London, 1975. 387 p.
- Wilhelmi Th.* Globalstrahlung und Temperatur in einer Douglasiengruppe und die Einwirkungen auf das Radialwachstum. — *Allgem. Forst- und Jagdzeitung*, 1962, v. 133, N 2, S. 38—43.
- Yarranton G. A.* Plant ecology: a unifying model. — *J. Ecol.*, 1969, v. 57, N 1, p. 245—250.
- Zukrigl K., Eckhart G., Nather J.* Standortskundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen. — *In: Mitt. Forstl. Bundes- Versuchsanst. Mariabrunn*, 1963, N 62, 244 S.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
<b>ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМА ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЕВ. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . . .</b>	<b>5</b>
Значение проблемы . . . . .	—
Гипотезы о распределении деревьев . . . . .	15
Гипотезы о сущности процессов в группах деревьев . . . . .	25
Краткая характеристика районов исследований . . . . .	31
Выводы . . . . .	37
<b>ГЛАВА 2. ЗАСЕЛЕННОСТЬ ЛЕСНЫХ ПЛОЩАДЕЙ ЛЕСО-ОБРАЗУЮЩИМИ ПОРОДАМИ . . . . .</b>	<b>39</b>
Показатель заселенности . . . . .	40
Связь показателя заселенности с инсоляционной экспозицией склонов . . . . .	43
Влияние высотно-климатической поясности . . . . .	49
Значение литологических условий . . . . .	52
Особенности построения и проверки моделей заселенности лесных площадей . . . . .	57
Региональные модели заселенности лесных площадей . . . . .	66
Некоторые вопросы использования региональных моделей . . . . .	80
Выводы . . . . .	88
<b>ГЛАВА 3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ . . . . .</b>	<b>91</b>
Экспериментальное обоснование неравномерного распределения . . . . .	—
Обоснование неравномерного распределения по данным исследования биоценозов . . . . .	106
Случайное распределение . . . . .	116
Выводы . . . . .	121
<b>ГЛАВА 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДИСКРЕТНОСТИ ДРЕВОСТОЕВ НА УРОВНЕ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПАРЦЕЛЛ . . . . .</b>	<b>122</b>
Значение косвеннодействующих факторов . . . . .	124
Влияние климатических факторов . . . . .	128
Выводы . . . . .	131
<b>ГЛАВА 5. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ГРУППЫ ДЕРЕВЬЕВ . . . . .</b>	<b>133</b>
Особенности формирования . . . . .	137
Средообразующая роль . . . . .	166
Соотношение с другими единицами пространственной структуры. Значение понятия об элементарной группе деревьев . . . . .	185
Выводы . . . . .	191
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ . . . . .</b>	<b>196</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА . . . . .</b>	<b>202</b>

**Михаил Александрович Проскуряков**

**ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ СТРУКТУРА  
ГОРНЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ**

*Утверждено к печати Ученым советом Главного ботанического сада  
Академии наук Казахской ССР*

Зав. редакцией *Д. М. Глазырина*  
Редактор *Д. Ф. Русанова*  
Худ. редактор *А. Б. Мальцев*  
Оформление художника *Н. В. Соломонова*  
Техн. редактор *Е. М. Тахметова*  
Корректор *Р. С. Нигалиева*

**ИБ № 1333**

Сдано в набор 20.05.83. Подписано в печать 3.11.83. УГ15138.  
Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бум. тип. № 1. Литературная гарнитура. Высокая печать.  
Усл. п. л. 13,5. Уч.-изд. л. 14,4. Тираж 1000. Заказ 121. Цена 2 р. 50 к.

Издательство «Наука» Казахской ССР.  
Типография издательства «Наука» Казахской ССР.  
Адрес издательства и типографии: 480021, г. Алма-Ата, Шевченко, 28.