

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ

„БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ,  
ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА”

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

С. А. ДЫРЕНКОВ

# Структура и динамика таежных ельников

Ответственный редактор

В. А. АЛЕКСЕЕВ



ЛЕНИНГРАД

„НАУКА”

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1984

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. - Л.: Наука, 1984. - 174 с.

В книге рассматриваются общие закономерности структуры и динамики таежных ельников Европейского Севера по результатам 20-летних исследований, выполненных автором в Ленинградском научно-исследовательском институте лесного хозяйства. Ельники анализируются последовательно как биологические системы разных уровней организации: популяции, сообщества и экосистемы. Особое внимание уделено механизмам устойчивости природных систем, поддерживающим определенный уровень их биологической продуктивности. Обоснованы и реализованы различные подходы к математическому моделированию динамики разновозрастных ельников. Библиогр. 391 назв. Ил. 20, Табл. 38.

Рецензенты:

Н.А. Миняев, А.И. Уткин, Т.Э.-А. Фрей

## ВВЕДЕНИЕ

С точки зрения современных требований к уровню биологической продуктивности и устойчивости наземных экосистем наибольший интерес в умеренном поясе северного полушария земли представляют темнохвойные леса, а среди них — ельники. Примечателен сам факт господства темнохвойных лесов по занимаемой площади и по продуцируемой биомассе как на Евро-Азиатском, так и на Американском континентах (Толмачев, 1954; Родин, Базилевич, 1965; Вальтер, 1974; Schmidt-Vogt, 1977, и др.). Древесные породы — доминанты темнохвойных лесов, пройдя начиная с мелового периода через огромное число разнообразных экологических фильтров, приобрели совершенный генотип. Это позволило им успешно существовать в обширнейшей экологической амплитуде факторов в виде многочисленных и очень разнообразных популяций, сообществ и экосистем.

Рекордно высокими являются показатели первичной биологической продуктивности некоторых экосистем темнохвойных лесов богатых горных и равнинных местообитаний (Assmann, 1961; Родин, Базилевич, 1965; Фрей, 1971; Schmidt-Vogt, 1977; Spurr, Barnes, 1980, и др.). Вместе с тем они образуют и сравнительно низкопродуктивные, но очень устойчивые экосистемы даже в экстремальных для леса условиях, на его зональной и высотно-поисковой границах (Толмачев, 1954; Rubner, 1960; Viereck, Little, 1972; Вальтер, 1974, и др.). Удивительно совершенны механизмы устойчивости этих экосистем. Выработанность фитосенотической и популяционной структуры в одних ельниках (Сукачев, 1928б, 1964; Валяев, 1961а, 1961б; Горский, 1962а; Мазинг, 1969, и др.) противопоставлена лабильности других ельников, со всеми ее катастрофическими последствиями для лесного хозяйства (Wagenknecht, Belitz, 1959; Schlenker, 1967; Hochtanner, 1967, и мн. др.).

На рис. 1 и 2 представлены примеры, иллюстрирующие крайности экологического диапазона местообитаний, занимаемых ельниками в Европе. Это два до некоторой степени противопоставленных эталона: рекордно высокой биологической продуктивности и выдающейся стабильности лесной экосистемы. Первый пример — одновозрастный ельник искусственного происхождения в Баварии (Assmann, 1961) — по своей продуктивности (древесный запас  $1265 \text{ м}^3/\text{га}$  в 98-летнем возрасте) и структуре древостоя является идеалом коммерческого лесоводства. Второй пример — абсолютно разновозрастный (с непрерывным рядом поколений ели до 400-летнего возраста) древостой естественного происхождения



Рис. 1. Высокопродуктивный одновозрастный ельник искусственного происхождения в Баварии. (По: Assmann, 1961).

(Дыренков, Федорчук, 1975) – представляет собой идеал лесной экосистемы, обладающей максимальной устойчивостью и способностью самовоспроизводства.

Поняты интерес исследователей к биологическим особенностям видов из рода *Picea* и экологическим особенностям ельников, в первую очередь к *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb. с их многообразными переходными формами (*P. fennica*, *P. medioxima*, *P. uralensis* и т.д., см.: Соколов, Связева, 1965; Eiseit, Schröder, 1974; Правдин, 1975; Schmidt-Vogt, 1977; Бобров, 1978). Ареал этих двух видов занимает 51% площади европейского субконтинента (около 5.7 млн. км<sup>2</sup>). В Северной Америке такое же значение имеют другие виды ели, например белая ель [*P. glauca* (Moench) Voss.] и черная ель [*P. mariana* (Mill.) B.S.P.], также с большим внутривидовым разнообразием (Viereck, Little, 1972; Вальтер, 1974; Schmidt-Vogt, 1977; Бобров, 1978).

Созданы специальные региональные координационные центры исследователей ельников (в СССР, Румынии, ФРГ), организовано международное сотрудничество по изучению еловых лесов как в теоретическом, научном плане (по линии Международной биологической программы и ее продолжения – программы „Человек и биосфера“), так и в практическом, лесохозяйственном (по линии Международно-



Рис. 2. Коренной абсолютно разновозрастный ельник в средней тайге, Резерват „Велсский лес“, Ленинградская обл. (По: Дыренков, Федорчук, 1975).

го союза лесных исследовательских организаций - IUFRO). Большое внимание экосистемам темнохвойных лесов умеренного пояса земли было уделено на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, июль 1975 г.), где состоялось специальное секционное заседание с 8 докладами (Abstracts of the papers..., 1975; Structure and ecology..., 1981), а также на специальных международных симпозиумах (Stability..., 1979; Продуктивность и стабильность..., 1982, и др.).

Ель — единственная древесная порода, которую в большинстве „средних“ (наиболее представленных по площади) местообитаний в Европе выгодно выращивать при чисто коммерческом лесоводстве, т.е. с целью получения древесного сырья. В этом смысле она действительно является „хлебным деревом“ (Brotbaum) европейского лесного хозяйства (Schmidt-Vogt, 1967; Speidel, 1967). В СССР ель составляет наибольшую долю в объеме заготавливаемой древесины по сравнению с другими породами, хотя по занимаемой площади (около 71.3 млн. га, т.е. около 12% от общей площади лесов СССР) она уступает лиственнице (38%) и сосне (16%).

Ельники оказываются одним из наиболее ценных объектов для изучения структуры и динамики наземных экосистем. Лесоводы располагают наибольшим опытом ведения лесного хозяйства именно в еловых лесах. Имели место и удачный, и неудачный опыт искусственного разведения ели, практика ведения хозяйства в естественных, порою девственных еловых лесах без какого-либо научного обоснования приемов хозяйства; подражание природе без достаточного учета экономики, и, наконец, мы присутствуем при рождении адекватных природным и экономическим условиям систем лесного хозяйства (Богословский, 1921, 1937, 1940; Орлов, 1927, 1928; Wiedemann, 1937; Алексеев, 1948; Fröhlich, 1954; Heger, 1955; Siren, 1955; Wagenknecht, Belitz, 1959; Мелехов, 1960б, 1962а; Wohlfarth, 1961; Колданов, 1966; Кайрюкштис, 1969; Blankmeister, 1971; Blankmeister, Hengst, 1971; Thomasius, 1973, 1974; Gepp, 1975; Столяров, 1975; Чмыр, 1977; Тихонов, 1979; Столяров, Куанецова, 1979; Johann, Pollanschütz, 1980, и др.).

Обширность ареалов ели обыкновенной и ели сибирской дает возможность выполнить широкие географические сопоставления результатов исследований и опыта хозяйства. Полиморфность и пластичность видов ели, проявляющиеся на организменном уровне, многообразии структуры ценопопуляций, устойчивость растительных сообществ с доминированием ели — все это делает их излюбленными объектами лесоведов, работающих на всех уровнях биологических исследований.

В отношении ели мы располагаем наибольшим объемом всесторонней биологической научной информации по сравнению с другими древесными породами. Эта информация в последние 30 лет опубликована в многочисленных сводках, хронологический порядок которых показывает последовательность освоения исследователями географического ареала ели, дифференциации и углубления исследований (Быков, 1950; Воропанов, 1950; Баранов, Григорьев, 1955; Розенберг, 1955; Siren, 1955; Звиедрис, 1960; Тышкевич, 1962; Гусев, 1962, 1964, 1978; Валяев, 1963; Mitscherlich, 1963; Метревели, 1964; Карлов, 1965, 1969; Волков, 1967, 1968; Манько, 1967; Nebe, 1968; Кайрюкштис, 1969; Шавнин, Дуллише, 1969; Дуплишев, 1969; Смирнов, 1971; Казимиров, 1971; Юркевич и др., 1971; Биологическая продуктивность..., 1971; Щербатенко, 1971; Blankmeister, 1971; Blankmeister, Hengst,

1971; Passarge, 1971; Гортинский, 1973; Казимиров, Мировоз  
1973; Проскуряков, 1973; Всесоюзное совещание..., 1973; Струк-  
тура и продуктивность..., 1973; Кайрюкшис, Юдовалькис, 1975;  
Правдин, 1975; Протопопов, 1975; Eriksson, 1976; Swierk  
rozpolity..., 1977; Голубец, 1978; Чертовской, 1978; Организа-  
ция экосистем..., 1979; Stability..., 1980; Эколого-биологиче-  
ские основы..., 1981; Structure and ecology..., 1981; Кожев-  
никова, 1982; Продуктивность и стабильность..., 1982; Ролдугин,  
1983; Факторы регуляции..., 1983). Здесь указаны, конечно, лишь  
наиболее важные и содержательные, с нашей точки зрения, работы  
о евроазиатских видах ели,

И все же еще недостаточно данных для решения следующих важ-  
ных задач: полной инвентаризации генофонда основных видов рода  
*Picea*, установления истории их формирования; завершения изуче-  
ния в географическом плане структуры и динамики ненарушенных  
естественных популяций; географического сравнения структуры и  
функционирования коренных лесных экосистем (с практическим ре-  
шением вопроса о заловедовании остатков девственных темнохвой-  
ных лесов); теоретического моделирования надорганизменных систем,  
построения гипотез поведения систем при различных хозяйствен-  
ных воздействиях; экспериментальной проверки этих гипотез,  
т.е. действительной эффективности прогнозирования, с использо-  
ванием для исследований значимых хозяйственных объектов.

Настоящая работа посвящена наименее изученным в Европе та-  
ежным ельникам севера европейской части СССР. В ней решаются  
некоторые из перечисленных выше задач. Исследования выполнены  
в 1962-1982 гг. в Ленинградском научно-исследовательском ин-  
ституте лесного хозяйства (ЛенНИИЛХ).

Общая цель исследований состояла в установлении закономер-  
ностей структуры и динамики таежных ельников. В качестве методо-  
логии избран системный анализ. Объектами исследования были био-  
логические системы разного уровня: ценопопуляция, ценозы и эко-  
системы. Стояла задача познания условий устойчивости: установле-  
ния вариантов структуры, соответствующих определенным формам  
динамики систем; изыскания путей регулирования и оптимизации  
систем в целях хозяйства.

Наибольшее внимание в данной работе уделяется ценопопуляциям  
ели в различных географических районах. Объем понятия „ценопопу-  
ляция“ дается по А.А. Корчагину (1964), обобщившему современ-  
ные представления. Ценопопуляция рассматривается в качестве под-  
системы первого порядка в отношении растительных сообществ (лес-  
ных фитоценозов) и в качестве подсистемы второго порядка в от-  
ношении лесных биогеоценозов.

Решение основных вопросов на популяционном уровне в настоя-  
щее время наиболее важно: оно немедленно адресует практические  
выводы к основным объектам лесного хозяйства — древостоям хо-  
зяйственных участков.

Практической лесоводственной целью явилось создание биологи-  
ческих основ рационализации рубок главного пользования, разработ-

ка способов рубки, полностью учитывающих природные особенности таежных ельников и современные экономические условия хозяйства.

Считаю приятным долгом поблагодарить исследователей, внесших наиболее существенный вклад в сбор, обработку и обсуждение материалов, работавших вместе со мной в ЛенНИИЛХ и на его опытных станциях: В.Н. Федорчука, О.Г. Чертова, О.Р. Адашевскую, Г.Б. Мельницкую, Э.О. Кобака, Е.Б. Степанову, О.Э. Шергольд, Г.Н. Канисева, Л.И. Королева, О.И. Воронову, О.М. Могилевера, Е.Н. Горовую, И.Ф. Самусенко, А.А. Смирнову.



## 1. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКОВ

Накопление знаний о структуре и динамике северных лесов европейской части России началось в связи с запросами народного хозяйства примерно с середины прошлого века. С проведением лесоустройства были опубликованы первые инвентаризационные сводки, например „Краткий обзор в лесном отношении губерний Архангельской, Вологодской, Олонецкой“ (Олонецкие губернские ведомости, 1851). В связи с особенностями тогдашнего хозяйства основное внимание обращалось на наличие в насаждениях „ходового товара“ — годных к заготовке при приисковых рубках крупных стволов хвойных деревьев. Участвующие в лесоустроительных работах специалисты, будучи людьми любознательными, постепенно расширяют круг интересов. Появляются географические очерки, содержащие попытки классификации типов насаждений и ряд интересных наблюдений особенностей их строения, роста и возобновления (Китаев, 1893; Тимофеев, 1894; Граков, 1897; Поле, 1906; Битрих, 1908; Соколовский, 1908; Андреев, 1909, 1910).

Примитивный взгляд лесоводов Севера до 1890-х годов, согласно которому древостой рассматривались как совокупность деревьев разного возраста, причем чем толще дерево, тем оно старше, уступает мнению об „одновозрастности, но разнотолстности“ девственных насаждений (Граков, 1897; Рожков, 1904, 1911; Битрих, Гудюшкин, 1910; Ткаченко, 1911; Кузнецов, 1912; Неврли, 1912; Нат, 1915; Тюрин, 1916). Некоторые лесоводы, например М.Е. Ткаченко (1911), указывают, что имеются и разновозрастные леса, но и эти последние состоят из нескольких одновозрастных поколений.

Представления о структуре древостоев в это время, во всяком случае до начала XX в., очень слабо подкреплены сведениями о динамике северных лесов. Лишь патриарх русского лесоводства М.Е. Теплоухов, проводя (1841 г.) первое на Урале лесоустройство в имениях графов Строгановых и позднее изучая леса в Билимеевском округе их пермского имения, заинтересовался ходом восстановления лесов на вырубках и гарях. Отметив закономерную смену пород, он подразделил все леса на природные и искусственные, а природные — на первобытные, прорубленные и вторичные и дал им соответствующие описания (Теплоухов, 1842, 1848, цит. по: Байлин, 1969). Вторичные леса превосходят „временные“ и „производные“ типы леса в смысле Морозова-Сукачева.

Представления того времени об особенностях девственных ельников можно передать словами С. Ната (1915), который считал, что основными чертами еловой пармы (девственные ельники зеле-

помощные) являются: 1) разновозрастность при разнотолтности господствующего состава; 2) исключительное преобладание угнетенных деревьев; 3) живой покров из мха различной глубины; 4) обильное возобновление всюду, где только условия этому благоприятствуют.

Авторитетнейший лесоустроитель А. Рожков (1904, 1911) полагал, что разновозрасты не только девственные, но и выборочные леса, в которых возобновление происходит в пределах 20—40-летнего возраста.

Едва ли не единственным противником таких взглядов был в то время В. Богушевский (1912). Возражая А. Рожкову, он писал: „Чем лес ближе к естественному своему состоянию, тем больше перемешаны в нем деревья разных возрастов и разных размеров. Естественный лес живет, отмирает и возобновляется группами, незначительными по площади, которые вовсе не улавливаются ни таксационным описанием, ни планом“ (с. 303). В. Богушевский указывал также, что никакие выводы в отношении возрастной структуры и хода возобновления нельзя распространять на все типы леса и все лесные породы. Первым в русской литературе опубликованным экспериментальным материалом, подтверждающим значительную разновозрастность ельников естественного происхождения, явился доклад И.И. Козаченко (1912, цит. по: Орлов, 1928) архангельскому съезду лесничих. Особенно важно то обстоятельство, что И.И. Козаченко впервые представил материал в виде таблиц двухмерного распределения числа стволов по возрасту и толщине, т.е. задолго до замечательного обобщения Н.В. Третьякова (1927) дал пример анализа по элементам леса (см. табл. цит. по: Орлов, 1928, т. II).<sup>1</sup>

Ограниченность и неточность представлений того времени являются прямым следствием методики и выбора объектов лесоустроительной съемки. Свои сведения, полученные путем глазомерных оценок, подкрепленных анализом ограниченного числа крупных модельных деревьев на таксационных пробах, заложенных для определения запаса годных к заготовке сортиментов, лесоустроители накапливали главным образом в прилежащих к сплавному путям наиболее продуктивных лесах.

Правильность же некоторых суждений говорит об огромном практическом опыте и выдающейся интуиции русских таксаторов. Замечательны, например, очерки о лесах северной части Пермской обл., содержащие описания ненарушенных естественных лесов по „типам леса“, выделяемым местными жителями (Батуев, 1902; Гуторович, 1912).

Новым в методическом плане этапом исследований северных ельников стала работа А.В. Тюрина (1916), положившая начало изучению хода роста древостоев. При составлении таблиц хода

---

<sup>1</sup> Ряд распределения для поколения 95 лет является, конечно, усеченным слева порогом перечета (см. с. 11).

Т а б л и ц а 1

Распределение числа стволов (экз./га) в разновозрастном ельнике Прикубинской дачи Кирилловского уезда Новгородской губернии (пробная площадь № 4а) (по: Козаченко, 1912)

Возраст стволов (лет)	Ступени диаметра на высоте груди (см)												Итого на 1 га	
	12	16	20	24	28	32	36	40	44	48	52	56		60
95	10	18	41	19	18	14	5	1	1	-	-	-	-	127
125	-	2	5	8	8	15	12	6	3	-	-	-	-	59
155	1	1	9	10	10	10	38	35	23	12	2	1	-	142
205	-	-	-	1	2	10	7	7	9	5	5	1	1	48
Итого	11	21	55	38	38	77	59	37	25	7	6	1	1	376

П р и м е ч а н и е. Условия местопроизрастания: суглинок свежий. Высота господствующих стволов 21-28 м.

роста он последовал методике немецких лесоустроителей и, выбрав объекты, близкие к нормальным древостоям, естественно, подтвердил вскрытые А. Шиффелем закономерности их строения.

Изучение северных ельников было продолжено в советское время. Оно дало значительный материал, свидетельствующий о наличии здесь как одновозрастных, так и в различной степени разновозрастных древостоев (Богословский, 1921; Тарашкевич, 1926; Орлов, 1927; Ткаченко, 1929). М.М. Орлов сформулировал следующее положение: между двумя намеченными крайностями - полной одновозрастностью и чрезвычайной разновозрастностью насаждений - в действительности существует бесконечное число переходов, придающее, например, большинству русских лесов смешанный характер?

От этого важнейшего обобщения был сделан шаг к непосредственному изучению возобновления и прироста в разновозрастных лесах в связи с запросами выборочного хозяйства (Богословский, 1921, 1940). В 1921 г. С.А. Богословский демонстрирует схему строения разновозрастного леса и его регулирования при выборочных рубках, обеспечивающих использование "спелых" стволов и получение прироста у оставляемых на корню более молодых.

В подобного рода исследованиях, начиная с С.А. Богословского и до конца 50-х годов, преобладали дедуктивные методы, основанные на совокупности визуальных оценок ряда древостоев и умозрительных построениях, родственных средневропейской школе Х. Лейбундгута (Leibundgut, 1959). Лесоводы слишком долго осваивали методические основы количественных экспериментальных исследований возрастной структуры и динамики, которые были созданы уже к 1927 г. Имеется в виду выдающееся достижение советской лесной таксации - разработка Н.В. Третьяковым учения об элементе леса (1927, 1956).

Уточнив закономерности строения рядов распределения в древостое числа деревьев по разрядам их размерных признаков (диаметр, высота), которые были открыты А. Шиффелем, и показав их применимость к древостоям условно разновозрастных (с амплитудой возраста деревьев 20-40 лет) поколений лесообразующих пород в насаждениях любого состава, Н.В. Третьяков создал основу для математического моделирования таксационной структуры насаждений.

В 30-е годы сложились основные современные представления о происхождении, динамике и строении древостоев темнохвойных формаций на Европейском Севере.

Исследования проводились в двух основных направлениях: ботанико-географическом (Соколов, 1926, 1928, 1929; Сукачев, 1928а, 1928б; Корчагин, 1929; Сочава, 1930; Юдин, 1934; Колесников, 1941) и лесоводственно-таксационном (Ткаченко, 1929; Воропанов, 1930; Шиманюк, 1931; Архипов, 1932; Мелехов, 1933; Дылис, Поляков, 1934; Богословский, 1940; Матвеев-Мотин, 1940; Крайнев, 1941). Выяснилось своеобразие путей динамики ельников различных типов леса, объясняющее наличие многих вариантов строения и возрастной структуры древостоев. Большое внимание привлекли сукцессии, в том числе хозяйственно важные смены пород.

Оживленная дискуссия возникла вокруг взаимоотношения основных формаций северных лесов: сосняков и ельников. В ее итоге большинство приняло доводы ботанико-географов (С.И. Коржинский, А.Я. Гордягин, В.Н. Сукачев, С.Я. Соколов и др.),<sup>1</sup> которые доказывали, что сосняки, так же как березняки и осинники, в пределах границ ареала ели (исключая ряд *Sphagnosa*) являются временными ассоциациями и повсюду вытесняются елью (см. например, Сукачев, 1928а, 1928б; Соколов 1928). Противоборствующим фактором могут быть лишь пожары. При постепенных сменах сосны елью формируются разновозрастные древостои. Исследования И.С. Мелехова (1933) подтвердили и ранее высказывавшееся мнение (Кравчинский, 1905; Тюрин, 1916, и др.) о том, что ель может быть на гарях первопоселенцем. В таких случаях ее дружное возобновление в короткий срок обуславливает формирование разновозрастных древостоев.

Как известно (Толмачев, 1954), по вопросу о происхождении темнохвойных лесов как растительных формаций до сих пор нет единого мнения.

А. Грей и А. Энглер (Engler, 1879, цит. по: Толмачев, 1954) считали, что темнохвойная тайга - явление молодое, аллохорное. Она вытеснила арктиотретичные леса, надвинувшись с севера. Горная тайга, по их мнению, - также дериват северной.

В.Б. Сочава (1944) полагал, что возникновение тайги произошло эндогенно из комплекса арктиотретичных лесов. Современная

---

<sup>1</sup> Основным оппонентом ботанико-географов был Г.Ф. Морозов (1928).

Темнохвойная тайга, таким образом, является производной аркто-третичного смешанного полидоминантного леса, в котором были скрыты ее зачатки в виде ныне господствующих древесных видов.

А.И. Толмачев (1954) выдвинул гипотезу, согласно которой тайга длительное время сосуществовала с арктотретичными смешанными лесами равнин, являясь в прошлом лишь горной формацией. Затем она вытеснила смешанные леса и на равнине. Таким образом, равнинная тайга — явление автохтонное.

Расхождения во взглядах на предисторию тайги не мешали ботанико-географам уже давно быть единодушными при оценке характерных современных черт темнохвойных формаций, и в частности лесов.

На Европейском Севере ельники, во-первых, признаны (Цицерин, 1932; Шенников, 1964, и др.) основным, зональным типом растительности; во-вторых, они характеризуются наибольшей устойчивостью и „выровненностью действующих в них условий“ (Толмачев, 1954), причем в этом отношении наиболее типичными считаются ассоциации группы *Hylacomiosa* (Сукачев, 1928а, 1928б; Шенников, 1964); в-третьих, обновление (возобновительная динамика) современного темнохвойного леса происходит различно в зависимости от типов леса. Возрастная структура древостоев в связи с этим также различна (Корчагин, 1929, 1956; Дылис, Поляков, 1934; Колесников, 1941; Толмачев, 1954). Было установлено, что древственные ельники всегда разновозрастны, но под влиянием огня, ураганов и рубок могут возникать и одновозрастные древостой, которые со временем опять превращаются в разновозрастные (Толмачев, 1954; Корчагин, 1956).

Ряд исследований главным образом лесоводов был проведен с целью проследить процесс формирования разновозрастных древостоев из одновозрастных молодняков послепожарного происхождения и динамику древостоев „негоримых“ или „малогоримых“ типов леса.

Основной методики таких исследований оставались таксационные пробные площади, представляющие насаждения различных классов возраста. Из них составлялись гипотетические ряды восстановительных смен. У опытных, многие годы непосредственно наблюдавших северные леса исследователей такие схемы восстановительных смен составлены очень логично и убедительно.

Так, С.В. Алексеев (1948) приводит очень вероятную схему развития в северной тайге ельника зеленомошного послепожарного происхождения (Архангельская обл.).

В молодости наблюдается энергичная борьба ели с березой. К 80 годам господство ели закреплено (березы 3/10); в этом возрасте текущий отпад (по массе в м<sup>3</sup> за 20-летие) составляет около 6%, ель использует пространство под березой; в 100-120-летнем возрасте значительно усиливается взаимная борьба — текущий отпад составляет 10-11,6% при сохранении полной сомкнутости; площадь сечений (полнота) нарастает. Со 140-летнего возраста наступает длительный период высокого текущего отпада (в пределах 14-16%), продолжающийся около 120 лет и являющийся

ся уже периодом распада господствующего поколения. Сомкнутость древостоя непрерывно падает (к 240 годам площадь сечения господствующей части древостоя составляет всего 56% от максимальной площади в 120 лет), высокий текущий отпад свидетельствует не столько об интенсивности роста, сколько о падении устойчивости высоковозрастной ели. Уменьшение сомкнутости господствующей части древостоя создает условия для лучшего роста молодых поколений ели. После 240 лет распад древостоя<sup>1</sup> идет катастрофически быстро: текущий отпад доходит до 52%, сомкнутость падает стремительно и к 300-320 годам основное поколение ликвидируется вовсе. Вместо него появляется разновозрастный ельник с преобладанием в составе поколений от 120 до 200 лет среднего возраста (140-160 лет), который в дальнейшем медленно возрастает при положительном невысоком, но равномерном текущем приросте (около 0,25%)

Примерно в таком же виде эта схема повторяется в более поздней работе С.В. Алексеева (совместно с Молчановым, 1954).

Аналогичную схему для ельника черничного дает П.В. Воробанов (1950). Различие состоит в большей детализации: указаны сроки появления поколений и динамика каждого из них.

Гипотезу формирования древостоев ельника черничного и е. долгомошного на вырубках в Северном Прикамье предложил В.Б. Козловский (1961). Показана возможность развития через смену пород. К 150-летнему возрасту может сформироваться чистое разновозрастное насаждение с горизонтальной сомкнутостью крон. К 200 годам в связи с выпадением старой ели и ростом молодых поколений разновозрастность увеличивается, а полог становится вертикально сомкнутым.

Динамика таксационных показателей в древостоях ельников, возникающих на гарях и вырубках, для ряда районов Севера получила к началу 60-х годов очень определенные количественные характеристики в таблицах хода роста чистых разновозрастных ельников (Огородов, 1951; Левин, Гусев, 1958; Синальшиков, 1959). Появились также таблицы хода роста елово-лиственных и лиственно-еловых древостоев ельника черничного с участием ели а) последующего и б) предварительного возобновления (Курзян, 1958).

Основой методики составления таблиц, как и приведенных ранее гипотетических схем, являлся подбор пробных площадей с древостоями „одного естественного ряда развития“, наиболее обоснованный

<sup>1</sup> Термином „распад древостоя“ (Zerfallphase, см. Leibundgut, 1959, 1982) в лесоводственной литературе, в частности здесь, обычно пользуются для обозначения быстрого и интенсивного отпада, происходящего в определенном высоком возрасте в господствующих поколениях древостоя. Накопление запаса другими, более молодыми поколениями некоторое время не полностью компенсирует снижение общего запаса древостоя: последний имеет „отрицательный прирост“. Полного исчезновения лесного фитоценоза с занимаемой территории никогда не происходит.

так называемой методикой ЦНИИЛХ. Замена действительного хронологического ряда набором в пространстве одновременно существующих древостоев разного возраста является неизбежным недостатком при изучении динамики древостоев, особенно при анализе динамики смешанных по составу, разновозрастных древостоев за длительный период времени. Полный период жизни одного поколения ели в девственных древостоях был определен в 350-400 лет. Деревья такого возраста насчитываются, конечно, единицами на 1 га (Ткаченко, 1939; Воропанов, 1950; Möller, 1957).

Очевидные трудности не остановили Г. Сирена (Siren, 1955), рассмотревшего динамику ельников зеленомошной группы типов леса в Северной Финляндии за период жизни двух поколений ели. Необходимым (но, по нашему мнению, недостаточным) условием построения полуколичественной гипотезы была опять-таки идентификация объектов наблюдений по принадлежности к одному естественному ряду развития в пределах типа леса (см. также Keltikangas, 1959).

Г. Сирен предложил различать в развитии древостоев два больших этапа: первичную сукцессию, которая трактуется как развитие ельника послепожарного происхождения, и вторичную.

В первичной сукцессии ель в борьбе с березой завоевывает господство в 80 лет. К 240 годам почти чистые древостой достигают максимального запаса. К 360-летнему возрасту под воздействием ветров и буреломов происходит почти полный распад древостоя. Одновременно с распадом, особенно бурным в последние 40-60 лет, наблюдается естественное возобновление ели и березы.

Начинается вторичная сукцессия, в процессе которой ель господствует с начала формирования древостоя. Вторичная сукцессия развивается во времени аналогично первичной: новый максимум запаса достигается опять через 220-240 лет. Однако производительность древостоев в ней в 1,5 раза ниже, они редкостойны и по структуре хуже древостоев первичной сукцессии (больше доля тонкомерных деревьев). Основную причину этого Г. Сирен видит в накоплении в первичной сукцессии массы грубого гумуса. В условиях холодного и влажного климата последний является как бы омертвленным капиталом почв, обедненных выносом питательных веществ в течение 3,5 веков первичной сукцессии.

В период бурного 40-60-летнего разрушения полога древостоев первичной сукцессии увеличение доступа тепла и света к дневной поверхности недостаточно для полного разложения толщи грубого гумуса: данные Г. Сирена показывают максимум двукратное уменьшение мощности его слоя. Затем вновь начинается накопление.

Изменения почвенных условий сопряжены с изменением состава и характера нижних ярусов фитоценозов во вторичной сукцессии. И те, и другие настолько резки, что позволяют выделить отдельный тип леса (*Nylosomium-Myrtillus* typ - НМТ), замещающий послепожарные ельники черничные (*Myrtillus* typ - МТ).

Работа Г. Сирена была попыткой подвести итог 30-летнего обследования в Финляндии проблемы северных ельников. Его заключение

о „вырождении“ послепожарного ельника (МТ) в менее производительный (НМТ) и о природе последнего созвучно аналогичным гипотезам о динамике зеленомошно-темнохвойных лесов, предложенным в Финляндии (Aaltonen, 1932), Швеции (Lundström, 1902; Arnborg, 1943; Malmström, 1949; Teikmaris, 1954), Норвегии (Eide, 1926; Mork, 1927), Баварии (Attenberger, 1953), в Канаде (Moss, 1953) и Северной Японии (Sakai, 1931) (цит. по: Siren, 1955).

Скорость этого процесса предполагалась различной: шведские ученые называли срок, равный 50 годам, Г. Сирен (Siren, 1955) и Аттенбергер (Attenberger, 1953) — одной генерации ели, Аалтонен (Aaltonen, 1932) и В.Н. Сукачев (1938) считают вырождение ельников вековым процессом.

В условиях Европейского Севера переход от первичной сукцессии к вторичной (в смысле Г. Сирена), по-видимому, не столь резок и обычно не связан с катастрофическим разрушением фитоценоза с господством ели и частичной сменой пород. При вторичной (и далее — третичной, ..., „N“-го порядка) смене генерации ели без участия огня и рубок постоянного ухудшения условий местопроизрастания (экотопа), видимо, все же не происходит.

Прямых исследований этого интереснейшего вопроса не проводилось, но высказанное предположение подтверждается косвенно: 1) отсутствием в нетронутых рубками еловых массивах древостоев с таксационным возрастом более 220–260 лет (Горский, 1962а), и исключительно редкими случаями катастрофического распада древостоев по причине „перестойности“ основного поколения ели; 2) относительной стабильностью всех элементов таксационной характеристики девственных древостоев ели в пределах различных массивов одного естественно-географического района и во времени.

Теоретически (для развития биогеоценологии) и практически (для лесоводства) очень важен вопрос: какие структура и строение обеспечивают древостоям ели оптимальное сочетание устойчивости и продуктивности.

Известно о большом запасе спелых одновозрастных еловых и иных темнохвойных древостоев (например, послепожарного происхождения или лесных культур) по сравнению с девственными разновозрастными древостоями при одинаковом таксационном возрасте господствующего поколения (Heikinheimo, 1915; Ткаченко, 1929; Соорег, 1961). Но вместе с тем есть мнение, что за длительные периоды времени текущий прирост в среднем выше всего именно в девственных древостоях (Heger, 1943, цит. по: Rubner, 1960).

Лесоводственная проблема продуктивности девственного леса (Морозов, 1928; Rubner, 1960; Leibundgut, 1982, и мн. др.) тесно переплетается с геоботаническими проблемами климакса растительности (Clements, 1916, 1936, и мн. др., см.: Александрова, 1964а). Соединяющая эти понятия дефиниция, широко цитируемая известными авторами, принадлежит Базелеру (Baseler, 1932): „Девственный лес — это такая растительность, которая



...составе, строения и роста выступает как климатический обусловленный конечный член<sup>1</sup> сукцессионного ряда" (цит. по: Rubner, 1960: 532). В этом объеме [см. также определения, приведенные Т.М. Джапаридзе и Т.Ф. Урушадзе (1973)] девственный лес близок к понятию "климаксовое сообщество", принятому современной геоботаникой (см., например, Braun-Blanquet, 1964; Александрова, 1969).

Биотоп и экотоп в климаксовом биогеоценозе (экосистеме) "уравновешены" на длительный, если применять исторический масштаб времени, срок. Во всех популяциях климаксового фитоценоза возобновление и отпад происходят примерно в равных долях, что обеспечивает устойчивость и внешнюю долговременную неизменность строения и структуры ярусов сообщества.

Несмотря на преимущественно теоретические доказательства возможности описанного состояния и отсутствие данных экспериментов и наблюдений, достоверно оценивающих продуктивность климаксовых ценозов за длительные промежутки времени, имеются утверждения о том, что наиболее продуктивными в любых географических зонах являются местные климаксовые сообщества.

Можно ли вообще представить сейчас убедительные примеры существования у нас на Севере климаксовых лесных ассоциаций? По-видимому, ответить на этот вопрос утвердительно позволяют работы В.Н. Валяева (1961а, 1961б) и, надеемся, данные настоящего исследования.

В.Н. Валяевым рассматривалась динамика девственных древостоев ельников группы типов леса *Polytrichosa*, занимающих плоские заболоченные водоразделы в бассейне р. Мезени (северотаежная подзона). Сгонь в формировании этих ельников принимал редкое и незначительное участие. Ельники веками воспроизводились на занимаемых площадях благодаря чередующейся смене поколений. Каждое поколение повторяло в основном историю развития предыдущего, поэтому в обозримый (по анализу таксационных данных) промежуток времени состав, структура и производительность древостоев стабильны (Валяев, 1961а, 1961б).

Исследования В.Н. Валяева касались главным образом таксации древостоев. Но длительное существование в относительно "неизменном" виде древесного яруса фитоценоза предполагало соответствующую стабильность условий местопроизрастания и всех других ярусов растительности.

Анализируя литературу, посвященную происхождению и динамике северных ельников, следует отметить тот этап, когда началось массовое подтверждение количественными данными связи многообразных путей их генезиса с многообразием типов возрастной структуры и строения древостоев. Это произошло в 50-е годы. В поисках

<sup>1</sup> "Конечный член" - это понятие, в применении которого имеет допустимая условность, не мешающая принципиальному признанию авторами непрерывности изменений растительности.

конкретных данных и цифр, характеризующих возрастную структуру древостоев, следует обратиться к таксационным исследованиям этого времени, в том числе к некоторым из уже названных авторов.

Наиболее фундаментальными можно признать две работы с одинаковым названием: „Ельники Севера“ (Воропанов, 1950; Баранов, Григорьев, 1955).

В основу работы П.В. Воропанова положен огромный фактический материал. К очень ценному новшеству методики следует отнести изучение возрастной структуры древостоев на значительных по размерам пробных площадях со сплошной рубкой деревьев. П.В. Воропанов подтвердил наличие как одновозрастных, так и разновозрастных еловых древостоев при преобладании (по занимаемой площади) последних. Им было установлено, что в формировании чистых древостоев может принимать участие ель не моложе 100 лет, так как до этого возраста она еще мала по размерам и находится под пологом. В разновозрастных древостоях число 40-летних поколений достигало 7. В предельно старых разновозрастных древостоях максимум запаса приходится на возраст 240-279 лет, а максимум числа стволов — на 200-239 лет. Запас древостоев, называемых им одновозрастными, сосредоточен в основном (93%) в двух ступенях возраста. П.В. Воропанов подтвердил известное ранее важное положение Р. Гартига (Hartig, 1893 г.) о более ранней купьминации текущего прироста в одновозрастных древостоях. Ход роста отдельных деревьев в разновозрастных древостоях оказался весьма различным. Имелись деревья четырех категорий: 1) первоначального и последующего хорошего роста; 2) первоначального хорошего и последующего плохого роста; 3) первоначального и последующего плохого роста и 4) первоначального слабого и последующего хорошего роста. С этими категориями деревьев П.В. Воропанов увязал рассмотрение характера линейного прироста, причем оказалось, что в целом повышенный текущий прирост дают наиболее молодые, невысокие и малосбежистые стволы.

Положительные изменения в текущем приросте отдельных относительно молодых деревьев в разновозрастных древостоях П.В. Воропанов рассматривает в связи с ходом разрушения господствующего полога, выпадением старых крупных деревьев, служивших центрами угнетения молодых поколений.

Еще более обширной и подробной следует признать работу Н.И. Баранова и К.И. Григорьева (1955). Ими проанализированы данные, полученные более чем с 200 пробных площадей, заложенных в различных районах Европейского Севера. На каждой из пробных площадей модельные деревья рубились в числе 40 и более. Авторы пришли к заключению, что „спелые и перестойные“ (по указанию лесоустроителей в таксационных описаниях) ельники Севера всех классов бонитета, как правило, разновозрастны.

В составе древостоев имеются деревья всех возрастов, заключающихся между крайними пределами. При таксации можно выделить от двух до пяти (чаще всего три) возрастных поколений, границы между которыми выражены нерезко. Отдельные возрастные поколе-

не образуют ярко выраженных пологов (ярусов), почти во всех случаях можно строить кривую высот, общую для всего древостоя. Тесной положительной корреляции между возрастом деревьев и их размерами не наблюдается, но, если все деревья разновозрастного насаждения по размерам их таксационных диаметров разделить на три части: маломерные (примерно до 16 см включительно), средних размеров (примерно до 28 см включительно) и крупные (свыше 28 см), то в первой группе будут представлены главным образом деревья приспевающей и спелой части насаждения, во второй — деревья всех трех возрастных поколений (перестойной, спелой и приспевающей частей насаждения) и в третьей группе крупномерных деревьев — деревья перестойной и спелой частей. В целом ряде случаев в небольшом количестве в нее войдут и деревья приспевающего поколения" (с. 11-12). Впервые в литературе, правда, еще только в форме словесного описания, дана двумерная (по размерам и возрасту) модель структуры древостоя как поверхность распределения.

К перестойному поколению были отнесены деревья свыше 180 лет, к спелому — от 100-120 до 180 лет, к приспевающему — в возрасте от 60-80 до 100-120 и даже до 150 лет.

При изучении прироста авторы пришли к следующему заключению. У перестойных поколений текущий прирост резко понижается, а иногда и резко ухудшаются технические качества древесины. Со 150 до 180 лет ель дает в большом количестве наиболее ценную крупномерную древесину, прирост удовлетворителен. Ель приспевающих поколений, выходя из „периода угнетения“, энергично растет, возмещая потери за предшествующий период. Весьма решительно высказались авторы в отношении детерминированности прироста средним возрастом. Они считают, что на величину текущего прироста древостоя поколения не оказывает влияния место, занимаемое им в насаждении, и класс бонитета, а основным фактором, определяющим процент текущего прироста древостоя поколения, является его средний возраст.

Это положение спорно. Авторы сами отмечали, что время наступления и интенсивность размыкания полога, вызывающего изменение текущего прироста молодых поколений ели, зависят от многих причин: состава материнского древостоя, вмешательства человека и стихии и т.д. Действие всех этих причин связано с типом леса и, следовательно, его бонитетом. Даже в пределах одного типа леса распределение текущего прироста по поколениям (и проценты его) могут весьма варьировать в зависимости от соотношения численности поколений и строения полога.

Специфическая в разных типах леса структура возобновления (подроста) была продемонстрирована для северных ельников А.А. Корчагиным (1956).

Приводимый авторами цифровой материал свидетельствовал скорее о верности других их выводов: 1) в пределах ступени толщины ствола младших поколений имеют более высокие проценты текущего прироста; 2) в пределах одного возраста процент текущего прироста

очень колеблется у деревьев различной крупности (влияние возраста и внешних условий совокупно).

К сожалению, Н.И. Баранов и К.И. Григорьев, как и более ранние авторы, не наметили вариантов возрастной структуры древостоев, специфичных для отдельных типов леса, и уточнение возрастов хозяйственных поколений для каждого типа леса, равно как и цифр, характеризующих численность и запас последних, было отодвинуто на 60-70-е годы.

Преобладание в лесоэксплуатационном фонде ельников разновозрастных древостоев на массовом материале, собранном в Архангельской, Вологодской областях и Коми АССР, показал также Н.Н. Свядлов (1961). Из 240 пробных площадей, по которым у него были данные, более чем половина имела древостои с амплитудой возраста составляющих их деревьев свыше 60 лет и лишь 15 были с одновозрастными древостоями с разницей в возрасте отдельных деревьев не более 10 лет.

Интересные данные о возрастной структуре и строении елово-пихтовых насаждений в Свердловской обл. получил А.Г. Шавнин (1959), применивший массовые учеты по пням на свежих вырубках. Связь между таксационными диаметрами и возрастом, по его данным, выражена слабо. В возрасте 21-80 лет деревья имеют диаметр 4-28 см, в возрасте 81-140 лет - 4-44 см, в возрасте 141-200 лет - 12-60 см и в возрасте 201-260 лет - 20-60 см.

В нескольких работах по изучению возрастной структуры ельников были предприняты попытки ее классификации на основании сходства в строении общих для древостоев рядов распределения числа стволов по так называемым естественным ступеням возраста (Синельщиков, 1959; Фалалеев, 1960; Гусев, 1962). „Естественные ступени возраста“ - это понятие, аналогичное хорошо известным редуцированным числам, рангам (Третьяков, 1956) или относительным диаметрам (Тюрин, 1930). „Естественную ступень возраста“ выражает собой отношение возраста дерева (группы деревьев) к среднему таксационному возрасту древостою. Сравнивая ряды распределения числа стволов по естественным ступеням возраста в древостоях с различным действительным средним таксационным возрастом, авторы, независимо от последнего, объединяли насаждения в группы по сходству рядов. Р.Г. Синельщиков (1959) выделил, например, три группы: 1) относительно одновозрастные, 2) симметрично-разновозрастные, 3) асимметрично-разновозрастные.

У относительно одновозрастных в пределах 0,9-1,1 среднего возраста сосредоточено 90% стволов, у симметрично-разновозрастных в пределах 0,7-1,2 среднего возраста - 88% стволов и у асимметрично-разновозрастных в первых пяти ступенях (от 0,8 до 1,2) - 66% стволов, остальные распределены еще между 15 ступенями.

Всего Р.Г. Синельщиковым было заложено 9 пробных площадей со сплошной рубкой деревьев. На двух древостои были относительно одновозрастными, на четырех - симметрично-разновозрастными, на трех - асимметрично-разновозрастными.

И. Гусев (1962), исследовавший ельники УІ-ХІУ классов возраста (по лесоустройству) в Архангельской обл., выделял по-добно же группы.

Большая ценность фактического материала, приведенного в работах Р.Г. Синельщикова и И.И. Гусева, а также постановки ими вопроса о классификации типов возрастной структуры несомненны. Однако методический подход нельзя признать удачным, и поскольку сами же авторы долгое время ортодоксально следовали ему (Молотков, 1966; Солодыко, 1967, и др.), пришлось выступить с его критикой (Дыренков, 1966а, 1971б).

Суть ошибок в следующем. Возраст и степень разновозрастности должны интересовать исследователя прежде всего в мерах общеприимного постоянного масштаба времени. Здесь же в пределах одного возрастная структура древостоев величина естественной ступени возраста значительно варьирует. Для древостоев с низким действительным средним таксационным возрастом распределение по естественным ступеням создает иллюзию большей разновозрастности, а для древостоев с высоким средним возрастом, напротив, — одно-возрастности. В то же время уже упомянутыми исследователями было многократно установлено обратное: в возрастной динамике древостоев начиная с известного момента с увеличением действительного среднего таксационного возраста древостоя становится значительнее его действительная разновозрастность.

Во-вторых, недостаток методики состоял еще и в том, что рассматривались в разной степени усеченные ряды распределения. При анализе такой „искаленной выборкой“ ценопопуляции нельзя сделать верных выводов о ее структуре и динамике. Поясним эту мысль подробнее.

Авторы, применявшие естественные ступени возраста, анализировали пересеченную часть древостоя. Производя сплошные перечеты деревьев с определенного минимального диаметра на высоте груди (обычно порогом перечета является 8-сантиметровая ступень толщины, т.е. 8.1 см диаметра на высоте груди), они получали заниженные данные о численности тех поколений (классов возраста деревьев), которые представлены не только древостоем, но и подростом, т.е. экземплярами, не достигшими порога перечета.

В древостоях различной возрастной структуры в отношении идентичных поколений такое занижение количественно неодинаково. Различно и само число поколений, в которых оно происходит. Наконец, не исключена возможность, что из совершенно разных полных рядов при этом получают внешне одинаковые, неполные.

Если рассмотреть распределения по „естественным“ ступеням возраста всех экземпляров как пересеченного, так и непересеченного размера, то в любом сформировавшемся разновозрастном древостое оно будет резко асимметричным, смещенным влево. Утверждения о существовании „симметрично разновозрастных“ или разновозрастных древостоев с „близким к нормальному“ распределением числа стволов по ступеням возраста были, таким образом, основаны на недоразумении.

Истоки этого недоразумения — усеченные распределения, о чем сказано выше, а также недопустимая аналогия с распределением числа стволов по ступеням толщины в нормальных древостоях и древостоях элементов леса (А. Шиффель — Н.В. Третьяков). В последнем случае возникновение распределения, близкого к нормальному, как известно, связано с законами полигенной наследуемости и экологической изменчивости габитуальных размеров одновозрастных особей в популяции. К распределению же числа экземпляров (стволов) по возрасту условия возникновения нормального распределения совершенно не подходят.

Большое методическое значение для изучения структуры и динамики разновозрастных древостоев имела работа П.В. Горского (1962а). Им убедительно показано, что модальные насаждения северных ельников по закономерностям строения не могут быть приравнены к нормальным. П.В. Горским подробно и основательно изложена методика составления таблиц хода роста разновозрастных насаждений. Применение таксации по элементам леса позволяет принять во внимание и отразить средний вариант истории всех поколений разновозрастного древостоя. П.В. Горский (1962а, 1962б) впервые четко показал необходимость применения разных оценок и методов к анализу динамики древостоев (главным образом по данным небольших пробных площадей) и лесных массивов (главным образом статистическими методами). Он подчеркнул очень важную мысль: устойчивость средних таксационных показателей лесных массивов спонтанной тайги выше, чем у отдельных древостоев.

Таково было состояние вопроса к началу наших исследований ельников (1962 г.), которые можно отнести к популяционно-му уровню биологических систем. И здесь, и в дальнейшем мы останавливаемся на них наиболее подробно, во-первых, потому, что закономерности структуры, динамики и эволюции, действующие на популяционном уровне, образуют своего рода ядро закономерностей надпопуляционных систем — фитоценозов и биогеоценозов (Шмальгаузен, 1968; Мазинг, 1969), во-вторых, потому, что именно они имеют главнейшее отношение к решению хозяйственной проблемы — созданию биологических основ современных рубок главного пользования.

Большая часть работ лесоводов и ботаников, выполненных до середины 60-х годов на Европейском Севере, как и более ранних, носила первичный, инвентаризационно-описательный характер.<sup>1</sup> Но для некоторых из них, посвященных широкому кругу проблем, становится характерным глубокий динамический, структурно-функциональный подход. В этом смысле значительный вклад в познание северных ельников внесли исследования П.Л. Богданова (1952),

<sup>1</sup> Полное представление об исследованиях, выполненных на уровне растительных сообществ, можно получить по обзорам В.Д. Александровой (1969) и В.И. Василевича (1969, 1972), а об исследованиях типов леса — по нашему обзору (Дыренков, Чертов, 1975).

В.И. Вишайкина (1953), А.А. Корчагина (1954, 1956), Н.И. Пьяченко (1955, 1957), А.А. Молчанова и И.Ф. Преображенского (1957), А.Н. Паршевникова (1957), А.Я. Орлова (1960), В.Г. Карпова (1961, 1962, 1965), А.А. Ниценко (1961).

Новые экспериментальные материалы не поколебали основ двух наиболее важных для темы нашего исследования динамических комплексов, сложившихся в предвоенные годы: об эндоэкогенетических сменах сообществ при постепенном заболачивании и посткатастрофических, восстановительных сменах в связи с лесными пожарами.

Значительную страницу в таежное лесоведение вписали коллективы исследователей, руководимые И.С. Мелеховым, — инициатором и организатором всестороннего изучения типов вырубок и гарей (Мелехов, Голдобина, 1947; Мелехов, 1959а, 1959б, 1960а, 1960б, 1962а, 1962б, и др.).

Литература, посвященная этим первым фазам (этапам) восстановительных смен, теперь огромна (см., например, „Типология вырубок...“, 1974). На основе изучения связи типов вырубок с типами леса И.С. Мелехов (1970) пришел к успешно развиваемой им концепции динамической лесной типологии, очень близкой к генетической классификации типов леса — направлением, связанным в СССР с именем Б.П. Колесникова (1956, 1958, 1963, 1974). В духе этих двух по существу идентичных подходов и с учетом зарубежного опыта мы строили с самого начала программу и методику исследований на уровне растительных сообществ и биогеоценозов.

## 2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЕЛЬНИКОВ

Структура, понимаемая в широком смысле слова (см., например, Мазниг, 1969), анализировалась с применением модифицированных автором лесотипологических и лесотаксационных (биометрических) методов. Изучались возрастной состав и дифференциация особей по размерам и типам роста в ценопопуляциях деревьев; видовой состав, друсьность, синузидальное сложение фитоценозов с господством ели и вторичных, производных от них сообществ; мозаика местообитаний фитоценозов и ценопопуляций в пределах мезоэкосистем — лесных массивов.

Конкретные лесные биогеоценозы — это лишь звенья непрерывного процесса, выражающего саморазвитие биогеоценозического покрова земли (Сукачев, 1964). Циклическая возобновительная динамика фитоценозов и различные разновидности сукцессий лесных биогеоценозов протекают одновременно.

Выбор круга понятий, терминов и курса теоретической разработки классификации лесных сообществ и экосистем и их динамики мы сделали в пользу основополагающих работ по лесоведению В.Н. Сукачева (1964, 1975), работ по классификации сукцессий А.П. Шенникова (1964) и А.А. Нищенко (1965) и генетической классификации типов леса Б.П. Колесникова (1956, 1958 и др.), аккумулирующей и то, и другое.

Исследования проведены на обширной территории европейской части таежной зоны (рис. 3). Здесь еловые леса занимают около 50% лесопокрываемой площади (32 млн. га), причем к началу нашей работы спелые и перестойные ельники составляли и по запасу, и по площади несколько более 60% лесоэксплуатационного фонда. Основные районы наших полевых исследований равномерно и полно представляют средне- и кжжотаежную части названного региона.

### 2.1. Районы и объекты

При выборе основных районов исследований мы руководствовались необходимостью дать характеристику самых типичных для таежной зоны европейской части СССР лесотипологических объектов, т.е. требованием репрезентативности. При этом было необходимо, чтобы в каждом из районов имелись значительные по площади массивы впервые осваиваемой промышленной эксплуатацией спонтанной тайги и по возможности разнообразные объекты, характеризующие прошлое хозяйство в ельниках. Посвящая свою работу в основном равнинным ельникам, мы должны были хотя бы частично захватить пред-



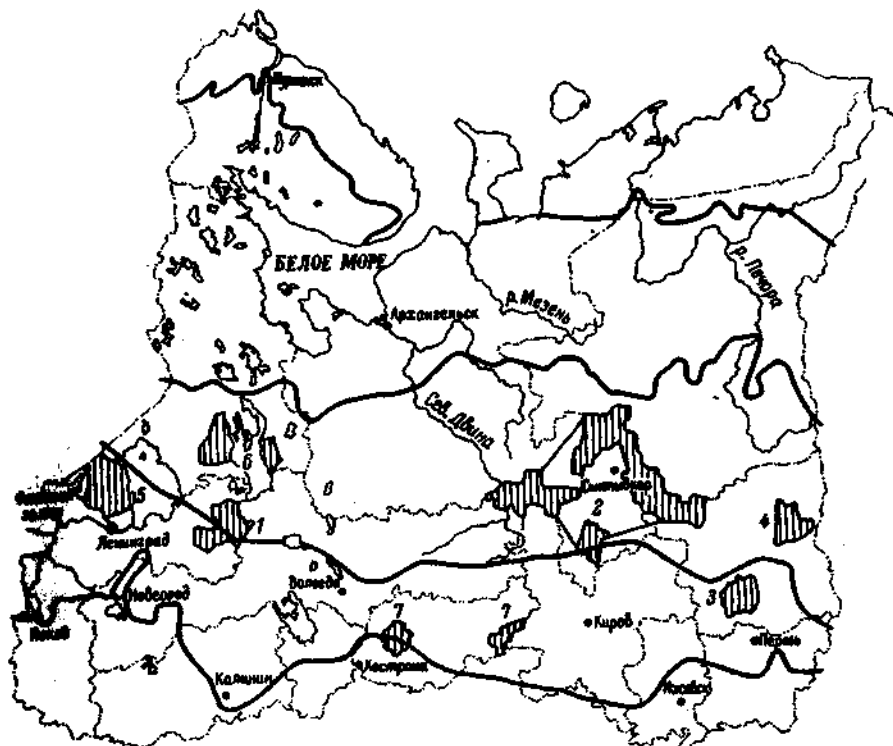


Рис. 3. Схема расположения районов исследования.

1 - Вепсовская возвышенность (ВВ), 2 - Средняя Вычегда-Верхняя Кама (СВ), 3 - правобережное Среднее Прикамье (СП), 4 - Вятское Предуралье (ВП), 5 - Карельский переиеек (КП), 6 - Южная Карелия (ЮК), 7 - Костромская обл., Галич-Поназырево (ГП). Жирными линиями показаны границы лесорастительных подзон.

горные и горные с тем, чтобы отметить возможные в тайге крайности экологической амплитуды местообитаний.

В географическом плане важно было иметь возможность зонального (подзонального) сравнения, а также сопоставления объектов, принадлежащих к различным провинциальным подразделениям территории. Чтобы соблюсти все это, мы воспользовались данными геоботанического (1947), физико-географического (1968) и лесорастительного (Курнаев, 1973) районирования СССР, а также проанализировали материалы учета лесного фонда РСФСР (Лесной фонд РСФСР... 1962) и соответствующие лесные сводки (Цепляев, 1961). Удалось подобрать районы и объекты исследований, представляющие определенную географическую сеть. Исследованиями охвачена вся подзона средней тайги от Балтики до Урала с ландшафтами от равнинных и холмистых водораздельных пространств до предгорий вклю-

чительно. По долготе — с отступлением на север почти до границы с северной тайгой (в Коми АССР) и на юг до той полосы южно-таежной подзоны, где уже явно проступают некоторые черты подзоны хвойно-широколиственных лесов (подтайги) — в Среднем Прикамье (Пермская обл.).

На рис. 3 показаны границы лесорастительных подзон, согласованные по ряду литературных источников (Цинзерлинг, 1932; Геоботаническое районирование СССР, 1947; Юргенсон, 1958; Яковлев, Воронова, 1959; Ниценко, 1964; Корчагин, Нейштадт, 1966; Мелехов и др., 1966; Жуков, Шиманюк, 1966; Колесников, Шиманюк, 1969; Курнаев, 1973).

Основные районы, в которых выполнен весь комплекс работ: 1) Велсовская возвышенность (ВВ); 2) бассейн среднего течения р. Вычегды и верхнего течения р. Камы („Средняя Вычегда“) (СВ); 3) правобережное Среднее Прикамье (СП); 4) Вишерское Предуралье (ВП).

Дополнительные районы, где выполнены исследования по одному или нескольким вопросам: 5) Карельский перешеек (КП), 6) Южная Карелия (ЮК), 7) Костромская обл.: Галич-Поназырево (ГП).

Согласно „Физико-географическому районированию СССР“ (1968), исследования выполнены в ландшафтах лесной зоны Русской равнины, за исключением района ВП, относящегося к Северо-Уральской области Новоземельско-Уральской горной страны (провинция Печорское Предуралье). В лесной зоне Русской равнины район ВВ относится к северной части Валдайской провинции, район СВ — к юго-восточной части Мезенско-Двинской и к северной части провинции Северные Увалы. Район СП полностью принадлежит к Вятско-Камской провинции.

Согласно лесорастительному районированию СССР (Курнаев, 1973), все районы наших исследований относятся к зоне хвойных лесов в Евразийской области лесов умеренного пояса. Район ВВ расположен на границе средней и южной тайги в восточной части Скандинавско-Русской провинции, район СВ — в средней тайге центральной части провинции Восток Русской равнины, район СП — в южной тайге восточной части той же провинции. Район ВП принадлежит к средней тайге Уральской провинции.

Во всех районах исследований мы стремились, просмотрев полный десотипологический спектр, подробно исследовать по крайней мере два основных коренных типа еловых лесов, занимающих наибольшую долю площади водораздельных местообитаний и характеризующих основной фон мозаики биогеоценотического покрова.

## 2.2. Исследования структуры и динамики древостоев

В каждом из лесхозов, на территории которых предполагалось проводить натурные работы, по материалам таксационных описаний последнего лесоустройства были составлены таблицы, отражающие

средние таксационные показатели древостоев, отнесенных к У и старшим классам возраста. При составлении этих таблиц использована статистическая выборка по двум основным (в районе исследования) типам леса с объемом от 10 до 30% по площади от лесоэксплуатационного фонда ельников.

Средние таксационные характеристики и меры варьирования основных таксационных показателей были использованы в дальнейшем при выборе маршрутов рекогносцировочных обследований крупнейших массивов еловых лесов и мест закладки пробных площадей (как в древостоях, так и на вырубках). Статистические выборки составлены в 11 лесхозах; площадь их составляет около 7% территории, которую мы пытались охарактеризовать своими исследованиями.

В лесхозах был сделан анализ таксационных таблиц классов возраста с особым вниманием к распределению по классам возраста площади и запаса еловых (елово-пихтовых) древостоев. По основным районам исследований этот анализ охватил площадь 1777,3 тыс. га ельников, что составляет более 8% площади всех ельников средне- и южнотаежной подзон европейской части РСФСР.

Строение и возрастная структура еловых древостоев изучались методом пробных площадей и путем таксации выделов при маршрутных обследованиях крупнейших массивов еловых лесов. Места закладки пробных площадей намечались предварительно по таксационным описаниям с учетом средних характеристик древостоев, полученных после обработки статистических выборок (табл. 2). Затем производился осмотр и глазомерная таксация выдела, и при близких значениях к средним тех показателей, которые определяются достаточно точно при глазомерной таксации (средние диаметр и высота), выбор считался удачным.

Вопрос о размере пробной площади мы решали, исходя из теоретических требований к точности таксации по элементам леса (Третьяков, 1927, 1956): в сплошном перечете должно быть не менее 250 стволов древостоя основного элемента леса. Поэтому при числе деревьев с диаметром на высоте груди более 6 см 600-1300 на 1 га и доле древостоя основного элемента леса более 40% (по числу стволов) размеры пробных площадей вначале определялись от 0,25 до 1 га. Затем мы убедились в преимуществе во всех отношениях крупных пробных площадей — 1 га и более — из-за необходимости применения анализа двумерных распределений числа особей и запаса по ступеням толщины (4 см) и 40-летним разрядам возраста.

Во всех случаях пробные площади закладывались в глазомерно определенных границах одного фитоценоза и их лесотипологическая принадлежность определялась на основании специальной методики (см. далее).

Ряд пробных площадей был заложен в древостоях перед рубкой с последующим (после рубки) определением возраста всех деревьев путем подсчета годичных слоев на пне. На этих пробных площадях были изучены внешние признаки возраста деревьев и методи-

Средние величины таксационных показателей еловых древостоев в районе СВ по классам возраста (обработка материалов лесоустройства)

Классы возраста древостоев	Ельник черничный					Ельник долгомошный				
	средний диаметр (см)	средняя высота (м)	плотность	запас (м <sup>3</sup> /га)	доля в составе лис- твенных пород (%)	средний диаметр (см)	средняя высота (м)	плотность	запас (м <sup>3</sup> /га)	доля в составе лис- твенных пород (%)
У	17.0	17.0	0.72	156	23	16.0	14.8	0.60	124	28
У I	18.0	18.4	0.78	204	25	16.3	15.7	0.58	137	7
У II	20.1	18.1	0.65	186	17	17.7	16.6	0.58	133	12
У III	21.3	19.0	0.63	178	9	16.6	16.9	0.54	129	10
У X	20.9	18.6	0.58	159	6	16.8	14.9	0.55	113	10
X и выше	20.0	18.0	0.58	148	3	16.8	17.0	0.62	120	8
V (%) (в пределах класса воз- раста)	10	11	20	23	1	12	11	12	28	1

чески решен вопрос о возможности глазомерного его установления (Дыренков, 1970б). Возможность ориентировочного определения возраста по внешним признакам была уже показана исследователями (Воропанов, 1950; Хаустов, 1955; Баранов, Григорьев, 1955). Однако необходимые статистические оценки возможной точности как результата опыта (интуиции) наблюдателей, так и однозначного применения рекомендуемых для определений внешних признаков сделаны нами впервые.

Было показано, что в средней и южной тайге возраст древостоев можно определять с точностью до 0,5 класса возраста ( $\pm 10$  лет), а возраст отдельных деревьев — с точностью до 2 классов возраста ( $\pm 40$  лет) (Дыренков, 1970б).

Стало ясно, что при необходимости детальной сплошной перечислительной таксации разновозрастного древостоя ельников Севера следует применять разряды возраста не менее чем 40-летние. Это совпало с более ранними рекомендациями П.В. Горского (1962а) и В.Н. Валяева (1963).

Для точного анализа возрастной структуры и строения полога древостоев на каждой пробной площади не менее чем у 50 учетных деревьев измерялись высота, вертикальная протяженность и два взаимно перпендикулярных поперечника кроны, определялся (с помощью возрастного бурава Djos) возраст и текущий (средний периодический за последние 10 лет) прирост по диаметру.

При подсчете годовичных слоев на пнях спиленных деревьев измеряли диаметр и определяли возраст, соответствующие так назы-

Средние величины таксационных показателей еловых древостоев в районе СВ по классам возраста (обработка материалов лесоустройства)

Классы возраста древостоев	Ельник черничный					Ельник доломощный				
	средний диаметр (см)	средняя высота (м)	полнота	запас (м <sup>3</sup> /га)	доля в составе лис- твенных пород (%)	средний диаметр (см)	средняя высота (м)	полнота	запас (м <sup>3</sup> /га)	доля в составе лис- твенных пород (%)
У	17,0	17,0	0,72	156	23	16,0	14,8	0,60	124	28
УI	18,0	18,4	0,78	204	25	16,3	15,7	0,58	137	7
УII	20,1	18,1	0,65	186	17	17,7	16,6	0,58	133	12
УIII	21,3	19,0	0,63	178	9	16,6	16,9	0,54	129	10
IX	20,9	18,6	0,58	159	6	16,8	14,9	0,55	113	10
X и выше	20,0	18,0	0,58	148	3	16,8	17,0	0,62	120	8
V (%) (в пределах класса воз- раста)	10	11	20	23	-	12	11	12	28	-

чески решен вопрос о возможности глазомерного его установления (Дыренков, 1970б). Возможность ориентировочного определения возраста по внешним признакам была уже показана исследователями (Вороланов, 1950; Хаустов, 1955; Баранов, Григорьев, 1955). Однако необходимые статистические оценки возможной точности как результата опыта (интуиции) наблюдателей, так и однозначного применения рекомендуемых для определений внешних признаков сделаны нами впервые.

Было показано, что в средней и южной тайге возраст древостоев можно определять с точностью до 0,5 класса возраста ( $\pm 10$  лет), а возраст отдельных деревьев — с точностью до 2 классов возраста ( $\pm 40$  лет) (Дыренков, 1970б).

Стало ясно, что при необходимости детальной сплошной перечислительной таксации разновозрастного древостоя ельников Севера следует применять разряды возраста не менее чем 40-летние. Это совпало с более ранними рекомендациями П.В. Горского (1962а) и В.Н. Вальева (1963).

Для точного анализа возрастной структуры и строения полога древостоев на каждой пробной площади не менее чем у 50 учетных деревьев измерялись высота, вертикальная протяженность и два взаимно перпендикулярных поперечника кроны, определялся (с помощью возрастного бурава Djos) возраст и текущий (средний периодический за последние 10 лет) прирост по диаметру.

При подсчете годичных слоев на пнях спиленных деревьев измеряли диаметр и определяли возраст, соответствующие так назы-

исаемому периоду угнетения, или периоду начальной задержки роста. Это делалось в тех случаях, когда ширина годичных слоев в центральной части среза была несоизмеримо мала по отношению к нормальной их ширине и зона периода угнетения легко выделялась по первому зрительному впечатлению. Часть учетных деревьев раскрывали для полного анализа хода роста по правилам таксации отдельного дерева (Третьяков, 1956; Анучин, 1971).

На части пробных площадей в типичных девственных древостоях в целях подробного изучения характера смешения возрастных групп, участия в создании вертикальной и горизонтальной сомкнутости леса производилась сплошная съемка древостоев на минимальной площади выявления растительной ассоциации [по В.Н. Сукачеву, Сб. Зонны (1961) — около 400 м<sup>2</sup>] с последующей рубкой и точным определением возраста всех деревьев.

Учет естественного возобновления древесных пород проводился по группам высот: до 0,50 м, 0,51–1,50 м, 1,51–3,0 м и свыше 3,0 м, и по категориям жизнеспособности: жизнеспособный, сомнительный и усохший. Общая площадь учетных лент по периметру пробной площади или площадок (размером 2 x 2 м, расположенных в систематическом порядке) составляла не менее 400 м<sup>2</sup>. На каждой пробной площади у 20–50 экземпляров подроста определяли возраст и прирост (по высоте и диаметру у шейки корня) за последние 5 и 10 лет, а также общую высоту и диаметр у шейки корня и на высоте груди.

На пробных площадях, заложенных в древостоях, пройденных разрывными рубками с давностью до 60 лет, кроме уже названных работ производился тщательный учет следов рубки (учет по пням интенсивности и характера выборки) и последующего отпада (с разделением его на свежий и давний).

Главным объектом анализа структуры ценопопуляций являлись двухмерные таблицы распределения числа экземпляров, древесного запаса и прироста [определяемого по методам В. Джурджу (1957, 1964) и М.Л. Дворецкого (1964)] по условно одновозрастным 10-летним поколениям (разрядам возраста) и ступеням толщины 10-сантиметровым разрядам диаметра на высоте груди). Этот прием вытекает из концепции Н.В. Третьякова (1929, 1956) об элементе леса — определенном биологическом единстве и вместе с тем породной статистической совокупности.

Концепция Н.В. Третьякова была развита нами: элемент леса рассматривался как условно одновозрастная часть (поколение<sup>1</sup>) це-

<sup>1</sup> В близком по смыслу определении поколения, данным И.В. Семеновичиным (1967), отражается, кроме того, желание не связывать исследователя жестко закрепленными границами разрядов возраста, а следовать естественным перегибам непрерывного распределения числа экземпляров по возрасту. Практически это неосуществимо без сплошной рубки древостоя на значительной площади, а кроме того, при рассмотрении совокупности древостоев требуется синхронизация материалов, полученных в разное время.

других порядков сопряжены с 11-, 30-, 80-летними колебаниями прироста деревьев. В этой последовательности усложняется их возрастная структура, но строение сохраняется близким к нормальному (Яковлев, 1975:90). Предлагается и „диктуемые лесохозяйственной целесообразностью“ поколения леса выделять, основываясь на названных порядках. С этим нельзя согласиться, по крайней мере до тех пор, пока не будет убедительно доказана возможность удовлетворительного прогноза прироста и возобновления на основе анализа соответствующих гармоник. Кроме того, нельзя уходить от реальной оценки действительной возможности установления возраста деревьев с абсолютной точностью при исследованиях, выполняемых на популяционном уровне, и в особенности в практической хозяйственной деятельности.

Конечно, в исследованиях с принятыми разрядами возраста вековая ритмика учитывается как макрофон, а гармоники с амплитудами, меньшими, чем разряд возраста, следует иметь в виду в составе причин флуктуации средней линии развития, обусловленной в основном фитоценологическими (внутренними) причинами.

Все ранее названные элементы методики к началу нашей работы были в принципе известны. Новым приемом был анализ двухмерных распределений по возрасту и размерам деревьев, составляющих разновозрастной древостой, с включением „неперечетной части“ последнего (подроста). Он был применен нами впервые (1962 г.), а затем использовался во многих работах лесоводов ленинградской школы [например, А.Д. Волков (1967); С.С. Зяченко (1970); Д.П. Столяров, В.Г. Кузнецова (1973, 1974), и др.].

К анализу двухмерных распределений нами применялись различные приемы математической статистики (Дыренков, 1966а, 1969, 1971в, 1973а, 1974б), теории информации (Дыренков, 1969, 1970а), теории множеств (Дыренков, Волков, 1971; Волков, Дыренков, 1971) и теории случайных процессов (Дыренков, Горовая, 1980), а также метод графической интерпретации моделей (Дыренков, 1966а, 1971г). Для расчетов использованы специальные программы, составленные для последовательно сменявшихся за эти годы друг друга поколений вычислительных машин: „Проминь“, „Минск-22“ и „ЕС 1020“.

Для выявления всех возможных вариантов возрастной структуры и строения древостоев эксплуатационного фонда ельников и их представленности по площади во всех основных районах работ были проведены специальные маршрутные обследования крупных еловых массивов. Каждый маршрут прокладывался с учетом требований методики лесотипологических исследований (пересечение водоразделов с полной гаммой типов леса) и с расчетом пересечь возможно большее число выделов с древостоями — объектами основного исследования.

Все выделы были протаксированы по элементам леса, получили лесотипологическую привязку и были отнесены к тому или иному варианту возрастной структуры и строения.

Варианты возрастной структуры вначале были намечены с использованием опыта более ранних исследований (Комин, 1963; Комин, Семечкин, 1970) и стройных дедуктивных схем (Backer, 1934; Leibundgut, 1959). Затем были обоснованы элементы оригинальной классификации (Дыренков, 1966а, 1966б, 1971а; Дыренков, Шергольд, 1973).

Для изучения устойчивости и роста остатков древостоя, тонкомера и подроста ели (а также формирования новых ценозов в процессе восстановительных смен, что относится уже к ценоотическому и биогеоценоотическому уровням исследований) закладывались пробные площади на вырубках. При их закладке сделаны сплошные перечеты срубленного древостоя (по пням) с распределением деревьев по 2-сантиметровым ступеням толщины. Отдельно учитывались деревья, спиленные и брошенные у пня, поваленные и сломанные при лесосечных работах, последующий отпад (с разделением на сухостой, ветролом, ветровал и с учетом повреждений вредителями и болезнями). Для получения таксационной характеристики вырубленных древостоев перечень по пням трансформирован (с округлением до 4-сантиметровых ступеней) в перечень по диаметру на высоте груди. Трансформация осуществлялась по специально составленным нами таблицам, отражающим соотношение диаметра дерева у пня с диаметром на высоте груди (по данным перечетов в древостоях). Содержание таких таблиц хорошо согласуется с данными табл. 75 и 76 „Справочника таксатора“ (Третьяков и др., 1952).

Подрост и последующее возобновление учитывались на тщательно очищенных от порубочных остатков лентах (по всему периметру пробной площади) или на систематически расположенных учетных площадках с общей площадью не менее 400 м<sup>2</sup>. Для изучения изменений прироста у сохранившихся на корню деревьев и подроста на вырубках более чем 5-летней давности брались модельные деревья в числе 10 на каждую ступень толщины (на момент учета) и по 20-30 на каждую группу высот (у подроста). У каждого экземпляра определяли размеры ствола и кроны, возраст, анализировали годичный прирост по высоте за все годы после рубки, а также за 5 и 10 лет до рубки. Для измерения же прироста по диаметру (на высоте груди) выливался кружок (или брались возрастным буровом керны), на котором ширина годичных слоев измерялась по двум взаимно перпендикулярным направлениям под микроскопом МБС-1, а в последние годы - на приборе Эклунда. В результате ретроспективного анализа по приросту и материалам перечетов устанавливалась действительная численность тонкомера и подроста различных учетных групп в год рубки, а также производилось перераспределение моделей по размерам в год рубки для последующей статистической обработки.

Совместная статистическая обработка данных дендрохронологического анализа моделей и полного анализа хода роста модельных деревьев, выполненного обычными таксационными методами (Третьяков, 1956; Аночин, 1971), позволили определить период максимального „почвенно-светового“ прироста и темпы его изменения у



различных категорий деревьев. Достоверность различий в величине и характере прироста (по начальным, в год рубки размерам и возрасту) проверялась путем статистической оценки различия средних величин с применением критерия Стьюдента.

Ряд пробных площадей заложен на свежих вырубках при проведении нами (с 1962 г.) экспериментальных рубок главного пользования: выборочных и сплошных с сохранением на корню жизнеспособного тонкомера и подроста (Дыренков, 1966б; Дыренков, Циргольд, 1973). Эти пробные площади превращены в стационары для наблюдений за древостоями и каждым деревом индивидуально (деревья пронумерованы). Здесь последовательные сплошные перемеры сохранившейся при рубке на корню части древостоя и подростка производились первые три года после рубки ежегодно, а затем периодически не реже одного раза в пять лет.

При наблюдениях на постоянных пробных площадях были выявлены признаки тех устойчивых и жизнеспособных экземпляров подростка и тонкомерных деревьев (с диаметром до 20 см), которые способны выжить и успешно расти на вырубках, после того как вырублен сплошь материнский древостой. Специально исследовали смертность в период временной физиологической депрессии у этих елей в первые годы после рубки, особенности роста. Был обнаружен эффект концентрации элементов питания в сохранившейся в первый момент после рубки хвое и описаны некоторые механизмы индивидуальной устойчивости ели при резком изменении экологических условий (Дыренков, 1967б; Дыренков, Глатцель, 1976а, 1976б). Прогноз выживания, сделанный для подростка и тонкомера ели в момент рубки, проверялся на постоянных пробных площадях в течение 15 лет.

### 2.3. Лесотипологические исследования

Лесотипологические описания делались вначале применительно к "Методическим указаниям к изучению типов леса" (Сукачев, Зонн, 1951) по подробным бланкам, изданным в ЛенНИИЛХ под редакцией проф. А.В. Давыдова. К 1973 г. были разработаны принципы и основные положения новой методики лесотипологических исследований. Они доложены на координационном совещании во ВНИИЛМ, на Симпозиуме по использованию классификаций типов леса в Свердловске (Дыренков, Чертов, 1973б) и на Втором Всесоюзном совещании по лесной типологии в Красноярске (Дыренков, Чертов, 1973а; Дыренков и др., 1973) как вариант комбинированного метода выделения основных лесотипологических единиц [серий типов лесных биоценозов в нашем понимании или типов леса по Б.П. Колесникову (1958, 1974 и др.)].

Их выделение осуществляется аналитическим путем на основе массового материала (описаний), собранного в пределах однородного по климатическим условиям района (лесорастительного района или лесорастительного округа, см. Дыренков, 1974а). Сбор данных производится на 2-3 ключевых участках и при маршрутных обсле-

дованиях. Территория участка включает лесные ландшафты, которые являются преобладающими по занимаемой площади и специфическими для района. Наиболее выразительное и полное представление о лесотипологической структуре территории дают большие, в несколько километров, трансекты (профили). Основная цель маршрутных исследований на ключевых участках – выявление всех типов лесных местообитаний и соответствующих им растительных сообществ, установление диагнозов и средних характеристик выделяемых на основе этих материалов лесотипологических единиц, подбор совокупности объектов, характеризующих возрастную динамику, восстановительные смены растительных сообществ и биогеоценозов, а также структуру биогеоценологического покрова лесного массива и ее вековую динамику.

Каждый участок (биогеоценоз) описывается значительной совокупностью признаков своих компонентов: экотопа и растительности. Исходят из представления о биогеоценозе как многомерной стохастической системе (Фрей, 1970 и др.), которую можно описать как множество  $S = \{A, R\}$ , где  $A = \{\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n\}$  – множество элементов, а  $R = \{r_{ij}\}$ ,  $(i, j = 0, 1, \dots, n)$  – множество связей между элементами (Буш, Буш, Дыренков, 1975). В специально разработанных бланках ЛенНИИЛХ фиксируется более 90 признаков, учитываемых с различной точностью. С наибольшей ожидаемой точностью определяются таксационные показатели древостоя (инструментально, например сумма площадей сечений на высоте груди всех деревьев, с точностью около 7%), с наименьшей – оценки покрытия травяно-кустарничкового яруса при малом общем покрытии (до 25%). Особенностью полевой методики является обязательность одновременного получения на „точке“ всех признаков, записанных в бланк, и отбора почвенных образцов для аналитических исследований.

После обработки собранного в поле материала производится выделение основных лесотипологических единиц: 1) сортировка описаний по признакам экотопа; 2) сортировка описаний по признакам растительности; 3) выделение основных единиц с помощью перекрестно-разделительной таблицы:

Описания, отнесенные к  $N$ -ой группе растительных сообществ и  $M$ -ой группе местообитаний, т.е. находящиеся в одной клетке перекрестно-разделительной таблицы, составляют образ основной лесотипологической единицы. Проверка однородности (содержания) последней производится по совокупностям признаков отнесенных сюда описаний: по классу бонитета древостоев, по бальной оценке степени увлажнения и активного богатства почвы (по методике Раменского с сотр., 1956), по статистической оценке показателей распределения отдельных признаков, в том числе аналитических признаков почв.

Для оценки потенциальной продуктивности (по древостоям) используются некоторые таксационные показатели, как традиционные (средняя высота, общий запас в определенном возрасте), так и входящие в употребление в последние годы. По мнению большинства исследователей продуктивности древостоев (Mitteilungen., 1967), наиболее приемлемы для этой цели такие показатели, как верхняя вы-

и средний общий прирост древостоя. Нами принят при определении обоих показателей фиксированный возраст 80 лет, а кроме того по хвойным породам - 100 лет, по лиственным - 60 лет.

Приведение к названным возрастам всех таксационных показателей - и традиционных, и новых - осуществлялось по таблицам хода роста (Третьяков и др., 1952, 1965; Козловский, Павлов, 1967, и др.) и местным стандартным таблицам полнот и запасов (Мошкарин и др., 1965; Разин и др., 1968, и др.).

Выделенные типы леса и их характеристики сопоставлялись с применяемыми в лесоустроительных схемах (находящих практическое применение в технической документации). Делалась необходимая "связка" для возможности обзора массовых материалов лесоустройства. Для целей научного анализа индивидуальных объектов и их классификации как типов лесных биогеоценозов применялись только собственные данные.

При описании структуры, в частности горизонтального расчленения "парцеллярная структура биогеоценоза", использованы все необходимые указания авторов оригинальных понятий и терминов (Дыдыкин и др., 1964; Мелехов и др., 1965; Шмитхюэен, 1966, и др.).

В Ленинградской обл. в основном районе работ - Велсовской выщепленности (индекс ВВ) - исследования выполнялись на территории Капшинского лесхоза (Ребово-Конечное и Хундольское лесничества) и Винницкого лесхоза (Ладвинское и Курбинское лесничества). Кроме того, район ВВ характеризуют данные, собранные в Харисово-Судском лесхозе Вологодской обл. (Колошемское лесничество). В качестве дополнительного материала используются данные, полученные в Выборгском, Лесогорском, Сосновском, Роштинском лесхозах Карельского перешейка (КП), а также в Тихвинском и Ефимовском лесхозах восточной части Ленинградской обл.

В основном районе работ, названном "Бассейны среднего течения р. Вычегды и верхнего течения р. Камы" (индекс СВ) исследования выполнялись в Архангельской обл. в Котласском лесхозе (Вычегдское лесничество), Лимендском лесхозе (Черемушское лесничество), Яренском лесхозе (Нюбское лесничество), Ерогодском лесхозе (Ерогодское лесничество); в Коми АССР в Микуньском лесхозе (Микуньское лесничество), Железнодорожном лесхозе (Сереговское лесничество), Айкинском лесхозе (Шежамское лесничество), Корткеросском лесхозе (Корткеросское и Позтыкеросское лесничества); в Пермской обл. в Гайнском и Веслянском лесхозах.

В районе Вишерское Предуралье (индекс ВП) все работы были выполнены на территории Красновишерского лесхоза (Верх-Язвенское, Говорливское и Песчанское лесничества) Пермской обл.

Район Правобережное среднее Прикамье (индекс СП) характеризуют данные, собранные также исключительно в Пермской обл.: в Юзвенском (Пожвинское и Чермоозское лесничества) и Ильинском лесхозах.

Анализ распределения площади еловых (елово-пихтовых) древостоев по классам возраста в пределах типов леса выполнен по материалам лесоустройства. Он характеризует в районе ВВ площадь

229,6 тыс. га, в районе СВ – 316,5 тыс. га, в районе ВП – 995,2 тыс. га, в районе СП – 125,0 тыс. га.

Для определения представленности вариантов возрастной структуры древостоев в малонарушенных лесных массивах были предприняты маршрутные обследования. Протяженность трех маршрутов в районе ВВ составила 69 км (обследовано 5,9 тыс. га), в районе СВ длина семи маршрутов была 120 км (15,0 тыс. га), в районе ВП – 2 маршрута (50 км, 6,8 тыс. га), в районе СП – 2 маршрута (32 км, 6,3 тыс. га).

Для выделения (или определения) типов леса по методике ЛенНИИЛХ в Ленинградской и Вологодской областях выполнено 363 полных лесотипологических описаний, в Архангельской обл. и Коми АССР – 54 и в Пермской обл. – 120.

Для изучения возрастной структуры и строения древостоев, хода роста отдельных поколений и деревьев заложены таксационные пробные площади.

В районе ВВ (Калшинский, Винницкий, Борисово-Судский лесхозы) – 11 проб, в том числе 3 со сплошной рубкой древостоя и 4 постоянных (в резервате „Велесский лес“). Общая площадь проб 7,9 га.

В районе СВ (Ерогодский, Лимендский, Микуньский, Железнодорожный, Яренский, Корткеросский лесхозы) – 63 пробы, в том числе 41 – на свежих вырубках, 4 – со сплошной рубкой деревьев и 8 – постоянных (с выполнением на 5 из них экспериментальных рубок). Общая площадь проб 27,4 га.

В районе ВП (Красновишерский лесхоз) – 12 пробных площадей, в том числе 2 – со сплошной рубкой. Общая площадь 9,7 га.

В районе СП (Юсьвенский и Ильинский лесхозы) – 11 пробных площадей, в том числе 3 со сплошной рубкой деревьев и 4 постоянных. Общая площадь 12,3 га.

На 8 из 16 постоянных пробных площадей учитывались результаты экспериментальных рубок, выполненных на площади около 84 га.

Всего заложено 97 таксационных пробных площадей (57,3 га), в том числе 12 со сплошной рубкой деревьев, на которых исследовано более 1,6 тыс. модельных и учетных деревьев, в том числе более 450, использованных для полного анализа хода роста ствола. Количество подроста (деревьев до 6 см в диаметре на высоте груди), использованного для определения возраста и прироста по высоте, равно 4,8 тыс. экземпляров.

### 3. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ЕЛЬНИКОВ СПОНТАННОЙ ТАЙГИ

Спонтанной тайгой мы называем ту часть современного таежно-лиственного биотопа, где влияние человека на происходящие природные процессы было малоощутимым. Это территории, на которых в масштабах крупных лесных массивов ни разу не осуществлялась эксплуатация лесов промышленными методами и на которых не распространялись процессы преобразований ландшафта, связанные с разработкой других природных ресурсов, строительством или промышленным загрязнением окружающей среды. Рассмотрим самые характерные для каждого из районов исследований сообщества ельников и их древостои, принадлежащие наиболее представленным по площади типам леса и вариантам возрастной структуры.

Репрезентативность объектов, подробно изучавшихся на пробных площадях, обусловлена способом их выбора: на основе предварительного статистического анализа массовых материалов лесоустройства и результатов маршрутных обследований отдельных лесных массивов. Не имея возможности привести здесь эти громоздкие материалы, дадим общую оценку коренных ельников, впервые вовлекавшихся в 60–70-е годы в промышленную эксплуатацию и составлявших основу эксплуатационного фонда таежных лесов Европейского Севера.

От 46 до 93% площади, занимаемой ельниками в отдельных средне- и южнотаежных массивах, принадлежало разновозрастным древостоям коренных (климаксовых и субклимаксовых) сообществ. Соответствующие биогеоценозы относятся преимущественно к зеленомошной и долгомошной группам типов леса.

К примеру, в районе Средней Вычегды от 75 до 90% древостоев коренных ельников по возрасту основного поколения были отнесены лесоустроителями к VII–XI классам возраста (141–220 лет). В ельнике черничном 50–60% площади принадлежало относительно разновозрастным древостоям, а в е. долгомошном до 90% — абсолютно разновозрастным (табл. 3). По данным табл. 3 можно сделать заключение об очень стабильной средней характеристике климаксовых древостоев в пределах типа леса. Однако не надо забывать, что в представленной выборке (13 пробных площадей) участвуют древостои, подобранные близко к модальным характеристикам, полученным заранее по данным статистического анализа массовых материалов лесоустройства. Таким образом, несколько сужена действительная амплитуда признаков в угоду повышения точности получения средних характеристик. В приводимых ниже описаниях во избежание искаженных представлений даны примеры, характеризующие как типичный случай, так и возможные крайности.

Таблица 3

Характеристика пробных площадей, заложенных в чернично-долгомошном ельнике в бассейне р. Вычегды, абсолютно разновозрастные древостой

№ пробной площади	Состав по породам	Средние для ели		Число стволов на 1 га (в том числе ель)	Абсолютная полнота (м <sup>2</sup> /га) (в том числе ель)	Запас (м <sup>3</sup> /га) (в том числе ель)	Преобладающее по запасу поколение (лет)	Абсолютная амплитуда возраста (лет)	Число подростов (тыс. экз./га) (только ель)
		диаметр (см)	высота (см)						
10	9.9Е0.1Бед.П	18	16	1235(1165)	28.2(27.9)	242(239)	160-200	65-290	3.85
11	9.2Е0.8Бед.П	16	15	1125(1070)	22.9(21.1)	178(266)	160-200	85-225	3.73
12	9.8Е0.2Пед.С	15	14	1250(1210)	22.4(21.9)	196(190)	Св. 200	80-422	3.00
13	9.1Е0.9Бед.П	17	16	760(710)	17.4(15.8)	149(135)	Св. 200	85-313	2.53
14	9.6Е0.2В0.2П	16	14	1100(1045)	21.7(20.3)	189(181)	Св. 200	60-270	5.18
15	9.5Е0.5Бед.П	16	15	1190(1170)	24.5(23.3)	188(179)	Св. 200	73-257	3.82
16	9.3Е0.7Бед.П	16	13	1070(1039)	19.6(18.1)	144(131)	160-200	70-360	6.30
17	9.7Е0.3Бед.П	13	11	1150(1140)	15.5(15.1)	96(93)	160-200	90-290	2.08
18	8.4Е1.5В0.1П	16	14	890(810)	23.4(19.6)	152(128)	160-200	70-270	3.54
19	8.9Е1.1Бед.П	15	14	1217(1148)	21.4(19.0)	166(148)	Св. 200	95-274	3.21
20	8.5Е1.5Бед.П	14	13	1260(1188)	18.4(15.7)	135(115)	160-200	99-245	4.59
21	9.2Е0.8Бед.П	18	16	637(599)	16.4(15.1)	143(137)	Св. 200	62-266	2.95
22	9.1Е0.9Б	17	16	635(603)	15.7(14.3)	140(127)	160-200	80-240	7.50
Средняя характеристика	9.3Е0.7Б+П, ед.С	16.1	14.5	1040(992)	21.0	163(120)	160-200	85-225	4.0
Коэффициент вариации (%)	5	9	10	22	21	22	-	-	40

Составление планами древостоев различных вариантов возрастной структуры в различных вариантах типов леса на Вепоской возвышенности

Тип леса	Доля площадей, на которых имеется значительное количество подроста ели (% по типам леса)	Рубово-Конюцкое лесничество				Конюцкое лесничество					
		условно одновозрастные древостой	относительно разновозрастные древостой дему-таций	относительно разновозрастные древостой дигрессий	абсолютно разновозрастные древостой	% от общей площади ельников в лесном массиве	% от общей площади ельников в лесном массиве	условно одновозрастные древостой	относительно разновозрастные древостой дему-таций	относительно разновозрастные древостой дигрессий	Доля площадей, на которых имеется значительное количество подроста ели (% по типам леса)
Ельнич. кислинный и чернично-кислинный	91	11	1	1	-	13	2	-	-	2	100
Е. чернично-брусничная	-	-	-	-	-	-	18	8	1	9	35
Е. чернично-заболотномшиный	87	28	11	-	-	39	55	10	14	31	89
Е. чернично-долготомшиный и Долготомшиный	40	11	2	4	-	17	19	3	8	8	45
Е. чернично-сфагновый	75	1	2	12	3	18	-	-	-	-	-
Е. осоково-сфагновый	65	3	-	4	2	9	-	-	-	-	-
Е. сфагновый	50	-	2	-	-	2	6	2	4	-	35
Е. торфяной	100	-	-	2	-	2	-	-	-	-	-
По всем типам леса	86	54	18	23	5	100 (2308га)	100 (2932га)	23	27	50	69

Т а б л и ц а 5

Соотношение площади древостоев различных вариантов возрастной структуры в массиве коренных елово-пихтовых лесов, впервые вовлекаемых в интенсивную промышленную эксплуатацию, бассейна рек Талицы и Южного Ковдаса, Среднее Прикамье (га/%)

Типы леса и классы бонитета (по лесотипологическим схемам лесоустройства)	Условно одновозрастные древостои	Относительно разновозрастные древостои			Абсолютно разновозрастные древостои	Общая площадь еловых лесов (по типам леса)
		дему-тации запаса	дигрессии запаса	всего		
Ельник кисличный, II-III	<u>125</u>	<u>204</u>	<u>197</u>	<u>311</u>	<u>199</u>	<u>575</u>
	22	35	19	54	24	100
Е. травяной, III	-	<u>299</u>	<u>182</u>	<u>481</u>	<u>251</u>	<u>732</u>
	-	41	25	66	34	100
Е. липовый, III	-	<u>189</u>	<u>80</u>	<u>269</u>	<u>308</u>	<u>577</u>
	-	33	14	47	53	100
Е. липовый, IV	<u>25</u>	<u>14</u>	<u>53</u>	<u>67</u>	<u>84</u>	<u>176</u>
	14	8	30	38	48	100
Е. долгомошный и е. сфагновый, IV-V	<u>26</u>	-	-	-	<u>405</u>	<u>430</u>
	6	-	-	-	94	100
Итого	<u>175</u>	<u>706</u>	<u>422</u>	<u>1128</u>	<u>1187</u>	<u>2490</u>
	7	28	18	45	48	100

Структура массивов коренных таежных лесов в других районах исследований отражена цифровыми данными табл. 4-6 и на рис. 14. Но прежде чем говорить о лесных массивах, рассмотрим отдельные типичные древостои, сообщества и биогеоценозы, которые их составляют.

### 3.1. Структура древостоев и лесных массивов естественных ельников, их современная динамика

Представим примеры наиболее распространенных в самых контрастных по природным условиям основных районах работ коренных лесных биогеоценозов.

1. Ельник чернично-долгомошный (*Piceetum myrtilloso-polytrichosum*) ровных местоположений и пологих склонов моренных холмов и гряд на слабодренированных моренных суглинках, супесях, двучленных наносах (супесь или песок на суглинке) и песках в районе СВ (Дыренков, 1966а; рис. 4).

Обычны супесчаные и легкосуглинистые разновидности торфянисто-(торфяно)-подзолисто-глееватых (глеевых) почв. Древесный ярус фитоценозов из ели, представленной формами, переходными от *Pi-*



Таблица 6

Соотношение площади древостоев различных вариантов возрастной структуры в массивах коренных елово-пихтовых лесов бассейна среднего течения р. Вишеры и ее притоков (га/%)

Типы леса и классы бонитета (по лесотипологической схеме лесоустройства)	Условно одновоз- растные древос- той	Относительно разновоз- растные древостой			Абсо- лютно разно- воз- растные древос- той	Древос- той со сле- дами выбо- рочных рубок	Общая площадь еловых лесов (по типам леса)
		демута- ции за- паса	дигрес- сии за- паса	итого			
Ельник кисличный, II	$\frac{152}{100}$	-	-	-	-	-	$\frac{152}{100}$
Е. травяной, II-III	$\frac{78}{17}$	$\frac{142}{31}$	$\frac{142}{31}$	$\frac{284}{62}$	-	$\frac{94}{21}$	$\frac{456}{100}$
Е. папоротниковый, II-III	$\frac{583}{11}$	$\frac{1515}{30}$	$\frac{1827}{36}$	$\frac{3342}{66}$	$\frac{716}{14}$	$\frac{466}{9}$	$\frac{5107}{100}$
Е. черничный, IУ	$\frac{432}{35}$	$\frac{40}{3}$	$\frac{703}{58}$	$\frac{743}{61}$	-	$\frac{45}{4}$	$\frac{1220}{100}$
Итого	$\frac{1245}{18}$	$\frac{1697}{24}$	$\frac{2672}{39}$	$\frac{4369}{63}$	$\frac{716}{10}$	$\frac{605}{9}$	$\frac{6935}{100}$



Рис. 4. Абсолютно разновозрастные древостой ельника чернично-долгомошного района СВ (Корткеросский р-н Коми АССР).

*cea abies*<sup>1</sup> к *P. obovata* с преобладанием признаков последней (var. *medioxima* Nyl.). Как постоянная примесь в составе встречаются *Betula pubescens* (до 10%), *Abies sibirica* и *Pinus sylvestris* (единично).

Подлесок редкий, из *Sorbus aucuparia* и пихтового стланца *Abies sibirica*.

Травяно-кустарничковый ярус с проективным покрытием 20-50% состоит из небольшого числа видов - до 18 (в среднем 15). Высококонстантными являются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Calamagrostis langsdorffii*.

Мощный моховой покров с проективным покрытием 80-100% состоит из 12 видов, высококонстантных - 5. Господствуют *Polypodium commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Из внеярусной растительности следует отметить обильно развивающиеся на стволах и ветвях деревьев лишайники: *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *Evernia prunastri*, *E. mesomorpha*, *Usnea dasypoga*, *U. comosa*, *Bryopogon implexus*, *B. jubatus*, *Parmelia scortea*.

В табл. 7 представлено распределение числа экземпляров ели и ее древесного запаса по поколениям и ступеням толщины, а в табл. 8-10 - данные о текущем (среднем периодическом за 10 лет) приросте по объему стволовой древесины, без учета прироста деревьев, отпавших за последнее десятилетие.

<sup>1</sup> Здесь и в дальнейшем подчеркнуты доминанты ярусов (подъярусов) растительности.

Таблица 7

по поколениям в...

Ельник чернично-долгомошный в бассейне среднего течения р. Вычегда

Поколения (лет)	Ступени толщины (см)											Итого по поко- лениям	%
	подрост <sup>1</sup>		древостой										
	до 2	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40 и более		
До 40	<u>2324</u> 0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>2324</u> 0,5	<u>44,5</u> 0,3
41-80	<u>1428</u> 0,4	<u>83</u> 0,4	<u>5</u> 0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>1516</u> 0,9	<u>28,8</u> 0,5
81-120	<u>83</u> -	<u>249</u> 1,0	<u>81</u> 1,8	<u>8</u> 0,5	<u>10</u> 1,4	<u>2</u> 0,6	-	-	-	-	-	<u>433</u> 5,3	<u>8,2</u> 2,9
121-160	-	<u>33</u> 0,2	<u>100</u> 2,2	<u>98</u> 6,3	<u>86</u> 12,3	<u>38</u> 9,4	<u>12</u> 5,0	<u>5</u> 2,7	-	-	-	<u>372</u> 38,1	<u>7,1</u> 20,6
161-200	-	-	<u>47</u> 1,0	<u>61</u> 3,9	<u>104</u> 14,7	<u>67</u> 16,5	<u>12</u> 5,0	<u>12</u> 6,7	<u>4</u> 2,8	-	<u>&lt;1</u> 0,6	<u>307</u> 51,2	<u>5,8</u> 27,7
201-240	-	-	<u>18</u> 0,4	<u>32</u> 2,0	<u>27</u> 3,9	<u>40</u> 10,0	<u>46</u> 18,6	<u>20</u> 10,6	<u>4</u> 2,9	<u>2</u> 2,3	-	<u>189</u> 50,7	<u>3,6</u> 27,5
241-280	-	-	<u>8</u> 0,2	<u>11</u> 0,7	<u>14</u> 2,0	<u>16</u> 4,1	<u>37</u> 14,9	<u>10</u> 5,3	<u>3</u> 2,1	<u>1</u> 1,1	-	<u>100</u> 30,4	<u>1,9</u> 18,4
281-320	-	-	-	-	<u>3</u> 0,5	-	<u>6</u> 2,5	<u>2</u> 1,3	<u>2</u> 1,4	-	-	<u>13</u> 5,7	<u>0,3</u> 3,1
321-360	-	-	-	-	-	-	<u>3</u> 1,2	-	-	-	-	<u>3</u> 1,2	- 0,7
361 год и более	-	-	-	-	-	<u>2</u> 0,6	-	-	-	-	-	<u>2</u> 0,6	- 0,3
Итого по ступеням толщины	<u>3835</u> 0,9	<u>365</u> 1,6	<u>259</u> 5,7	<u>210</u> 13,4	<u>244</u> 34,8	<u>165</u> 41,2	<u>116</u> 47,2	<u>49</u> 26,6	<u>13</u> 9,2	<u>3</u> 3,4	<u>&lt;1</u> 0,6	<u>5259</u> 184,6	-
%	<u>72,9</u> 0,5	<u>7,0</u> 0,9	<u>4,9</u> 3,1	<u>4,0</u> 7,3	<u>4,7</u> 18,8	<u>3,1</u> 22,3	<u>2,2</u> 25,6	<u>0,9</u> 14,4	<u>0,3</u> 5,0	- 1,8	- 0,3	-	<u>100,0</u> 100,0

<sup>1</sup>Здесь и в табл. 11, 13 учтены экземпляры подроста с высотой более 5 см.

Т а б л и ц а 8

Распределение (%) текущего (среднего периодического за последние 10 лет) прироста запаса древесины по поколениям и ступеням толщины (общий прирост на 1 га принят за 100%)

Ельник чернично-долгомошный

Поколения (лет)	Ступени толщины (см)							Сумма по поколениям
	8	12	16	20	24	28	32 и более	
До 80	0,5	0,2	-	-	-	-	-	0,7
81-120	2,4	1,2	2,1	0,9	0,2	-	-	6,8
121-160	2,1	5,4	7,3	5,2	2,1	0,7	0,7	23,5
161-200	0,4	1,9	9,3	9,6	6,9	1,9	0,3	30,3
201 год и более	0,1	0,5	2,7	4,3	12,1	4,2	1,8	25,7
Возраст не определен (фаутные)	0,1	0,6	1,7	3,5	3,2	1,7	2,2	13,0
Сумма по ступеням толщины	5,6	9,8	23,1	23,5	24,5	8,5	5,0	100,0

2. Ельник-лихтарник липовый (*Piceeto-Abietetum tiliosum*) выровненных местоположений и пологих склонов на дренированных лёссовидных бескарбонатных суглинках и глинах в районе СП (Дыренков, Шергольд, 1974) (рис. 5). Обычная почвенная разновидность - модермуллевая сильноподзолистая тяжелосуглинистая на покровной глине.

Древесный ярус - с господством *Picea obovata* (var. *uralensis* Turpl.) (50-70%) и с неизменным участием *Abies sibirica* (не менее 20%), *Tilia cordata*.

Ярус подлеска имеет сомкнутость до 60%, число видов - до 12 (в среднем 9): *Tilia cordata*<sup>1</sup>, *Lonicera pallasii*, *L. xylosteum*, *Rosa acicularis*, *Ribes spicatum*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia* и др. Нередко встречается лиана *Atragene sibirica*.

Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие около 80%, число видов - до 53 (в среднем 33): *Dryopteris dilatata*, *Diplazium sibiricum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Callamagrostis obtusata*, *Pulmonaria obscura*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria bungeana*, *S. nemorum*, *S. holostea*, *Asarum europaeum*, *Anemona nemorosa*, *Asperula odorata*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*.

<sup>1</sup> В подлесок условно включается липа вегетативного происхождения с плагитропным ростом.

Таблица 9

Текущий прирост по объему древесины деревьев разного возраста и диаметра в процентах к текущему приросту "среднего дерева" древостоя

Бельник чернично-долгомошный

Положения (лет)	Ступени толщины (см)							В среднем по поколениям
	8	12	16	20	24	28	32 и более	
До 10	22	87	-	-	-	-	-	29
10-20	26	43	187	286	187	-	-	48
10-160	18	55	110	249	425	709	747	77
10-200	14	43	101	168	256	373	298	117
20 год и более	9	29	95	116	254	218	119	154
Возраст не определен (фаутные)	12	40	90	142	176	161	374	130
В среднем по ступеням толщины	20	48	107	164	248	233	390	100

Таблица 10

Процент текущего прироста по объему стволовой древесины у деревьев разного возраста и диаметра

Бельник чернично-долгомошный

Положения (лет)	Ступени толщины (см)							В среднем по поколениям
	8	12	16	20	24	28	32 и более	
До 10	1.01	1.62	-	-	-	-	-	1.15
10-20	0.93	0.54	1.06	0.81	0.81	-	-	0.86
10-160	0.71	0.67	0.63	0.78	0.78	0.71	0.48	0.69
10-200	0.46	0.51	0.56	0.56	0.50	0.50	0.22	0.53
20 год и более	0.40	0.37	0.55	0.37	0.50	0.29	0.31	0.41
Возраст не определен (фаутные)	0.81	0.61	0.51	0.44	0.35	0.08	0.37	0.50
В среднем по ступеням толщины	0.77	0.59	0.60	0.49	0.49	0.20	0.37	0.51



Рис. 5. Абсолютно разновозрастный древостой ельника липового района СП (Пожвинское лесничество Пермской обл.).

Моховой ярус, состоящий в среднем из 16 видов, развит слабо: проективное покрытие менее 10%. На минеральном субстрате наиболее обильны Mnium affine, Plagiochila asplenioides, CirripHYllum piliferum, Plagiothecium laetum, Brachythecium reflexum, Rhodobryum roseum, а на органических микроповышениях господствуют Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Dicranum scoparium.

Эпифитные лишайники развиты в меньшей степени, в основном на стволах ельника чернично-долгомошного: *Hypogymnia physodes*, *Alectoria sarmentosa*, *Usnea dasypoga*, *U. hirta*, *Evernia prunastri*; *Parmelia scortea*, *P. olivacea* и др.

В табл. 11 представлены данные о распределении числа экземпляров и древесного запаса по разрядам возраста и диаметра, а в табл. 12 - о величине и проценте текущего прироста стволовой древесины.

3. Ельник-пихтарник крупнопоротниковый (*Piceeto-Abietetum magnifilicosum*) пологих и слабопокатых склонов на делювиальных и элювиально-делювиальных мощных суглинках и глинах в районе ВП. Обычны модергумусные средне- и сильноподзолистые почвы.

Древесный ярус - из ели сибирской (*Picea obovata*) и пихты (*Abies sibirica*), смешанных в разных пропорциях. Повсеместно имеется небольшая (до 20%) примесь *Betula pubescens*.

Ярус подлеска не выражен (сомкнутость до 10%), состоит из *Sambucus aucuparia* (+*S. sibirica*), *Salix caprea*, *Lonicera pallasii*, *Rubus idaeus*. Часто встречается лиана *Atragene sibirica*.

Травяно-кустарничковый ярус развит прекрасно: проективное покрытие 70-90%, в составе до 53 видов. Около 20 видов имеют высокую константность: *Dryopteris dilatata*, *D. carthusiana*, *Pteridium sibiricum*, *Phegopteris connectilis*, *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, *Cacalia hastata*, *Callagrostis obtusata*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obtusa*, *Oxalis acetosella* и др.

Моховой покров развит слабо: среднее проективное покрытие около 5%. Встречается около 25 видов: на минеральном субстрате главным образом из рода *Mnium* (*M. affine*, *M. rugicum*, *M. radoupunctatum* и др.), *Plagiochila asplenoides*, *Brachythecium populeum*, *B. rivulare*, *Barbilophozia lycoperidoides*, *Rhodobryum roseum* и др., а на органогенных субстратах *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium* и др.

Эпифитные лишайники на стволах и ветвях деревьев довольно обильны: *Usnea dasypoga*, *U. comosa*, *Bryopogon implexus*, *Hypogymnia physodes* и др.

В табл. 13 представлены данные о распределении числа экземпляров и древесного запаса по разрядам возраста и диаметра, а в табл. 14 - данные о текущем приросте древесного запаса.

Ценопопуляции ели по принятым разрядам возраста непрерывны: от однолетних всходов до определенного в каждом типе лесного биогеоценоза предельно высокого возраста ( $A_K$ ) (см. рис. 8). В первом случае (ельник чернично-долгомошный)  $A_K$  около 440 лет, во втором (ельник-пихтарник липовый) - около 320 лет, в третьем (ельник-пихтарник крупнопоротниковый) - около 360 лет.

Распределение числа экземпляров на 1 га (над чертой) и древесного и ступеням толщины

Ельяк-пихтарик липовый в Среднем Прикамье

Породы, поколения (лет)	Ступени толщины (см)									
	подрост		древостой							
	до 2	4	8	12	16	20	24	28	32	36
Ель										
До 40	<u>2150</u> 0,3	<u>68</u> 0,3	<u>34</u> 1,0	<u>8</u> 0,7	-	<u>3</u> 0,9	-	-	-	-
41-80	<u>100</u> -	<u>32</u> 0,2	<u>16</u> 0,5	<u>18</u> 1,6	<u>8</u> 1,3	<u>10</u> 2,9	<u>8</u> 3,6	<u>1</u> 0,6	-	<u>1</u> 1,1
81-120	-	-	<u>7</u> 0,2	<u>13</u> 1,1	<u>12</u> 2,0	<u>15</u> 4,4	<u>15</u> 6,7	<u>22</u> 13,8	<u>19</u> 1,1	<u>4</u> 4,4
121-160	-	-	-	-	<u>3</u> 0,5	<u>1</u> 0,3	<u>7</u> 3,3	<u>9</u> 6,1	<u>17</u> 15,4	<u>18</u> 24,1
161-200	-	-	-	-	-	-	<u>1</u> 0,5	-	<u>1</u> 0,9	<u>4</u> 4,7
201 год и более	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>1</u> 1,2
Итого по ступеням толщины	<u>2250</u> 0,3	<u>100</u> 0,5	<u>57</u> 1,7	<u>39</u> 3,4	<u>23</u> 3,8	<u>29</u> 8,5	<u>31</u> 14,1	<u>32</u> 20,5	<u>37</u> 32,4	<u>28</u> 35,5
%	<u>83,7</u> 0,1	<u>3,7</u> 0,2	<u>2,1</u> 0,7	<u>1,5</u> 1,5	<u>0,9</u> 1,6	<u>1,1</u> 3,7	<u>1,2</u> 6,1	<u>1,2</u> 8,8	<u>1,4</u> 14,1	<u>1,1</u> 15,5
Пихта										
Итого по ступеням толщины	<u>1600</u> 0,2	<u>250</u> 1,0	<u>44</u> 1,2	<u>35</u> 2,7	<u>27</u> 4,5	<u>31</u> 8,7	<u>22</u> 9,2	<u>19</u> 11,9	<u>14</u> 11,0	<u>8</u> 8,2
%	<u>77,6</u> 0,3	<u>13,3</u> 1,4	<u>2,1</u> 3,8	<u>1,7</u> 3,8	<u>1,3</u> 6,3	<u>1,5</u> 12,2	<u>1,1</u> 12,9	<u>0,9</u> 16,7	<u>0,7</u> 15,4	<u>0,4</u> 11,5
Липа										
Итого по ступеням толщины	-	<u>150*</u> 0,5	<u>36</u> 2,0	<u>34</u> 3,2	<u>23</u> 4,0	<u>19</u> 5,7	<u>19</u> 8,6	<u>14</u> 8,9	<u>9</u> 7,7	<u>8</u> 8,6
%	-	<u>47,2</u> 0,9	<u>11,3</u> 3,5	<u>10,8</u> 5,5	<u>7,2</u> 6,9	<u>6,0</u> 9,8	<u>5,9</u> 14,7	<u>4,4</u> 15,4	<u>2,8</u> 13,4	<u>2,5</u> 14,9
Всего по древостой по ступеням толщины	<u>3850</u> 0,5	<u>500</u> 2,0	<u>137</u> 4,9	<u>108</u> 9,3	<u>73</u> 12,3	<u>79</u> 22,9	<u>72</u> 31,9	<u>65</u> 41,3	<u>60</u> 51,1	<u>44</u> 52,3
%	<u>76,0</u> 0,1	<u>9,9</u> 0,6	<u>2,7</u> 1,4	<u>2,1</u> 2,6	<u>1,4</u> 3,4	<u>1,6</u> 6,3	<u>1,4</u> 8,8	<u>1,3</u> 11,4	<u>1,2</u> 14,3	<u>0,9</u> 14,5

\* Липа учитывалась как подрост лишь в тех случаях, если растения имели относил к подлеску.



в коре ( $M^3/га$ ) (под чертой) по породам, поколениям ели

№	44	48	52	56	60 и более	Итого по поколениям (породам)	%	Сумма площадей сечений ( $M^2/га$ )	Средняя высота (м)	Видовое число
	-	-	-	-	-	2263	84,4			
						3,2	1,4	0,33	11,3	-
						194	7,2			
						11,8	5,1	1,29	15,0	0,61
	1	3				111	4,1	5,56	18,3	0,55
	1,7	5,9				56,3	24,3			
	5	4				81	3,0	7,78	24,4	0,49
3,0	9,0	8,4				92,3	40,0			
	4	3	5	2	2	29	1,1	4,68	26,6	0,41
11,9	7,2	6,3	12,2	5,6	6,0	53,3	23,9			
			1	1	2	5	0,2	1,13	29,0	0,38
			2,5	2,8	6,0	12,5	5,3			
24	10	10	6	3	4	2683	-	20,77	22,6	0,47
36,9	17,9	20,6	14,7	8,4	12,0	231,2				
0,9	0,4	0,4	0,2	0,1	0,1	-	100,0			
16,0	7,8	8,7	6,4	3,6	5,2	-	100,0			
	4					20,59	-	6,75	17,8	0,59
8,4	6,3					71,3				
0,2	0,2					-	100,0			
9,0	8,8					-	100,0			
	2					318	-	5,68	17,7	0,58
5,4	3,3					57,9				
1,3	0,6					-	100,0			
9,3	5,7					-	100,0			
9,9	16	10	6	3	4	5060	-	33,20	20,7	-
48,7	27,5	20,6	14,7	8,4	12,0	360,4				
0,7	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	-	100,0			
13,5	7,6	5,7	4,1	2,3	3,3	-	100,0			

вид прямостоящих деревьев. В случаях плагнотропного роста растения

Текущий (средний периодический за последние 10 лет) прирост в древостое ельника-пихтарника липового

Над чертой - % от суммы прироста по каждой составляющей

Породы, поколения (лет)	Ступени толщины (см)						
	8	12	16	20	24	28	32
Ель							
До 40	<u>0.7</u> 3.4	<u>0.4</u> 2.6	-	<u>0.5</u> 2.3	-	-	-
41-80	<u>0.4</u> 3.2	<u>0.9</u> 2.5	<u>0.7</u> 2.6	<u>1.5</u> 2.4	<u>1.7</u> 2.2	<u>0.3</u> 2.2	-
81-120	<u>0.2</u> 3.5	<u>0.6</u> 2.6	<u>1.1</u> 2.5	<u>2.3</u> 2.4	<u>3.3</u> 2.2	<u>6.5</u> 2.1	<u>7.4</u> 2.1
121-160	-	-	<u>0.3</u> 2.6	<u>0.2</u> 2.3	<u>1.5</u> 2.1	<u>2.6</u> 1.9	<u>6.6</u> 1.9
161-200	-	-	-	-	<u>0.2</u> 2.0	-	<u>0.4</u> 2.0
201 год и более	-	-	-	-	-	-	-
В среднем по ступеням толщины	<u>1.3</u> 3.4	<u>1.9</u> 2.6	<u>2.1</u> 2.5	<u>4.5</u> 2.4	<u>6.7</u> 2.2	<u>9.4</u> 2.0	<u>14.4</u> 2.0
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.06	0.09	0.09	0.21	0.31	0.42	0.65
Пихта							
В среднем по ступеням толщины	<u>3.4</u> 2.9	<u>5.4</u> 2.1	<u>7.3</u> 1.7	<u>13.2</u> 1.6	<u>13.2</u> 1.5	<u>15.5</u> 1.7	<u>15.0</u> 1.3
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.04	0.06	0.08	0.14	0.14	0.16	0.15
Липа							
В среднем по ступеням толщины	<u>1.0</u> 7.0	<u>5.6</u> 2.4	<u>7.8</u> 2.7	<u>9.1</u> 2.1	<u>15.8</u> 2.5	<u>16.0</u> 2.4	<u>13.6</u> 2.4
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.01	0.08	0.11	0.12	0.21	0.22	0.18
Весь древостой							
В среднем по ступеням толщины	<u>1.5</u> -	<u>3.2</u> -	<u>4.0</u> -	<u>6.8</u> -	<u>9.5</u> -	<u>11.2</u> -	<u>14.4</u> -
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.11	0.23	0.28	0.47	0.66	0.80	0.98

\* Здесь и в табл. 14 процент коры для каждой ступени толщины

древесины (без коры)\* у деревьев разного возраста и диаметра

древесной породе, под чертой - % текущего прироста

36	40	44	48	52	56	60 и более	В среднем по поколениям	Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)
-	-	-	-	-	-	-	$\frac{1.6}{2.8}$	0,07
<u>0.5</u>	-	-	-	-	-	-	$\frac{6.0}{2.4}$	0,27
<u>8,8</u>	-	<u>0.7</u>	<u>2.6</u>	-	-	-	$\frac{26.7}{2.1}$	1,21
<u>1.7</u>	-	<u>1.9</u>	<u>2.0</u>	-	-	-	$\frac{2.1}{37.7}$	1,70
<u>2.0</u>	<u>10.5</u>	<u>3.7</u>	<u>3.5</u>	-	-	-	$\frac{37.7}{1.9}$	1,70
<u>1.9</u>	<u>1.9</u>	<u>1.8</u>	<u>1.9</u>	-	-	-	$\frac{1.9}{22.7}$	1,04
<u>0.4</u>	<u>4.3</u>	<u>2.9</u>	<u>2.6</u>	<u>5.2</u>	<u>2.4</u>	<u>2.7</u>	$\frac{22.7}{1.9}$	1,04
<u>1.8</u>	<u>1.7</u>	<u>1.8</u>	<u>1.9</u>	<u>1.9</u>	<u>1.9</u>	<u>2.0</u>	$\frac{1.9}{5.4}$	0,24
-	-	-	-	<u>1.1</u>	<u>1.2</u>	<u>2.7</u>	$\frac{5.4}{1.9}$	0,24
<u>13.6</u>	<u>14.8</u>	<u>7.3</u>	<u>8.7</u>	<u>6.3</u>	<u>3.6</u>	<u>5.4</u>	$\frac{100.0}{2.0}$	-
<u>1.8</u>	<u>1.8</u>	<u>1.8</u>	<u>1.9</u>	<u>1.9</u>	<u>1.9</u>	<u>2.0</u>	$\frac{2.0}{-}$	-
<u>0.62</u>	<u>0.68</u>	<u>0.33</u>	<u>0.40</u>	<u>0.29</u>	<u>0.16</u>	<u>0.24</u>	-	4,55
<u>10.6</u>	<u>8.2</u>	<u>8.2</u>	-	-	-	-	$\frac{100.0}{1.46}$	-
<u>1.0</u>	<u>1.0</u>	<u>1.3</u>	-	-	-	-	-	1,04
<u>0.11</u>	<u>0.08</u>	<u>0.08</u>	-	-	-	-	-	-
<u>15.6</u>	<u>9.6</u>	<u>5.9</u>	-	-	-	-	$\frac{100.0}{2.4}$	-
<u>2.4</u>	<u>2.4</u>	<u>2.4</u>	-	-	-	-	-	1,35
<u>0.21</u>	<u>0.13</u>	<u>0.08</u>	-	-	-	-	-	-
<u>13.6</u>	<u>12.8</u>	<u>7.2</u>	<u>5.8</u>	<u>4.1</u>	<u>2.3</u>	<u>3.6</u>	$\frac{100.0}{1.9}$	-
-	-	-	-	-	-	-	$\frac{1.9}{-}$	-
<u>0.94</u>	<u>0.89</u>	<u>0.49</u>	<u>0.40</u>	<u>0.29</u>	<u>0.16</u>	<u>0.24</u>	-	6,94

можно найти в таблице (Дыренков, 1973в).

Таблица 13

Распределение числа экземпляров на 1 га (над чертой) и древесного и ступеням толщины

Ельник-пихтарник крупнопалоротниковый Вишерского Предуралья

Породы, поколения (лет)	Ступени толщины (см)										
	подрост		древостой								
	до 2	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40
Ель											
До 40	<u>2300</u> 0,4	<u>150</u> 0,8	<u>4</u> 0,1	<u>1</u> 0,1	-	-	-	-	-	-	-
41-80	<u>300</u> -	<u>50</u> 0,2	<u>25</u> 0,7	<u>24</u> 1,8	<u>12</u> 1,8	<u>12</u> 3,1	<u>4</u> 1,6	<u>1</u> 0,6	-	-	-
81-120	-	-	-	<u>1</u> 0,1	<u>1</u> 0,1	<u>2</u> 0,6	<u>12</u> 4,7	<u>10</u> 5,6	<u>7</u> 5,9	<u>5</u> 5,4	<u>2</u> 2,7
121-160	-	-	-	-	-	-	-	<u>3</u> 1,7	<u>4</u> 3,4	<u>3</u> 3,3	<u>3</u> 4,1
161-200	-	-	-	-	-	-	-	<u>2</u> 1,1	<u>1</u> 0,9	-	<u>4</u> 5,4
201 год и более	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>1</u> 0,8	<u>2</u> 2,2	<u>5</u> 6,8
Итого по ступеням толщины	<u>2600</u> 0,4	<u>200</u> 0,1	<u>29</u> 0,8	<u>26</u> 2,0	<u>13</u> 1,9	<u>14</u> 3,7	<u>16</u> 6,3	<u>16</u> 8,9	<u>13</u> 11,0	<u>10</u> 10,9	<u>14</u> 19,0
%	<u>87,4</u> 0,3	<u>6,7</u> 0,8	<u>1,0</u> 0,6	<u>0,9</u> 1,6	<u>0,4</u> 1,5	<u>0,4</u> 2,9	<u>0,5</u> 4,9	<u>0,5</u> 7,0	<u>0,4</u> 8,7	<u>0,3</u> 8,7	<u>0,4</u> 15,1
Пихта											
Итого по ступеням толщины	<u>550</u> 0,4	<u>50</u> 0,2	<u>27</u> 0,6	<u>20</u> 1,4	<u>23</u> 3,7	<u>33</u> 8,6	<u>29</u> 10,9	<u>18</u> 9,5	<u>25</u> 16,7	<u>15</u> 12,6	<u>19</u> 19,6
%	<u>66,9</u> 0,4	<u>6,2</u> 0,2	<u>3,3</u> 0,5	<u>2,4</u> 1,3	<u>2,8</u> 3,4	<u>4,0</u> 7,9	<u>3,5</u> 10,1	<u>2,2</u> 8,7	<u>3,0</u> 15,3	<u>1,8</u> 11,6	<u>2,3</u> 18,0
Береза											
Итого по ступеням толщины	<u>80</u> -	<u>20</u> -	<u>4</u> 0,1	<u>7</u> 0,4	<u>1</u> 0,2	<u>3</u> 0,8	<u>2</u> 0,8	<u>1</u> 0,5	<u>2</u> 1,5	<u>4</u> 3,7	-
%	<u>62,0</u> -	<u>15,5</u> -	<u>3,1</u> 0,6	<u>5,4</u> 2,4	<u>0,8</u> 1,2	<u>2,3</u> 4,9	<u>1,5</u> 4,9	<u>0,8</u> 3,1	<u>1,6</u> 9,2	<u>3,1</u> 22,9	-
Всего по древостою по ступеням толщины	<u>3230</u> 0,4	<u>270</u> 1,2	<u>60</u> 1,5	<u>53</u> 3,8	<u>37</u> 5,8	<u>50</u> 13,1	<u>47</u> 18,0	<u>35</u> 18,9	<u>40</u> 29,2	<u>29</u> 27,2	<u>33</u> 38,6
%	<u>82,3</u> 0,2	<u>6,9</u> 0,5	<u>1,5</u> 0,6	<u>1,4</u> 1,5	<u>0,9</u> 2,3	<u>1,3</u> 5,2	<u>1,2</u> 7,2	<u>0,9</u> 7,5	<u>1,0</u> 11,6	<u>0,7</u> 10,8	<u>0,8</u> 15,5

запаса в коре ( $m^3/га$ ) (под чертой) по породам, поколениям ели

								Всего по поколениям (породам)	%	Сумма площадей сечений ( $m^2/га$ )	Средняя высота (м)	Видовое число
44	48	52	56	60	64	68	72 и более					
-	-	-	-	-	-	-	-	2455	82,5	0,03	4,5	-
-	-	-	-	-	-	-	-	1,2	0,9	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	428	14,3	1,26	10,0	0,76
-	-	-	-	-	-	-	-	9,8	7,8	-	-	-
1	1	-	-	-	-	-	-	42	1,4	2,91	20,2	0,49
1,7	1,9	-	-	-	-	-	-	28,7	22,8	-	-	-
1	1	-	-	-	-	-	-	15	0,5	1,53	23,0	0,46
1,6	2,0	-	-	-	-	-	-	16,0	12,7	-	-	-
-	-	1	-	-	-	-	-	8	0,3	0,91	23,6	0,45
-	-	2,3	-	-	-	-	-	9,7	7,7	-	-	-
5	4	4	1	3	1	2	1	29	1,0	5,80	26,2	0,40
8,3	7,8	9,2	2,6	8,7	3,2	7,0	4,0	60,6	48,1	-	-	-
7	6	5	1	3	1	2	1	2977	100,0	12,44	22,0	0,46
11,6	11,7	11,5	2,6	8,7	3,2	7,0	4,0	126,2	100,0	-	-	-
0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	-	-	-	-	-
9,3	9,3	9,1	2,1	6,9	2,5	5,5	3,2	-	-	-	-	-
7	5	2	-	-	-	-	-	823	-	12,59	18,6	0,47
11,0	9,4	4,3	-	-	-	-	-	108,9	-	-	-	-
0,8	0,6	0,2	-	-	-	-	-	-	100,0	-	-	-
10,1	8,6	3,9	-	-	-	-	-	-	100,0	-	-	-
2	1	2	-	-	-	-	-	129	-	1,92	18,4	0,46
2,8	1,7	3,6	-	-	-	-	-	16,1	-	-	-	-
1,5	0,8	1,6	-	-	-	-	-	-	100,0	-	-	-
17,4	10,5	22,9	-	-	-	-	-	-	100,0	-	-	-
16	12	9	1	3	1	2	1	3929	-	26,95	19,8	-
25,4	22,8	19,4	2,6	8,7	3,2	7,0	4,0	250,8	-	-	-	-
0,4	0,3	0,2	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	-	100,0	-	-	-
10,1	9,7	7,7	1,0	3,5	1,3	2,8	1,6	-	100,0	-	-	-

Текущий (средний периодический за последние 10 лет) прирост в древостое ельника-пихтарника крупнопалоротникового

Над чертой - % от суммы прироста по каждой составляющей

Породы, поколения (лет)	Ступени толщины (см)					
	8	12	16	20	24	28
Ель						
До 40	<u>3.3</u> 8.0	<u>0.3</u> 9.0	-	-	-	-
41-80	<u>0.2</u> 7.1	<u>5.2</u> 7.3	<u>4.5</u> 6.3	<u>5.7</u> 4.7	<u>3.2</u> 5.2	<u>1.2</u> 5.0
81-120	-	<u>0.1</u> 4.0	<u>0.2</u> 6.0	<u>1.3</u> 5.4	<u>6.8</u> 3.8	<u>7.9</u> 3.7
121-160	-	-	-	-	-	<u>1.7</u> 2.6
161-200	-	-	-	-	-	<u>0.1</u> 2.7
201 год и более	-	-	-	-	-	-
В среднем по ступеням толщины	<u>0.5</u> 7.6	<u>5.6</u> 6.9	<u>4.7</u> 6.3	<u>7.0</u> 4.8	<u>10.0</u> 4.2	<u>10.9</u> 3.6
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.02	0.14	0.12	0.18	0.26	0.29
Пихта						
В среднем по ступеням толщины	<u>2.5</u> 10.0	<u>4.3</u> 7.1	<u>9.3</u> 3.7	<u>16.6</u> 4.4	<u>16.1</u> 3.4	<u>11.2</u> 2.7
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.06	0.10	0.21	0.38	0.37	0.26
Береза						
В среднем по ступеням толщины	<u>3.3</u> 10.0	<u>11.1</u> 7.5	<u>4.2</u> 5.0	<u>12.7</u> 5.0	<u>9.8</u> 3.8	<u>14.2</u> 1.0
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.01	0.03	0.01	0.04	0.03	0.05
Весь древостой	<u>1.5</u>	<u>5.3</u>	<u>6.6</u>	<u>11.6</u>	<u>12.7</u>	<u>11.3</u>
В среднем по ступеням толщины						
Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)	0.08	0.27	0.34	0.60	0.66	0.58

древесины без коры у деревьев разного возраста и диаметра

древесной породе, под чертой - % текущего прироста

32	36	40	44	48	52-72	В среднем по поколениям	Абсолютное значение прироста (м <sup>3</sup> /га)
-	-	-	-	-	-	$\frac{0.6}{8.5}$	0.02
-	-	-	-	-	-	$\frac{19.7}{5.2}$	0.51
$\frac{7.9}{3.4}$	$\frac{7.9}{3.3}$	$\frac{3.3}{3.3}$	$\frac{1.7}{2.7}$	$\frac{1.6}{2.2}$	-	$\frac{37.8}{3.4}$	0.99
$\frac{3.0}{2.3}$	$\frac{3.1}{2.4}$	$\frac{2.8}{1.8}$	$\frac{0.9}{1.6}$	$\frac{1.0}{1.4}$	-	$\frac{12.8}{2.1}$	0.33
$\frac{0.7}{2.1}$	-	$\frac{2.7}{1.3}$	-	-	$\frac{0.7}{0.8}$	$\frac{4.2}{1.2}$	0.11
$\frac{0.6}{2.1}$	$\frac{1.6}{1.9}$	$\frac{4.9}{1.8}$	$\frac{3.8}{1.2}$	$\frac{3.8}{1.9}$	$\frac{11.3}{0.9}$	$\frac{24.9}{1.1}$	0.65
$\frac{12.2}{2.9}$	$\frac{11.4}{2.9}$	$\frac{13.7}{2.1}$	$\frac{6.4}{1.7}$	$\frac{5.6}{1.9}$	$\frac{12.0}{0.9}$	$\frac{100.0}{2.1}$	-
0.32	0.30	0.35	0.17	0.15	0.31	-	2.61
$\frac{14.5}{2.0}$	$\frac{8.5}{1.6}$	$\frac{9.3}{1.1}$	$\frac{4.3}{0.9}$	$\frac{2.6}{0.6}$	$\frac{0.8}{0.5}$	$\frac{100.0}{2.1}$	-
0.33	0.20	0.21	0.10	0.06	0.02	-	2.30
$\frac{10.8}{2.0}$	$\frac{20.5}{1.6}$	-	$\frac{7.3}{0.7}$	$\frac{2.8}{0.9}$	$\frac{3.3}{0.3}$	$\frac{100.0}{1.9}$	-
0.03	0.06	-	0.02	0.01	0.01	-	0.30
13.3	10.7	10.9	5.6	4.1	6.4	$\frac{100.0}{5.21}$	-
0.69	0.55	0.57	0.29	0.21	0.33	-	5.21

Таблица 10. Распределение (%) деревьев по ступеням толщины в древо-  
 Майхнинский учебно-опытный лесхоз, Приморье  
 (По: Левинский и др., 1958)

Порода	Число деревьев							
	8	12	16	20	24	28	32	36
Преобладающая порода -								
Кедр	27	26	20	15	13	15	12	13
Ель	24	15	8	6	4	3	3	1
Пихта	9	6	5	4	4	2	4	4
Итого хвойные деревья 1-й величины	60	47	33	25	21	20	19	18
Пихта белокорая	24	17	11	9	6	4	4	3
Ясень	3	2	2	1	2	1	1	1
Дуб	1	1	1	1	1	1	1	1
Березы	1	2	4	6	5	4	5	5
Липы	7	11	9	8	7	6	5	6
Берест	4	5	4	5	3	2	2	1
Орех	-	-	1	-	-	1	-	-
Бархат	-	1	-	1	-	-	1	-
Тополь	-	-	-	-	-	-	1	-
Ильм	-	2	2	1	1	1	-	1
Клен-тройчатка	2	3	5	3	2	3	1	1
Итого лиственные де- ревья 1-й величины	18	27	28	26	21	19	17	16
Клены	52	39	20	15	9	7	2	1
Граб	80	71	43	17	3	1	-	-
Сирень	10	7	3	2	-	1	-	-
Прочие	6	2	2	-	1	-	1	-
Итого лиственные де- ревья 2-й и 3-й величины	148	119	68	34	13	9	3	1
Всего	250	210	140	94	61	52	43	38
Преобладающая порода -								
Ель	65	50	47	33	28	30	27	26
Кедр	1	1	1	1	1	1	-	1
Итого хвойные деревья 1-й величины	66	51	48	34	29	31	27	27
Пихта белокорая	64	47	52	41	27	25	13	9
Ясень	2	3	3	3	5	6	3	3
Липы	3	4	5	3	3	2	2	-
Берест	3	4	6	4	4	2	2	1
Березы	6	7	8	9	7	7	6	7
Итого лиственные де- ревья 1-й величины	14	18	22	19	19	18	13	13
Клены	47	29	16	11	5	4	2	2
Сирень, вишня, рябина	9	5	4	3	2	1	-	-
Итого лиственные де- ревья 3-й величины	56	34	20	14	7	5	2	2
Всего	200	150	142	108	82	79	55	51



ство смешанного состава с преобладанием кедр корейского и ели аянской,

по ступеням толщины (см)											Итого по породам
40	44	48	52	56	60	64	68	72	76	80 и более	
<b>кедр корейский (Pinus koraiensis)</b>											
11	11	5	3	3	1	1	1	-	1	1	179
3	2	1	1	1	-	1	-	-	-	-	73
3	3	2	1	1	-	1	-	1	-	1	51
17	16	8	5	5	1	3	1	1	1	2	303
1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	80
1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	17
1	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	13
2	2	3	1	-	1	1	-	-	1	-	43
4	5	2	2	1	-	1	-	-	-	1	76
1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	28
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3
-	1	-	1	-	1	-	-	1	-	1	13
1	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	23
12	11	7	6	2	3	3	-	2	2	2	222
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	145
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	215
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	395
30	28	15	11	7	4	6	1	3	3	4	1000
<b>ель аянская (Picea ajanensis)</b>											
24	17	12	10	5	3	2	1	1	-	-	381
1	1	-	1	-	1	-	1	-	-	1	13
25	18	12	11	5	4	2	2	1	-	1	394
5	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	287
1	1	1	1	-	1	1	-	-	-	-	34
-	1	1	-	1	1	-	-	1	-	-	30
1	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	30
6	5	3	3	2	2	2	2	1	1	-	84
8	8	5	5	4	4	2	3	2	1	-	178
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	177
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	141
39	28	18	17	9	8	4	5	3	1	1	1000

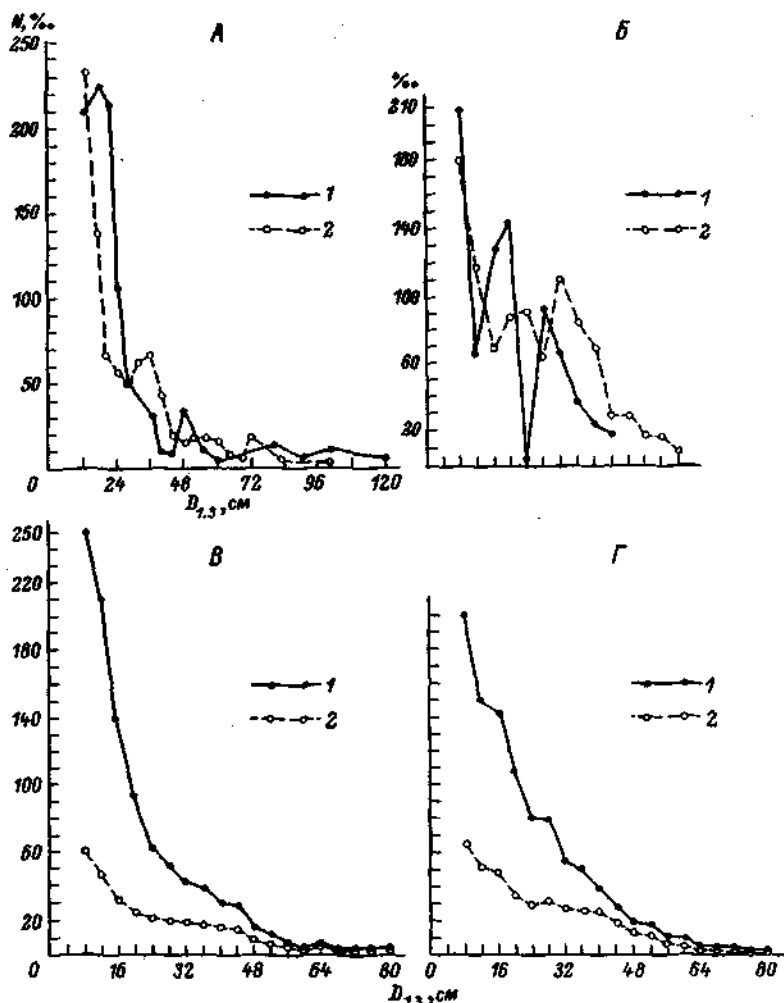


Рис. 6. Распределение числа стволов по ступеням толщины в би- и полидоминантных древостоях темнохвойных формаций на дренированных местообитаниях. Вполне выработавшиеся ценозы девственных песков.

А - усредненные данные по 10 пробным площадям в пихтово-еловых лесах Грузии с примесью бука до 10%. (По: Джапаридзе, Урушадзе, 1973). 1 - *Abies nordmanniana*, 2 - *Picea orientalis*. Б - пробные площадки в ельнике-пихтарнике липовом Среднего Прикамья. (По: Дыранков, Шергольд, 1974). 1 - *Abies sibirica*, 2 - *Picea abies* x *P. obovata*. В, Г - усредненные данные по пробным площадям, заложенным в древостоях с преобладанием кедра корейского, в составе около 30 видов древесных пород (В); в древостоях с преобладанием ели аянской, в составе около

В среднем с увеличением возраста выделенных (40-летних) поколений число представляющих их экземпляров уменьшается в пределах трех порядков чисел. В идеальном случае распределение числа экземпляров по разрядам возраста выражается плавной экспонентой, напоминающей гиперболу; в общем случае это ниспадающая ломаная линия.

Мы имеем свидетельство непрерывности, хотя бы и пульсирующей (со „взрывами“, по: Ивашкевич, 1929), возобновления или постоянной насыщенности (Толмачев, 1954) ценопопуляции молодыми поколениями. Отпад особей (самоизреживание древостоя) происходит непрерывно во всех поколениях. Темпы его с увеличением возраста поколений замедляются совершенно аналогично тому, как это происходит в нормальных (сомкнутых, чистых по составу, одновозрастных) древостоях любой древесной породы (Морозов, 1928; Ильини, 1955). Можно провести известную параллель (но не равенство!) между возрастной динамикой нормальных древостоев и возрастной динамикой поколения в составе разновозрастного древостоя.

Плавный, равномерно затухающий характер распределения числа особей по возрасту (а следовательно, и по классам диаметра или другого, в среднем увеличивающегося с возрастом отдельного дерева габитуального признака  $T$ ) выражает одно из главных условий динамической устойчивости ценопопуляции. И, возможно, не только ценопопуляции, а древесного яруса в целом.

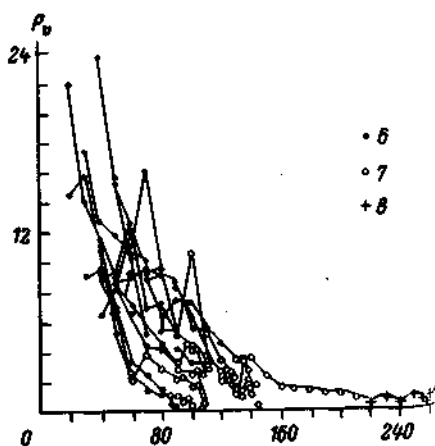
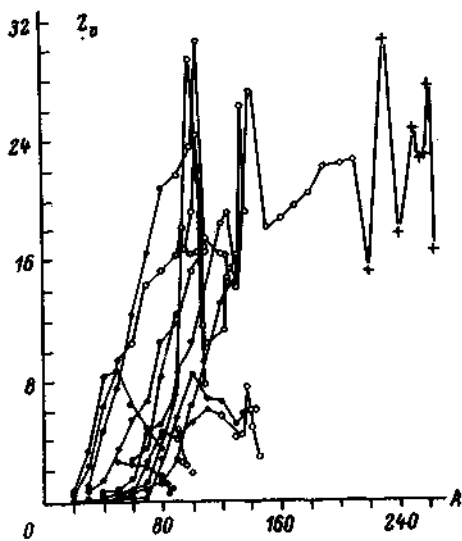
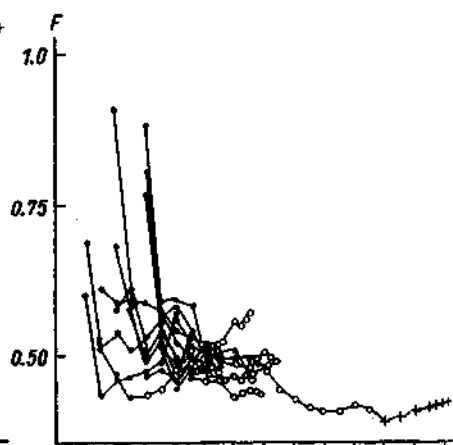
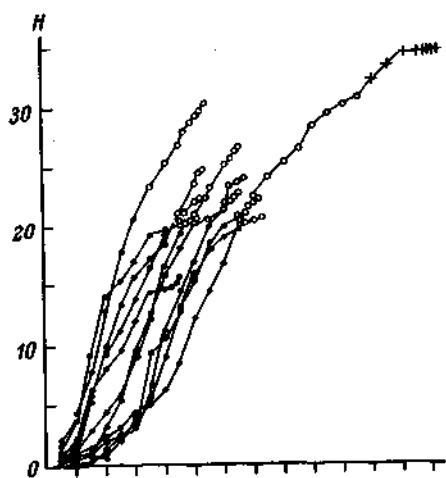
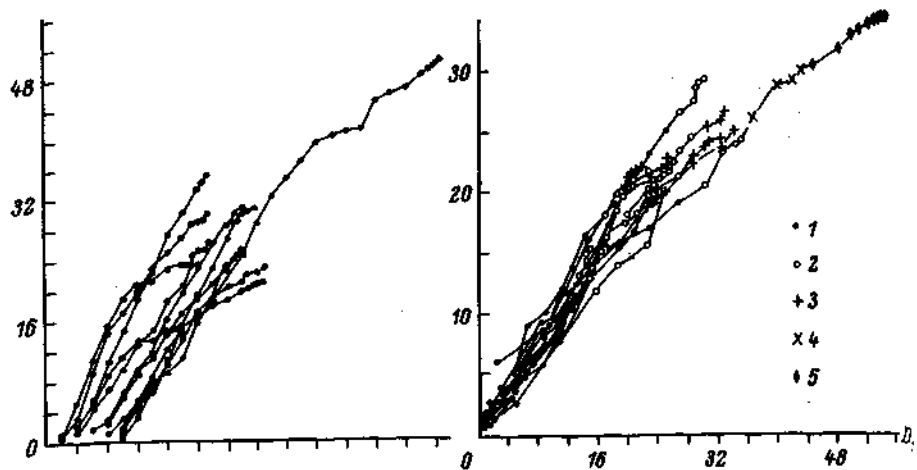
Для самого грубого моделирования рассматриваемые нами объекты позволяют применить подход В. Лика (Leak, 1965). В кратком изложении он выглядит следующим образом.

Число деревьев в каждой ступени толщины ( $\Delta y$ ), отнесенное к величине диаметра ( $\Delta x$ ), подчиняется уравнению  $\frac{\Delta y}{\Delta x} = -r y$ , где  $r = \text{const}$ . При небольших значениях  $x_y = a e^{-rx}$ , где  $a, r > 0$ .

Интегралом распределения вероятностей в пределах от  $a$  до 1 является функция  $F(x) = 1 - e^{-rx}$ .

Величину  $r$  можно вычислить по формуле  $r = \frac{n-1}{n\bar{x}}$ , где  $\bar{x}$  - величина выборочной средней (диаметра), а  $n$  - число наблюдений.

10 древесных пород ( $\Gamma$ ), Майхинский учебно-опытный лесхоз, Приморский край. (По: Левицкий и др., 1958). 1 - все древесные породы: *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *P. obovata*, *Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *Fraxinus mandshurica*, *F. rhynchophylla*, *Betula costata*, *B. platyphylla*, *B. dahurica*, *Tilia mandshurica*, *T. amurensis*, *Ulmus macrocarpa*, *U. laciniata*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Populus suaveolens*, *P. maximowiczii*, *Acer mandshuricum*, *A. mono*, *A. tegmentosum*, *Carpinus cordata*, *Syringa amurensis*, *Maackia amurensis*, *Radus maackii*, *Cerasus sachalinensis*, *Kalopanax septemlobus*, *Aralia elata*. 2 - хвойные деревья I величины (см. табл. 11).



Параметр кривой Лиюкура — коэффициент  $q$ , показывающий отношение числа стволов предыдущей ступени толщины к последующей (более толстые деревья), определяется как  $q = e^{wR}$ , где  $w$  — величина ступени толщины.

При смешанном составе древесного яруса коренных типов леса (бидоминантные кавказские и уральские, полидоминантные дальневосточные темнохвойные леса) закономерная разновозрастность состава, ценопопуляций всех составляющих древесных пород на пробных площадях размером около 1 га может и не выявиться. Дифференциация деревьев по размерам в целом по ярусу носит, однако, такой же характер, как если бы ярус был монодоминантным (рис. 6, 7; табл. 15).

Экологам ясно (Cousens, 1974, и др.), что имеется надежный критерий, определяющий достижение климакса, заключенный в возрастной структуре древостоя: „Климаксовый древостой должен существовать с неизменно доминирующим видом, в нем должны все-гда присутствовать молодые индивиды для смены отмирающих деревьев. При анализе распределения по классам возраста частоты должны сначала резко падать, а затем (в старших классах) понижаться более медленно, давая кривую, перевернутого  $J^*$  (с. 32).

Интересно отметить, что западноевропейские ученые долго не могли найти в литературе о растительных сообществах умеренного пояса земли экспериментальных данных, подтверждающих возможность существования таких распределений. Так, Джонс (Jones, 1945) специально разыскивал распределения числа особей по возрасту, соответствующие „перевернутому  $J^*$ . Он не нашел ни одного примера для чистых древостоев и удовлетворился данными, показывающими совместное распределение по классам диаметра числа стволов бука, пихты и ели в Карпатах (цит. по: Cousens, 1974).

В Германии подобного рода данные были известны только для старых девственных лесов из пихты кавказской и бука восточного северной Турции по диссертации Базелера (Baseler, 1934).

В американской и русской научной литературе тем не менее уже в 10–20-е годы нашего века такие данные были (см. с. 11 — И.И. Мазаченко и др.).

Рис. 7. Область существования и варианты изменений с возрастом (А) основных таксационных показателей у ели в абсолютно разновозрастном древостое ельника липового в районе СП.

$D_{1.3}$  — диаметр на высоте груди (см);  $H$  — высота дерева (м);  $F$  — видовое число;  $Z_v$  — текущий прирост стволовой древесины без коры (дм<sup>3</sup>/год);  $P_v$  — процент текущего прироста, 1 — деревья в возрасте до 80 лет; 2 — 81–120 лет; 3 — 121–160 лет; 4 — 161–200 лет; 5 — свыше 200 лет в момент учета; 6 — деревья с диаметром 8–16 см; 7 — с диаметром 20–28 см; 8 — с диаметром 32 см и более.

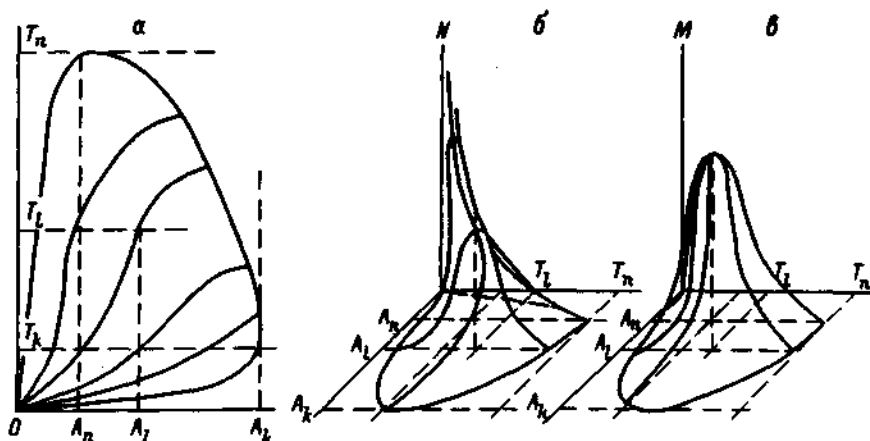


Рис. 8. Графическая модель абсолютно разновозрастного древостоя.

а - область возможных изменений величины диаметра, высоты и т.д., в общем случае - таксационного признака размера ( $T$ ); б - поверхность распределения числа экземпляров на единице площади ( $N$ ) по разрядам  $T$  и возраста ( $A$ ); в - поверхность распределения древесного запаса на единице площади ( $M$ ) по разрядам  $T$  и возраста  $A$ .  $A_n$  - минимальный возраст, в котором возможно максимальное значение величины признака ( $T_n$ );  $A_l$  - возраст основного поколения, господствующего по величине древесного запаса;  $A_k$  - предельно достижимый возраст деревьев в данном типе лесного биогеоценоза.

Наиболее четкую картину получил Р. Миллер (Miller, 1923, цит. по: Whittaker, 1975) благодаря применению совершенной методики учета. В спелом дубово-гикориевом лесу в штате Иллинойс на площади 74 га были измерены диаметры 1525 стволов дуба (*Quercus alba*), их возраст определен по кернам, взятым возрастным буровом. Деревья сгруппированы в классы возраста (с 50-летним интервалом), демографическая J-образная кривая показывает смертность дуба белого (доля особей, отмирающих в единицу времени, соотношенная с численностью), равную 0,07 за десятилетие.

Уиттекер, анализируя эти данные, констатирует „довольно постоянный поток особей, протекающий через возрастные классы и через популяцию в целом. Тот факт, что некоторые интервалы дают не вполне совершенную кривую, свидетельствует о том, что в каждой относительно стабильной популяции происходят некоторые флуктуации в скоростях рождения и смерти, сопровождаемые последующими флуктуациями плотности вокруг среднего значения“ (с. 15).

В каждом отдельном поколении ценопопуляции ели распределение числа особей по ступеням толщины диаметра на высоте груди (или

разрядам другого признака  $T$ ) по законам флуктуирующей изменчивости стремится к нормальному, но вместе с тем не является таковым. В рядах распределения по диаметру для относительно молодых поколений (в первом примере – до 200 лет) характерно смещение максимума частот влево от середины ряда; для старых поколений – смещение вправо (табл. 7).

Явление смены косо́сти ряда с некоторыми отклонениями в отношении возраста, в котором достигается симметричность, прослеживается во всех случаях. Как правило, в более продуктивных лесных сообществах изменение косо́сти ряда происходит в относительно низком возрасте. По нашему мнению (Дыренков, 1966а, 1969), это явление хорошо отражает особенности дифференциации деревьев по размерам (взаимодействию прироста и отпада).

Для полога исследованных ельников характерно постепенное падение сомкнутости снизу вверх, относительно большая скученность и взаимная угнетенность деревьев младших поколений. Следствие этого – высокая роль для молодых поколений ценотических (фито-социальных) факторов дифференциации: острая конкуренция за свет, влагу, питательные вещества почвы (Lyr et al., 1967; Карпов, 1969; Протопопов, 1975; Алексеев, 1975). Отпад происходит преимущественно за счет отставших в росте деревьев, т.е. (при близком или равном возрасте) более мелких. Наблюдается укорачивание левой ветви кривой (ряда) распределения по сравнению с правой.

У деревьев старших поколений, более крупных по размерам, малочисленных и старобенных с основными своими конкурентами – ровесниками, фитоценотические факторы дифференциации уступают первенство факторам внешней среды, слабо трансформируемым растительным сообществом (например, ураганные ветры или резкие колебания уровня грунтовых вод). Действие экстремальных факторов оказывается наиболее опасным для самых крупных деревьев из старших поколений, вызывая преимущественно „верховой отпад“ [термин А.И. Тарашкевича (1935)]. Самые старые члены ценопопуляции не являются обычно самыми крупными, и начиная с определенного, достаточно высокого возраста в девственных древостоях средний диаметр поколений в дальнейшем не увеличивается, а может даже уменьшаться.

Обычно „средние деревья“ поколений достигают максимальных размеров в возрасте, лишь на один 40-летний разряд превышающем возраст господствующего по запасу поколения (т.е. в возрасте  $A_{i+40}$ ; если  $A_i$  – возраст поколения, господствующего по запасу) (рис. 8).

Распределение общего древесного запаса по поколениям характеризуется плавной мономодальной кривой, напоминающей кривую нормального распределения.

Причина возникновения такого распределения древесного запаса ясна из рассмотрения его как функции двух переменных величин: числа экземпляров в  $i$ -том поколении ( $N_i$ ) и объема среднего дерева в этом поколении ( $V$ ):  $V_i = N_i \cdot V \dots$ , где  $V_i$  – общий древесный запас  $i$ -того поколения.

С увеличением возраста поколения ( $A_i$ ) число деревьев неизменно убывает, а объем среднего дерева, как сказано выше, увеличивается лишь до некоторого предела в возрасте  $A_2 + 40$ . Накопление древесного запаса  $i$ -тым поколением происходит лишь до тех пор, пока убыль запаса вследствие отпада отдельных деревьев перекрывается приростом остающегося на корню живого древостоя. Среди сменяющих друг друга поколений можно различать восходящий и нисходящий ряды, соответствующие левой и правой ветвям общей кривой распределения запаса по поколениям.

Изучение текущего (среднего периодического за последние 10 лет) прироста по запасу показывает, что его общая величина в древостое распределяется по поколениям и ступеням толщины в основном аналогично распределению самого древесного запаса (табл. 8, 12, 14). Максимум распределения может быть смещен с поколения, господствующего по запасу, на ближайшее к нему по возрасту поколение восходящего ряда и со ступени толщины, в которой сосредоточен максимальный древесный запас, на соседние более низкие ступени. В основе этого лежат три закономерных соотношения: 1) в пределах выборки, ограниченной одним разрядом возраста (поколением) и одним разрядом диаметра (ступенью толщины), распределения величины текущего прироста отдельного дерева и процента текущего прироста приближаются к нормальному (Дыренков, 1972б); 2) наибольшей абсолютной величиной прироста по объему древесины (в  $m^3$ ) обладают самые молодые из наиболее крупных деревьев; 3) наибольший процент текущего прироста имеют самые молодые из мелких деревьев (табл. 9, 10).

Прирост у деревьев, пораженных грибными заболеваниями (гнилями), в среднем существенно ниже, чем у равновеликих с ними здоровых.

Анализ хода роста отдельных деревьев выявляет область существования всех основных таксационных показателей в разновозрастном древостое (рис. 7, 8).<sup>1</sup> При большом объеме выборки можно оценить частотами вероятность того или иного значения каждого таксационного показателя в разном возрасте ели. Большая часть особей, составляющих основные (по запасу в момент наблюдения) поколения древостоя, имеет начальную задержку роста. Они пережили так называемый период угнетения и, следовательно, имеют S-образную кривую хода роста — около 55% всех живых деревьев с диаметром более 6 см на высоте груди. Логарифмическую кривую роста имеют около 30% деревьев, экспоненциальную — около 15% (рис. 8).

Для рассмотрения закономерностей хода роста деревьев может быть взят какой-либо габитуальный признак (его величина —  $T$ ), например диаметр на высоте груди ( $D$ ), высота ( $H$ ) и т.д.

<sup>1</sup> Мы считаем, что без наблюдений на постоянных пробных площадях это можно сделать лишь приблизительно, поскольку учет делается только по живым к моменту отбора моделям.



Все, что было ранее сказано о структуре древостоев, избранных в качестве примеров, может быть изображено в виде графических моделей (рис. 8): а) области существования всех значений  $T$  и вариантов кривых роста; б) поверхности распределения числа особей ( $N$ ) по разрядам возраста ( $A$ ) и диаметра на высоте груди (как частного случая всех  $T$ ); в) поверхности распределения древесного запаса ( $M$ ) по разрядам  $A$  и  $T$ .

До сих пор рассматривались случаи, когда выборка, сделанная на пробной площади относительно небольшого размера, хорошо представляет всю ценопопуляцию и позволяет проследить строгие закономерности ее структуры. Эти случаи с климатовыми абсолютно разновозрастными древостоями можно противопоставить другой, глущее изученной (Weise, 1880, Schiffel, 1903, цит. по: Третьяков, 1927; Assmann, 1961; Prodan, 1961; Suzuki, 1971, и др.) крайности — чистым по составу, разновозрастным и полным, так называемым нормальным древостоям. Между названными крайностями лежит континуум разнообразнейших по структуре относительно разновозрастных древостоев. Разнообразие их структуры связано со спецификой возобновительного процесса растительности в пределах биогеоценозов и отражает вероятность вмешательства в динамические смены, идущие в ельниках, внешних факторов: пожаров, ветровалов и т.п. Последнее и создает весьма пеструю картину так называемых девственных лесов, которая является причиной расплывчатости этого понятия (Орлов, 1927; Ткаченко, 1929а, 1929б; Weck, 1956; Sarvas, 1959; Leibundgut, 1959; Rubner, 1960; Джапаридзе, Урушадзе, 1973, и др.). Необходима классификация типов возрастной и сопряженной с ней таксационной структуры древостоев.

В СССР итоги первых попыток классификации, основанной на анализе структуры древостоев по выборкам из ценопопуляций небольшого объема (пробным площадям), подвела конференция по изучению разновозрастных лесов Урала, Сибири и Дальнего Востока (Красноярск, 1967 г.). Большинство наиболее интенсивно работавших в этом направлении советских исследователей (Б.П. Колесников, Г.И. Комин, И.В. Семечкин, Е.П. Смолоногов и др.), как ранее и наши зарубежные коллеги (F. Baker, H. Leibundgut и его школа, I. Weck и др.), сходились на том, что естественная классификация должна учитывать и отражать динамику, условия формирования той или иной структуры (см., например, Leibundgut, 1959: 14). Но такой подход долгое время не был реализован даже в лучших предложениях до и непосредственно после конференции (Комин, Семечкин, 1970).

Одна из основных трудностей заключается, по-видимому, в том, что структура ценопопуляций, являющихся подсистемами лесных фиценозов, столь же конвергентна, как и сами сообщества в целом. Чем ближе древостои по признакам их структуры к категории абсолютно разновозрастных, а растительное сообщество — к состоянию наибольшей выработанности, климаксовому ценозу, тем боль-

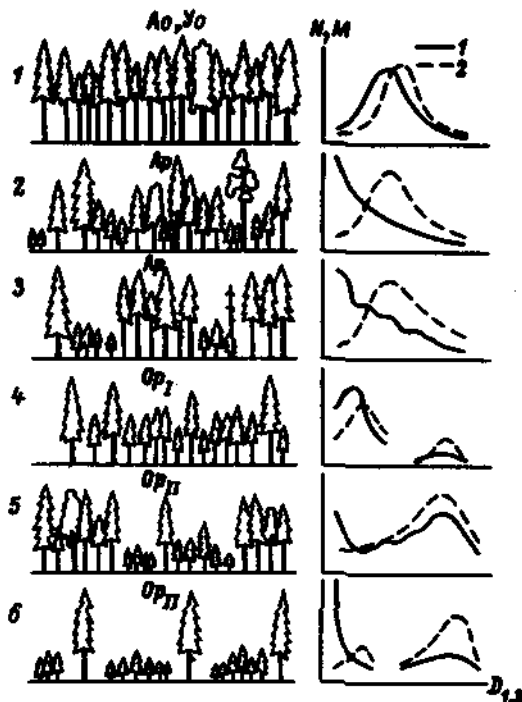


Рис. 9. Схема строения древесного полога и вид кривых распределения числа стволов ( $N$ ) и древесного запаса ( $M$ ) ( $M^3/\text{га}$ ) в древостоях различных вариантов возрастной структуры.

1 – абсолютно и условно одновозрастные древостои ( $A_0, Y_0$ ); 2 – абсолютно разновозрастные с равномерным смещением деревьев, представляющих различные поколения ( $A_p$ ); 3 – абсолютно разновозрастные с групповым смещением поколений ( $A_p$ ); 4 – относительно разновозрастные демулационных фаз динамики (преобладание поколений восходящего ряда) ( $O_{pI}$ ); 5 – относительно разновозрастные дигрессивных фаз динамики (с преобладанием поколений нисходящего ряда) ( $O_{pII}$ ); 6 – относительно разновозрастные с разрывом непрерывной цепи поколений ( $O_{pII}$ ). 1 – число стволов, 2 – запас.

ше вероятное количество путей их формирования. Именно для таких древостоев и сообществ характерна максимальная уравновешенность процессов организации и дезорганизации. В абсолютно разновозрастных древостоях осуществляется непрерывное самовоспроизводство всех элементов.

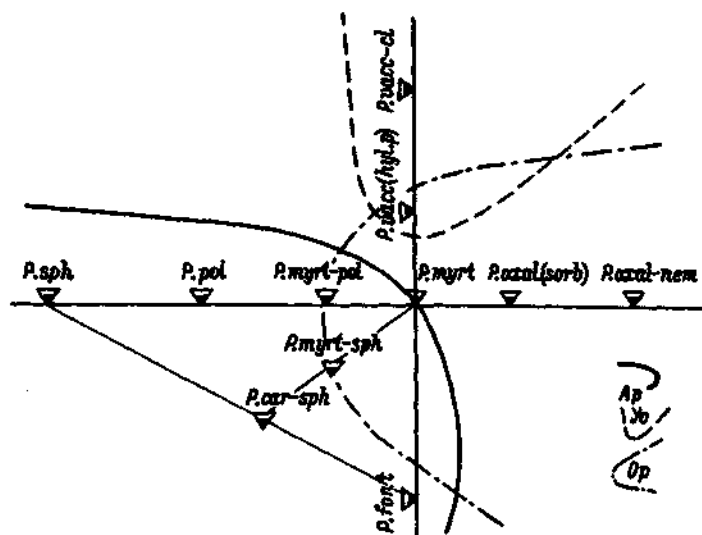


Рис. 10. Сопряженность основных вариантов возрастной структуры древостоев с коренными типами леса равнинной средней тайги (район СВ).

*P. vacc-cl* - *Piceetum vaccinioso-cladinosum*; *P. vacc(hyl. p)* - *P. vacciniosum* (var. *hylocomiosum purum*); *P. myrt* - *P. myrtilloso-hylocomiosum*; *P. oxal(sorb)* - *P. oxalidoso-hylocomiosum* (var. *sorbosum*), *P. oxal-nem* - *P. oxalidosum-nemoritherbosum*; *P. myrt-pol* - *Piceetum myrtilloso-polytrichosum*; *P. pol* - *P. polytrichosum*; *P. sph* - *P. sphagnosum*; *P. myrt-sph* - *P. myrtilloso-sphagnosum*; *P. car-sph* - *P. caricoso-sphagnosum*; *P. font* - *P. fontinale*.

На основании изучения возрастных и восстановительных смен ельников с параллельным анализом структуры ценопопуляций и филогенетической структуры сообществ построено две схемы: принципиальная схема классификации типов возрастной структуры и строения древостоев (рис. 9, 10) и схема современной динамики южно-среднетаежных ельников Европейского Севера, отражающая сопряженность вариантов возрастной структуры с отдельными фазами смен растительности (рис. 11).

#### Классификация типов возрастной структуры древостоев

1. Ар - абсолютно разновозрастные древостои (рис. 2, 4, 5), соответствующие „наиболее выработавшимся“ (Сукачев), „уравновешенным“ (Braun-Blanquet),

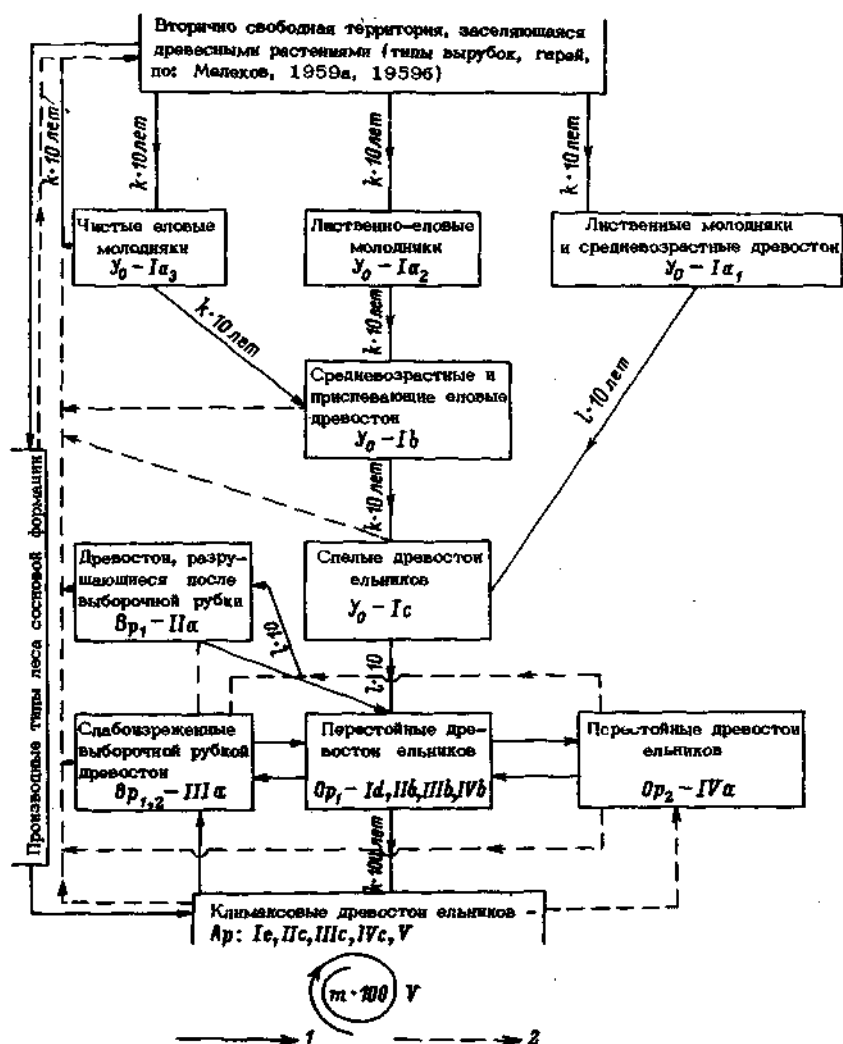


Рис. 11. Основные направления современной динамики южно- и среднеэтажных ельников и сопряженность возрастной структуры древостоев с отдельными фазами сукцессий.

Стрелками показано направление смен: 1 - демутиационных, 2 - дигрессивных. Остальные обозначения см. в тексте.



Рис. 12. Относительно разновозрастный древостой ельника черничного района ВВ (резерват „Велосский лес“, Ленинградская обл.).

„климаксовым“ (Clements, Tensly, Daubenmire) фитоценозам зрелых типов леса. Их структура соответствует представлению о „равномерном восстановительном процессе“ (Сукачев, 1964). Подробности строения Ар-древостоев рассмотрены выше.

На рис. 9 показаны два варианта: 2 Ар – с преимущественно равномерным (подеревным) смешением поколений и 3 Ар – с явно выраженным групповым смешением деревьев.

2. Ор – относительно разновозрастные древостои (рис. 12) принадлежат к коренным типам леса в тех фазах динамики, которые либо предшествуют состоянию полной выработанности (преклимаксовые сообщества) – индекс Ор<sub>1</sub>, либо знаменуют собой результаты неглубоких дигрессий от такого состояния (постклимаксовое сообщество) – индекс Ор<sub>2</sub>. В первых динамика происходит с накоплением древесного запаса, связанным с преобладанием общего прироста над общим отпадом, а во вторых – с убыванием древесного запаса. Ор-древостои отражают дискретность возобновительного процесса, его волновой характер в определенных типах лесных биогеоценозов.

Для отнесения объекта к относительно разновозрастным древостоям доля одного из 40-летних поколений должна составлять от 50 до 90% от общего древесного запаса на пробной площади, причем по 40-летним разрядам возраста ценпопуляция непрерывна (или почти непрерывна) до возраста более 200 лет.

Древостоям, возникшим в результате глубоких депрессий, вызванных естественными причинами (6 Ор<sub>II</sub> на рис. 9), аналогичны древостои со структурой, нарушенной выборочными рубками.

3. Условно разновозрастные (Уо) и очень редкие на Европейском Севере абсолютно разновозрастные древостои (Ао).

Условно разновозрастными считаются древостои, у которых древесный запас более чем на 90% образован деревьями, различающимися по возрасту не более чем на 40 лет. Обе категории (Уо и Ао) соответствуют некоторым фазам восстановительных (пирогенных, связанных со сплошными ветровалами и рубками) смен растительности. В этих фазах с самого начала или после разрушения листового полога сериальных фитоценозов возникают ельники, имеющие закономерности строения нормальных древостоев.

#### Схема современной динамики ельников

Общая схема современной динамики ельников показана на рис. 11. Здесь изображены наиболее вероятные вторичные сукцессии, восстановительные и возрастные смены в ельниках зеленомошной и долгомошной групп типов леса.

Римскими цифрами обозначены сукцессионные ряды, объединенные в пять вариантов лесовосстановительного процесса. В каждом ряде отдельные фазы сукцессий обозначены латинскими буквами (например, Iа, Iб), причем алфавитная последовательность соответствует хронологической. В схеме отражена возможность дивергенции и конвергенции вариантов возрастной структуры древостоев. Для молодых и средневозрастных древостоев буквенные обозначения фазы (А) дополнены цифровыми индексами (1, 2, 3), фиксирующими различие в составе древостоев: отсутствие, примесь или господство мелколиственных пород (березы, осины, липы).

I ряд соответствует последовательности фаз при посткатастрофических демулационных сменах сообществ:  $\rightarrow I\alpha_{1,2,3} \rightarrow I\beta \rightarrow I\gamma \rightarrow I\delta \rightarrow I\epsilon \rightarrow$ . Такие смены описаны Г. Сиреном (Siren, 1955) для Северной Финляндии, Н.И. Казимировым (1971) — для Южной Карелии, нами — для Вепсовской возвышенности (Дыренков и др., 1969). Продолжительность периода формирования в этом ряду абсолютно разновозрастных климаксовых сообществ составляет 400–600 лет (Воропанов, 1950; Казимиров, 1971).

II ряд — это длительные депрессионно-демулационные, по А.А. Ниценко (1965) — осциллирующие, смены. Они связаны со значительными разрушениями, например ветровалом, близких к абсолютно разновозрастным древостоев. Последовательность фаз:  $\rightarrow II\alpha \rightarrow II\beta \rightarrow II\gamma \rightarrow$ .

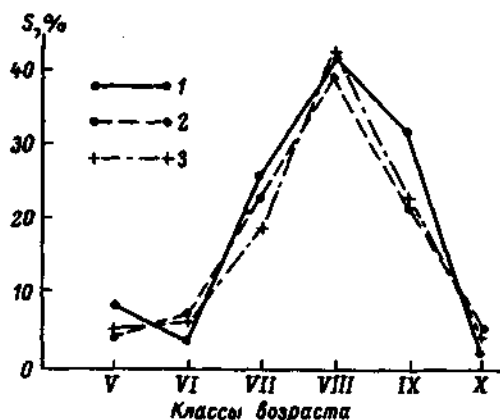


Рис. 1.3. Распределение по классам возраста площади ( $S$ ), занятой древостоями старше 80 лет, в неосвоенных лесных массивах (% суммы площади насаждений V и старше классов возраста, представляющих более 80% площади всех ельников).

1 - ельник черничный района ВВ, 2 - е. черничный района СВ, 3 - е. долгомошный района СВ.

Цикл ( $a, b, c$ ) занимает около 150–200 лет. Описание подобного рода смен можно найти у С.В. Алексева (1948), Е.П. Смоленцова (1956), Н.П. Чупрова (1964).

III ряд - относительно краткосрочные дигрессивно-демутационные смены, связанные с незначительными разрушениями древостоев, переходящих к абсолютно разновозрастным. Причинами разрушений могут быть групповое усыхание деревьев или ветровал. Последовательность фаз:  $\rightarrow IIIa \rightarrow IIIb \rightarrow IIIc$ . Продолжительность цикла ( $a, b, c$ ) несколько десятилетий. Аналогично происходят смены, связанные с малоинтенсивными выборочными рубками и их последствиями (Дыренков, Волков, 1971; Дыренков, Шергольд, 1974).

IV ряд - неравномерный, волновой возобновительный процесс в древних ельниках. Последовательность фаз:  $\rightarrow IVa \rightarrow IVb \rightarrow IVc \rightarrow$ , продолжительность цикла ( $a, b, c$ ) - от нескольких десятилетий до 100–150 лет.

Этот ряд описан для северной тайги Коми АССР В.Н. Валяевым (1961а, 1961б, 1963), для района СВ - П.А. Анишиным (1969). Нами совместно с А.Д. Волковым (Волков, Дыренков, 1971) составлен эскиз таблиц такого рода динамики древостоев для Южной Карелии.

V ряд - равномерный возобновительный процесс климаксовых фитоценозов. На этой форме динамики мы уже останавливались подробно. Впервые ее описание дано для района СВ автором (Дыренков, 1966а).

Смены лесных формаций, т.е. переход доминирования в древесном ярусе сообществ от ели к другим породам, могут совершаться: [ель ↔ береза, осина, липа] – только в I и II (преимущественно в I) рядах; [ель ↔ сосна] – только в I ряду; [ель ↔ пихта, кедр] – во II, III и IV рядах при динамике полидоминантных темнохвойных древостоев.

Из полидоминантных коренных лесов на Европейском Севере известны лишь елово-пихтово-кедровые (Урал и Приуралье, например в районе ВВ), из бидоминантных – состоящие из двух видов ели [Picea abies, P. obovata и переходные формы, являющиеся результатом интрогрессивной гибридизации, см. Л.Ф. Правдин (1975), Е.Г. Бобров (1978)], а также из ели и пихты сибирской, ели и сосны обыкновенной.

Заметим, что коренные елово-сосновые леса возможны лишь как наиболее гидроморфные и олиготрофные по местообитаниям варианты или же в очень оригинальных мозаичных местообитаниях, например в сельговом комплексе Южной Финляндии и Карелии (Дыренков, 1968; Чертов и др., 1973).

Для неосвоенных и слабоосвоенных массивов спонтанной еловой тайги, расположенных в разных районах, характерно поразительное сходство в распределении площади таксационных выделов (контуров) по классам возраста<sup>1</sup> представленных в этих выделах древостоев.

На рис. 13 показана оценка таких распределений на основании статистической выборки контуров из материалов лесоустройства. Выявляется отсутствие молодых и вместе с тем очень старых древостоев, максимум распределения лежит в области VII–IX классов возраста.

Маршрутные обследования таких лесных массивов с установлением для каждого выдела типа леса и варианта возрастной структуры древостоя позволили получить распределение площади с учетом соотношения прироста и отпада древесного запаса в целом по массиву (табл. 16).

В таких массивах обеспечивается устойчивость „среднего возраста тайги“ (около 180–220 лет) и „среднего уровня ее продуктивности“, поскольку при равенстве текущего прироста и отпада наличные запасы в массиве почти неизменны. При маршрутных обследованиях выявилась специфичность типов возрастной структуры, представляющих различные ряды динамики по отношению к типам леса. В общей форме сопряженность основных вариантов возрастной структуры с коренными среднетаежными типами леса показана на рис. 10.

Каждый из наших основных районов исследований (даже в пределах одной лесорастительной подзоны) имеет определенное сочетание по площади лесов с основными вариантами возрастной структу-

<sup>1</sup> Для древостоев хвойных пород приняты 20-летние классы возраста.



Таблица 16

Соотношение площади, занятой древостоями различных типов возрастной структуры, в массивах спонтанной тайги (районы ВП и СП)

Варианты структуры древостоев	% к общей площади обследованной части массива		Отношение прироста (П) к отпалу (О)
	Колчим (ВП)	Юсьва (СП)	
Условно одновозрастные	18	7	П > О
Относительно разновозрастные	63	45	
В том числе:			
дигрессивных фаз (Op <sub>II</sub> )	24	18	П < О
демутационных фаз (Op <sub>I</sub> )	39	27	П > О
Абсолютно разновозрастные	10	48	П < О
Древостой со следами выборочных рубок 50-60-летней древности	9	-	П > О
В целом по массиву	100	100	П ≈ О

ры (рис. 14). Оно связано с особенностями мозаики местообитаний (Kopp, 1973), или его текущей структуры (Fliesengefüge) (Siegel, 1962, цит. по: Шмиткюен, 1966). Такое утверждение касается не только древостоев одной формации (например, ельников), но и соотношения площади различных формаций (например, ельников и сосняков).

Это можно иллюстрировать сравнением древостоев на территории Вепсовской возвышенности (ВВ) с пересеченным рельефом и древостоев в юго-западной части Вычегодско-Мезенской равнины (северо-запад СВ) с более плоским рельефом и равномерной по площади заболоченностью. Для Вепсовской возвышенности характерны относительно разновозрастные и условно одновозрастные древостои ельников с неярким участием сосны, для бассейна средней и нижней Вычегды — абсолютно разновозрастные и относительно разновозрастные древостои почти чистых по составу ельников (табл. 17). В первом случае период повторяемости явлений, вызывающих экзодинамические смены (главным образом пожаров), короче, чем время, необходимое для полного вытеснения сосны елью и образования абсолютно разновозрастных и близких к ним древостоев (Дыренков, 1968; Дыренков и др., 1969).

В соседних лесорастительных подзонах изменяются количественные показатели, характеризующие структуру и динамику естественных древостоев, в то время как сам тип возрастной структуры —

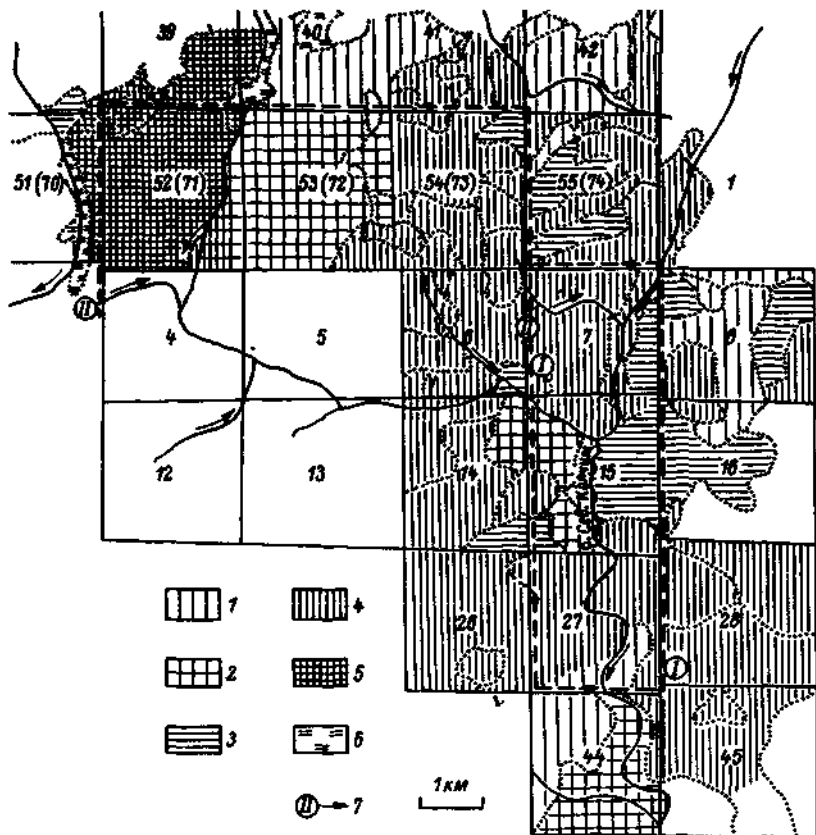


Рис. 14. Структура малонарушенного лесного массива с коренными елово-пихтовыми древостоями в районе ВП (Верх-Язвенское и Песчанское лесничества Пермской обл.), 1969 г.

1 - условно одновозрастные древостои; 2 - относительно разновозрастные со следами малоинтенсивных выборочных рубок; 3 - относительно разновозрастные демутационной фазы возрастных смен; 4 - относительно разновозрастные дигрессивной фазы; 5 - абсолютно разновозрастные древостои; 6 - болота; 7 - основной маршрут обследования. Арабские цифры на схеме - номера кварталов.

возобновительной динамики - в сходных по мозаике местообитаний ландшафтах у коррелирующих типов леса остается аналогичным. Так, в средней тайге по сравнению с южной уменьшаются значения  $M$ ,  $T_m$ ,  $T_k$  и в то же время увеличиваются значения  $N$ ,  $A_n$ ,  $A_m$ ,  $A_k$  (например, при сравнении районов ВВ-ЮК, СП-ВП, СП-СВ).

Т а б л и ц а 17

Еловые древостой У и старше классов возраста (101-240 лет) в основных лесных массивах, не освоенных промышленными рубками

Группы типов леса, занимающих наибольшую площадь	Варианты возрастной структуры древостоя				% от общей площади ельников в лесных массивах
	условно одновозрастные (Уо)	относительно разновозрастные (Ор)	абсолютно разновозрастные (Ар)	всего	
А. ельники зеленомошные Б. долгомошные	Колошемское лесничество, Вологодская обл. (ВВ)				
	18	82	-	100	55
А. зеленомошные Б. долгомошные	Поэтыкеросское лесничество, Коми АССР (СВ)				
	22	57	21	100	33
	-	8	92	100	47

В пределах подзоны в различных по мозаике местообитаний ландшафтных комплексах (пары СВ-ВП, ЮК-ВП, СВ-ЮК и ВВ-СП) типы структуры - динамики модальных древостоев коррелирующих типов леса, как правило, отличаются друг от друга значительно, тем в сходных ландшафтных комплексах, принадлежащих к соседним подзонам (например, пары ЮК-ВВ и ВП-СП).

Выявив на основе анализа эмпирических данных наличие многих определенных соотношений, целесообразно углубить математическое моделирование тех моментов, которые оказались наиболее доступны изучению.

### 3.2. Статистический подход к моделированию структуры и динамики ценопопуляций

В последние годы моделированию и прогнозированию изменений структуры древостоев уделяется большое внимание. Существует много своеобразных аспектов этой работы (см., например, Growth models for tree..., 1974; Кузьмичев, 1977; Лица, 1980, и др.). Наибольшие успехи достигнуты в отношении моделирования хода роста простых по форме одновозрастных древостоев и их товарной

структуры (Assmann, Franz, 1963, 1965; Антанайтис, Загребев, 1969; Антанайтис, 1971; Мошкалев, 1974; Eriksson, 1976, и др.).

Смешанные и разновозрастные древостои представляются до сих пор довольно сложными объектами, не допускающими универсальных решений и создания общих моделей. Теоретически наиболее обоснован подход, предусматривающий рассмотрение во всех случаях однородных биологических и статистических совокупностей деревьев, которые названы древостоями элементов леса (Третьяков, 1927; Третьяков и др., 1952).

С точки зрения современной экологии, элемент леса Н.В. Третьякова следует рассматривать как подсистему популяции вида, являющуюся компонентом древесного яруса лесного сообщества. В пределах такой подсистемы — совокупности близких по возрасту и условиям предшествующего периода роста особей — наблюдается обычный результат флуктуирующей изменчивости признаков с полигенной наследуемостью. Он выражается в мономодальном, близком к нормальному, распределении числа особей по разрядам признака, например по величине диаметра, высоты. На статистической модели, в основу которой было положено близкое к нормальному распределение числа стволов по ступеням толщины, т.е. по разрядам диаметра на высоте груди, долгое время покоилась теория лесной таксации. В интерпретации причин возникновения близкого к нормальному распределения лесоводы ограничивались указанием на обилие противоположно и случайно действующих внешних причин дифференциации деревьев по размеру (см., например, Кищенко, 1926).

Н.В. Третьяков, активно развивавший математические основы лесной таксации, заложенные Шиффелем и Вейзе, писал, что распределение числа стволов по ступеням толщины для всякого древостоя элемента леса выражается геометрически кривой вероятности и указывал при этом, что отдельные ряды распределения отличаются от нормального. Ученики и последователи Н.В. Третьякова, считая ряды и поверхности распределения основой „математического скелета“ древостоев, никогда не прибегали к известной формуле кривой нормального распределения с целью аппроксимации эмпирических данных перечислительной таксации. Для получения средних рядов распределения, характеризующих совокупность древостоев, при построении товарных (сортиментно-сортных) таблиц применялся прием графического выравнивания кривой накопленных частот — построение огивы (Горский, 1941 : 28-45; 1962 : 40-46). Такой прием позволял достигать требуемого для построения таблиц среднего отклонения выровненных частот от средних величин, полученных при измерениях, не более чем на 1-3%. Применение нормальной кривой дало бы большие отклонения.

Возникновение косости у рядов распределения логично интерпретировано А.К. Митропольским (1961) и М. Проданом (Prodan, 1961). Первый указал на значение подгона крупных деревьев и преимущественный отпад оставших тонких, а второй отметил общую тенденцию развития, выражающуюся в относительном увеличе-

ли отпада крупных деревьев по мере приближения древостоя к некоторой границе — „достижимому максимуму“ по размерам деревьев. На основе собственных экспериментальных данных А.И. Ташкевич (1935) писал об изменении характера отпада с возрастом древостоя: низовой отпад по достижению древостоем некоторого среднего диаметра переходит в верховой.

Все это было положено в основу нашей рабочей гипотезы о возрастной динамике рядов распределения и уточнено для отдельных объектов (Дыренков, 1966а, 1969).

В поисках наиболее удачных и универсальных возможностей аппроксимации рядов распределения многими исследователями кроме нормального распределения испытывались распределения Пуассона, функция Шарлье и кривые Пирсона и Джонсона (см., например, Осуши, 1961). В СССР первым достижением в такого рода поисках было установление А. Патацкасом (1965) возможности универсального применения кривой Пирсона типа I для аппроксимации кривых распределения числа стволов по диаметру у всех одновозрастных рядов сосняков. Семейством кривых Пирсона типа I оказалось возможным описать таблицы распределения числа стволов по размерам диаметра и 40-летним поколениям в разновозрастных ельнике бассейна р. Вычегды (Дыренков, 1966а, 1969). Публикации И.А. Макаренко (1967) и В.С. Ипатова (1967, 1969) свидетельствовали об успешном применении для аппроксимации самых разнообразных кривых распределения числа стволов по ступеням толщины кривой Пирсона типа I.

Возникали вопросы: насколько универсальным может быть применение кривой типа I? И нельзя ли зафиксировать границы области изменений и характер изменений параметров этой кривой при описании с ее помощью реальных рядов распределения?

Для ответов следовало проанализировать все доступные материалы, в отношении которых почти не было сомнения в том, что элементы леса выделены правильно и строго. На первом этапе анализа (см. Дыренков, 1969) были использованы данные из „Справочника таксатора“ (Третьяков и др., 1952 : 337–343) о сосняках, ельниках, березняках и осинниках таежной зоны и новые экспериментальные данные, полученные на 27 пробных площадях, заложенных в не нарушенных рубками разновозрастных древостоях Ленинградской, Вологодской, Архангельской областей и Коми АССР, и, наконец, материалы, любезно предоставленные нам С.Н. Сенновым (ЛенНИИЛХ), по 62 пробным площадям, заложенным в чистых и смешанных молодых древостоях с господством сосны, ели, березы и осины в Ленинградской обл. Всего в первый прием обработано более 250 рядов распределения. Вычисления критерия  $\mathcal{Z}$ , применяемого для установления типа кривых Пирсона, дало в 95% случаев отрицательные величины. Практически всегда было соблюдено условие отнесения кривой к типу I ( $\mathcal{Z} < 0$ ). 5% рядов с  $\mathcal{Z} > 0$  можно предполагать нарушенными древостоями элементов леса или выделенными с ошибками в перечете деревьев.

Таблица 18

Минимальные и максимальные значения статистик рядов распределения (по табл. 77, 78, 82 и 83 „Справочника таксатора“) (Третьяков и др., 1952)

Группы формаций	Средний арифметический диаметр ( $\bar{X}$ , см)		Коэффициент вариации ( $V$ , %)		Мера косо- сти ( $S$ )		Мера круто- сти ( $E$ )	
	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.	мин.	макс.
Ельники	9,8	38,6	27,3	34,0	+0,20	+1,38	-0,50	+1,38
Сосняки	11,6	46,7	26,1	33,8	+0,04	+0,90	-0,46	-0,32
Березняки	11,7	33,8	25,2	33,1	+0,26	+0,91	-0,04	+0,97
Осиныки	13,8	42,9	24,7	31,2	+0,12	+0,73	-0,83	-0,12

При анализе средних рядов распределения у древостоев основных элементов леса восточноевропейских ельников, сосняков, березняков и осинников, помещенных в составленных П.В. Горским таблицах „Справочника таксатора“ (Третьяков и др., 1952), была выявлена область изменения числовых значений их основных статистик (табл. 18). Она оказалась довольно ограниченной. Затем был установлен обычный характер изменений меры косоности и меры крутости в возрастной динамике древостоя основного элемента леса. Это сделано на примере модальных древостоев ельника, сосняка, березняка черничного (III класс бонитета, Ленинградская обл.) с использованием эскизов таблиц хода роста, составленных П.В. Горским и В.С. Моисеевым (табл. 71, 83 и 93 „Справочника таксатора“, Третьяков и др., 1965).

Характер изменения рядов распределения с возрастом для всех трех пород является общим (рис. 15). Равномерно замедленному увеличению среднего диаметра древостоя основного элемента леса соответствует равномерно замедленное уменьшение меры косоности от величины порядка  $+1,0$ – $+1,5$  в возрасте около 30 лет до  $+0,1$ – $+0,3$  в возрасте 150–170 лет, до которого доведены по сосне и ели использованные нами таблицы. Также равномерно замедленно уменьшается величина меры крутости, переходящей из области положительных значений в область отрицательных у сосны и ели в возрасте около 70 лет, а у березы в возрасте около 90 лет.

Если, далее, остановить внимание на изменениях меры косоности и крутости в древостоях одной породы, относящихся к разным типам леса и, следовательно, различным по продуктивности, то окажется, что все кривые, аппроксимирующие эти изменения, имеют по своему характеру полное внешнее сходство. Они различаются лишь количественно: в одном и том же возрасте более производи-

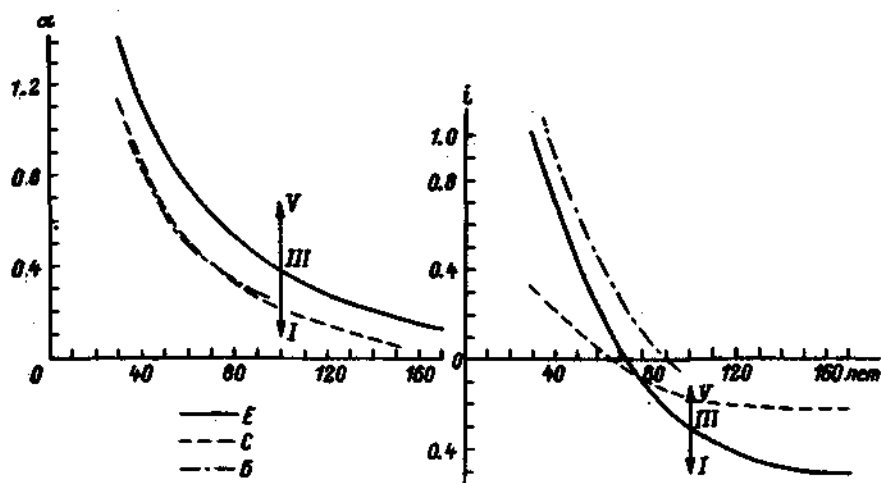


Рис. 15. Изменение меры косоности ( $\alpha$ ) и меры крутости ( $i$ ) в рядах распределения числа стволов по ступеням толщины древостоев основных элементов леса модальных сосняков, ельников и березняков типов леса серии черничные, III класс бонитета, Ленинградская обл.

Римские цифры — классы бонитета.

дельные древостои (например, ельника кисличного и е. кислично-шалоротничкового, Iа-II классы бонитета) имеют более низкие значения  $S$  и  $E$ , чем менее производительные (например, ельника болгомошного и е. сфагнового, IУ-У классов бонитета). На рис. 15 это показано стрелками, пересекающими график, построенный для ельника черничного III класса бонитета, в точке, соответствующей абсциссе „100 лет“.

Сравнение рядов распределения условно одновозрастных приспевающих и спелых древостоев в целях установления особенностей, связанных с принадлежностью к тому или иному типу леса, было сделано также с использованием данных о ельниках Белоруссии (Юркевич, Голод, 1967).

Приводимые данные (табл. 19) позволяют предполагать, что стабилизация рядов распределения деревьев по ступеням толщины (косвенно устанавливаемая по минимальному коэффициенту вариации и минимальной асимметрии рядов) наступает раньше всего в древостоях типов леса, в которых доминант-эдификатор находится ближе к своему экологическому и фитоценолитическому оптимуму. Действительно, минимальные значения  $V$  и  $S$  характерны, с одной стороны, для типов леса с наиболее высоким классом бонитета древостоев, а с другой стороны, в пределах одного класса бонитета — для типов леса, которые можно признать коренными и наибо-

Т а б л и ц а 19

Статистики рядов распределения числа стволов по ступеням толщины в еловых древостоях 80-110-летнего возраста в Белоруссии

Тип леса	Класс бонитета	$V(\%)$	$S$	$E$
Ельник кисличный	Ia,5	28,4	0,01	-0,41
Е. черничный	II	38,1	0,28	-0,51
Е. папоротниковый	I	22,6	0,34	+0,90
Е. мшистый	I,5	33,5	0,34	-0,36
Е. разнотравно-приручейный	II	37,1	0,44	-0,30
Е. брусничный	II,5	40,1	0,46	-0,37
Е. орляковый	I,5	40,3	0,51	-0,04
Е. снытевый	Ia,5	34,8	0,67	+0,54
Е. крапивный	Ia	27,4	0,64	+0,42
Е. дощомошный	III	47,8	0,85	+0,20
Е. сфагновый	IV	39,2	0,85	+0,05

лее устойчивыми, например, в Ia-II классах бонитета - в ельнике кисличном, во II классе бонитета - в е. черничном. Наиболее стабилизирован ряд в древостоях основного для Белоруссии, зонального типа леса - е. кисличного.

Использованные нами таблицы П.В. Горского и В.С. Моисеева не давали возможности проследить изменение строения ряда распределения в молодых древостоях (до 30 лет) и в наиболее старых разновозрастных древостоях с наличием элементов леса старше 150-170 лет. Это сделано на основе новых экспериментальных данных.

По итогам анализа рядов распределения в смешанных молодяках Ленинградской обл. можно проследить изменение статистик рядов распределения в зависимости от возраста при равном среднем диаметре и в зависимости от среднего диаметра при равном возрасте (Дыренков, 1969). При независимом увеличении как диаметра, так и возраста происходит уменьшение  $V$ ,  $S$  и  $E$ . Интенсивность процесса дифференциации деревьев по толщине в древостое элемента леса с возрастом уменьшается, и тем быстрее, чем меньше взаимное угнетение деревьев. Последнее также связано с теснотой начального заселения ими занимаемой в момент наблюдения площади. Наиболее определенно выявляется изменение величины  $S$ .

В табл. 20 приведены результаты анализа рядов распределения числа стволов по ступеням толщины в не нарушенных рубкой разновозрастных ельниках. С увеличением возраста древостоев элементов леса наблюдается закономерное уменьшение варьирования диаметра при соответствующем уменьшении величины  $S$  и  $E$ , т.е. точно так же, как и в возрастной динамике одновозрастных древостоев.



Ряды распределения числа стволов по ступеням толщины в древостоях *Pinus* в подзолистых лесах Европейского Севера

Тип леса	Характеристики древостоев по поколениям (элементам леса)			Статистики рядов распределения					
	возраст (A, лет)	запас (M, м <sup>3</sup> /га)	число стволов (N)	средний арифметический диаметр древостоя ( $\bar{X}$ , см)	основное отклонение ( $\bar{\sigma}$ , см)	коэффициент вариации (V, %)	асимметрия (S)	эксцесс (E)	критерий для установления типа кривой Пирсона (Z)
I. Ельники Велсовской возвышенности (Ленинградская и Вологодская области)									
Ельник кислично-черничный	81-120	235	630	20,1	6,1	30,3	+0,45	-0,08	-0,18
Е. чернично-зеленомошный	121-160	305	682	21,7	6,7	31,3	+0,25	-0,31	-0,05
	161-200	44	117	22,9	4,1	19,1	+0,31	-0,06	-0,18
	41-80	20	1153	9,4	5,6	59,0	+0,82	-0,14	-0,17
	81-120	26	123	15,6	6,3	40,2	+1,12	-0,24	-0,34
	121-160	148	242	25,0	8,1	32,2	+0,17	-0,52	-0,02
	161-200	50	51	33,0	6,1	18,5	-0,23	-2,62	-0,01
Е. чернично-сфагновый	81-120	35	233	14,9	4,5	30,2	+1,06	+2,20	-0,02
	121-160	62	157	21,8	6,6	30,4	-0,29	-0,19	-0,09
	161-200	82	117	28,4	6,9	24,2	-0,07	-0,30	-0,01
	201-240	48	45	34,8	6,6	18,9	-0,79	+0,11	-0,25
II. Ельники бассейна р. Вычегды (Архангельская обл. и Коми АССР)									
Е. чернично-зеленомошный	81-120	3	56	10,4	3,4	32,5	+1,14	+1,35	-0,42
	121-160	25	163	15,2	5,3	34,6	+0,42	-0,31	-0,10
	161-200	63	240	19,5	5,3	27,1	+0,11	-0,29	-0,01
	201-240	139	237	26,3	6,2	23,5	+0,23	-0,21	-0,07
Е. чернично-долгомошный	81-120	5	443	5,5	2,9	52,2	+2,35	+6,20	-1,68
	121-160	38	372	12,7	5,3	42,1	+0,46	-0,12	-0,16
	161-200	51	307	15,8	5,3	33,3	+0,52	+0,34	-1,82
	201-240	51	189	19,2	6,5	34,0	-0,02	-0,72	-0,00
	241-280	30	100	20,4	6,3	30,9	-0,33	-0,47	-0,05

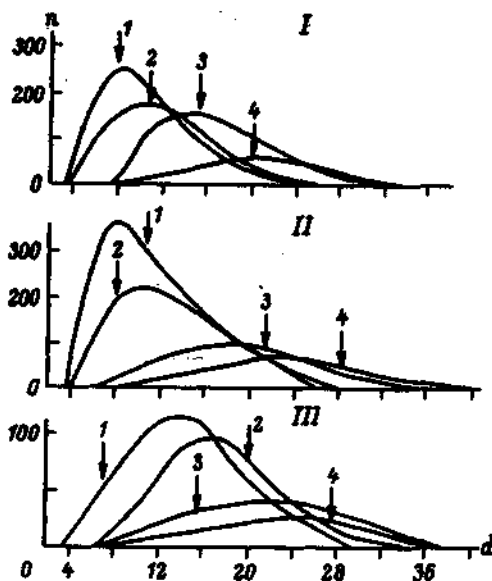


Рис. 16. Изменение формы кривых распределения числа стволов ( $n$ ) по ступеням толщины ( $d$ ) с увеличением возраста древостоев.

I - одновозрастный древостой сосняка брусничного: 1 - возраст 31 год,  $n\omega^2=0,094$ ; 2 - 35 лет,  $n\omega^2=0,067$ ; 3 - 47 лет,  $n\omega^2=0,058$ ; 4 - 62 года,  $n\omega^2=0,046$ . II - одновозрастный древостой ельника черничного: 1 - в возрасте 51 год,  $n\omega^2=0,094$ ; 2 - 63 года,  $n\omega^2=0,051$ ; 3 - 67 лет,  $n\omega^2=0,046$ ; 4 - 84 года,  $n\omega^2=0,042$ . III - элемент леса в разновозрастном древостое ельника чернично-долгомошного: 1 - в возрасте 140 лет,  $n\omega^2=0,053$ ; 2 - 180 лет,  $n\omega^2=0,056$ ; 3 - 220 лет,  $n\omega^2=0,043$ ; 4 - 260 лет,  $n\omega^2=0,053$ .

Возвращаясь к графикам (рис. 15, ель) и сравнивая по ним численные значения  $S$  и  $E$  с таковыми же у древостоев элементов леса равного возраста (табл. 20), можно заметить, что в последнем случае период интенсивной дифференциации в молодом возрасте менее резко выражен, но более растянут. В возрастной динамике элемента леса в разновозрастных ельниках величина  $S$ , например, стремится перейти от положительных значений к отрицательным в возрасте не около 150 лет (как в условно одновозрастных древостоях), а около 200 лет.

В качестве объяснения этого можно предположить: 1) меньшую густоту поселения молодых поколений под пологом и меньшую стесненность деревьев по сравнению с нормальными молодняками; 2) замедленные темпы роста молодых поколений под пологом материнских поколений разновозрастного леса.

Главным результатом описанного выше первого этапа работы было подтверждение на массовом материале гипотезы, согласно которой в качестве удовлетворительной универсальной математической модели распределения можно применить кривую Пирсона типа I с достаточно узким диапазоном закономерного монотонного уменьшения параметров.

Возникла следующая задача: попытаться найти подход к проблеме прогнозирования поведения рядов распределения и аппроксимации связей величины их параметров с некоторыми непосредственно определяемыми в лесу таксационными показателями древостоя.

Наиболее перспективными для целей прогнозирования поведения рядов распределения представлялись жесткие статистические модели. Они описывают изменение характера рядов 1) через изменение дисперсии среднего значения диаметра древостоя элемента леса и вероятность отпада в рассматриваемый промежуток времени деревьев определенного диаметра (Suzuki, 1971); 2) через изменение рядов в зависимости от среднего диаметра с использованием сложной вероятностной показательной функции (Leak, 1970) или 3) посредством описания изменений с возрастом параметров кривой распределения определенного типа, универсально моделирующей любые эмпирические ряды (Дыренков, 1969).

С самого начала была проверена и отброшена гипотеза о нормальности рядов распределения. Применение жесткой модели к возрастной динамике сопровождалось анализом факторов, влияющих на характер рядов помимо возраста, т.е. ослабляющих детерминацию процессов, исходящую из внутренних (фитоценологических) причин.

Для необходимого статистического анализа кроме ранее обсуждавшихся данных использовано еще 80 рядов распределения, полученных на различных объектах в пределах таежной зоны европейской части СССР. Все эти ряды принадлежат древостоям, в которых не проводилось никаких рубок: 1) 8 постоянных пробных площадей в чистых и почти чистых полных одновозрастных, т.е. нормальных сосновых (5 проб) и еловых (3 пробы) древостоях на контрольных секциях долгосрочных опытов по рубкам ухода (Сенцов, 1971); 2) 13 временных пробных площадей из числа заложенных для изучения структуры ненарушенных разновозрастных, так называемых девственных древостоев таежных ельников (Дыренков, 1971а).

Постоянные пробные площади размером от 0,20 до 0,25 га каждая расположены на территории Ленинградской и Новгородской областей в древостоях типов леса сосняк брусничный (4 пробы), с. мшисто-лишайниковый (1) и ельник кисличный (3). В возрасте от 21 до 84 лет в этих древостоях проведено от 4 до 7 очередных сплошных перечетов всех деревьев и отпада. Динамика рядов распределения с возрастом на пробных площадях устанавливается здесь вполне достоверно (рис. 16).

Временные пробные площади расположены на территории Архангельской, Пермской областей и Коми АССР в разновозрастных древостоях типов леса ельник черничный (2 пробы), е. чернично-долгомошный (2), ельник-пихтарник крупнопалоротниковый (7), е.-п. липовый (2). На этих пробных площадях (от 1.0 до 1.2 га каждая) сделаны однократные сплошные перечеты 38 древостоев элементов леса, имеющих средний возраст от 60 до 240 лет. Элементами леса считались условно одновозрастные поколения (с амплитудой возраста отдельных деревьев до 40 лет). Сопоставление данных, полученных на временных пробных площадях, не позволяет, конечно, вполне достоверно судить о возрастной динамике рядов распределения, а дает лишь общие указания на тенденции, наблюдающиеся в ходе развития поколений разновозрастного леса.

Программа, предназначенная для статистической проверки гипотезы о принадлежности рядов распределения генеральным совокупностям, функция распределения которых есть кривая Пирсона типа I, и для расчета параметров выравнивающих кривых, составлена на алгоритмическом языке АКИ и подробно описана ее автором (Могилевер, 1971).

Здесь необходимо лишь объяснить значения применяющихся в дальнейшем символов.

Формула кривой типа I использована О.М. Могилевером в записи, заимствованной у В.И. Романовского (1961).

$$y = y_{0_1} \left(1 + \frac{x - \alpha_{0_1}}{\alpha_1}\right)^{m_1} \cdot \left(1 - \frac{x - \alpha_{0_1}}{\alpha_2}\right)^{m_2} - y_{0_1} \cdot \Psi_1(x). \quad (1)$$

Показатели кривой Пирсона ( $\beta_1$ ,  $\beta_2$  и  $\mathcal{E}$ ) находятся по формулам

$$\beta_1 = S^2; \quad \beta_2 = E + 3; \quad \mathcal{E} = \frac{\beta_1 \cdot (\beta_2 + 3)^2}{4(2\beta_2 - 3\beta_1 - 6)(4\beta_2 - 3\beta_1)},$$

где  $S$  - показатель асимметрии кривой („мера косости“ у А.К. Митропольского, 1961),  $E$  - показатель эксцесса („мера крутости“), а  $\mathcal{E}$  - критерий „капа Пирсона“, служащий для идентификации выборки с одним из главных типов кривых Пирсона. При  $\mathcal{E} < 0$  кривые относятся к типу I.

Оценки теоретической функции распределения рассчитываются для выборочных значений  $x_k$ ,  $k = 1, N_1$ :  $T_k = y_{0_1} \int_{x_H}^{x_k} \Psi_1(x) dx$ ,

$$T_k = \begin{cases} 0 & x_k < x_H \\ 1 & x_k > x_B \end{cases}$$

Значения  $x_H$  и  $x_B$  представляют собой границы области задания  $y$ , соответствующие ее положительной определенности ( $y \geq 0$ ). Если  $x_H = \alpha_{0_1} - \alpha_1$  и  $x_B = \alpha_{0_1} + \alpha_2$ , то из формулы (1) следует

$$\Psi_1(x) = (x - x_H)^{m_1} \cdot (x_B - x)^{m_2} \cdot \alpha_1^{-m_1} \cdot \alpha_2^{-m_2}.$$

Плотность теоретического распределения, соответствующего типу I, может тождественно равняться нулю, поэтому для проверки гипотезы соответствия эмпирического распределения кривой типа I целесообразно использовать критерий согласия  $\chi^2$  (хи-квадрат): для интервалов с нулевой теоретической плотностью и ненулевой эмпирической частотой  $\chi^2 \rightarrow \infty$ . В вычислительной программе использовался критерий Мизеса-Смирнова  $n\omega^2$  (эн-омега-квадрат), применение которого основано на непосредственно наблюдаемых негруппированных значениях рассматриваемых величин, что является дополнительным преимуществом этого критерия в сравнении с критерием  $\chi^2$  (Могилевер, 1971).

Значения верхнего предела  $n\omega^2$  в зависимости от уровня значимости ( $q$ , %) выписаны ниже (по: Смирнов, Дунин-Барковский, 1969 : 281).

уровни значимости (%) $\rightarrow p(n\omega^2) >$ $\rightarrow q \cdot 100$	Критические точки	Уровни значимости (%) $q = p(n\omega^2) >$ $\rightarrow 2q \cdot 100$	Критические точки
0	0.1184	5	0.4614
0	0.1467	3	0.5489
0	0.1843	2	0.6198
0	0.2412	1	0.7435
0	0.3473	0	1.1679

Весь цикл статистической обработки материалов включал следующие этапы.

1. Проверка гипотезы соответствия эмпирических рядов распределения кривой Пирсона типа I.

Проверка и расчет параметров, а также основных статистик ряда распределения [ $\bar{X}$  - математическое ожидание,  $\bar{\sigma}$  - средне-кватрическое отклонение,  $S$  - показатель асимметрии (мера кривости),  $E$  - показатель эксцесса (мера крутости<sup>1</sup>)] осуществлялись по упомянутой программе. Основные формулы:

$$m_{1,2} = \frac{1}{2} \left[ r - 2 \pm \frac{r(r+2)}{t} \cdot \sqrt{\beta_1} \right],$$

причем для  $m_2$  берется знак (+), если  $S > 0$ ,

$$r = \frac{6(\beta_2 - \beta_1 - 1)}{6 + 3\beta_1 + \beta_2}, \quad t = \sqrt{\beta_1(r+2)^2 + 16(r+1)},$$

$$\alpha_1 = m_1 \cdot t \cdot \frac{\bar{\sigma}}{2(m_1 + m_2)}, \quad \alpha_2 = \alpha_1 \cdot \frac{m_2}{m_1},$$

<sup>1</sup> При определении  $\bar{\sigma}$  и  $E$  введена поправка Шепарда.

$$\alpha_{0_1} = \bar{X} - \frac{S \cdot \bar{\sigma}}{2} \cdot \frac{r+2}{r-2}, \quad y_{0_1} = \left[ \int_{x_H}^{x_B} \Psi_1(x) \cdot dx \right]^{-1}.$$

2. Изучение изменений параметров кривой распределения и основных статистик в зависимости от различных факторов.

Все шесть параметров ( $y_{0_1}$ ,  $\alpha_{0_1}$ ,  $m_1$ ,  $m_2$ ,  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ) связаны со значениями четырех моментов ряда распределения:

первого начального момента, находящего свое отражение в величине математического ожидания ( $\bar{X}$ );

второго центрального момента, отражаемого величиной среднеквадратического отклонения ( $\bar{\sigma}$ );

третьего основного момента ( $r_3$ ), представляющего собой меру кривости  $S$  ( $r_3 = S$ ) и

четвертого основного момента ( $r_4$ ), определяющего величину меры крутости  $E$  ( $E = r_4 - 3$ ).

Большой смысл имеет рассмотрение для разных объектов изменения с возрастом именно этих четырех не зависящих друг от друга величин ( $\bar{X}$ ,  $\bar{\sigma}$ ,  $S$ ,  $E$ ), чем шести взаимосвязанных параметров формулы (1).

3. Поиск наиболее тесных корреляционных связей между величинами  $\bar{X}$ ,  $\bar{\sigma}$ ,  $S$ ,  $E$  и некоторыми таксационными показателями.

С использованием программы „ПРА-3“ (Дукарский, Закурдаев, 1971) были исследованы парные и множественные корреляции названных статистик и следующих таксационных показателей: возраста древостоя ( $A$ , лет), среднего арифметического диаметра ( $\bar{d}$ , см), числа экземпляров на 1 га, иначе густоты древостоя ( $N$ ), древесного запаса ( $M$ , м<sup>3</sup>/га), процента текущего прироста по диаметру ( $p_d$ ) и периодического накопления запаса ( $p_M$ ).

Имея в виду возрастную тренд, т.е. детерминацию возрастом древостоя других таксационных показателей, которая выражена различно в зависимости от состава выборки, мы проделали вычисления последовательно по разным массивам исходных данных: а) по данным одних и тех же пробных площадей, заложенных в разновозрастных древостоях; б) по сводкам данных, полученных на ряде постоянных пробных площадей, заложенных в разновозрастных древостоях одного типа леса; в) по сводкам данных временных пробных площадей, заложенных в разновозрастных древостоях с господством одной породы (ели) безотносительно к типу леса и месту закладки пробных площадей.

Проверка гипотезы соответствия эмпирических рядов распределения кривым Пирсона типа I показала, что из 80 рядов, включенных в обработку, лишь три следует отнести к другим типам кривых: два — к IY и один — к VI. Все три случая представляют неосновные элементы относительно разновозрастных древостоев, для которых характерен пульсирующий неравномерный возобновительный процесс (Дыренков, 1971а). Все остальные ряды соответствовали кривым типа I при очень низком значении критерия  $n \cdot \omega^2$ . Величина не превышала 0,087, а в большинстве случаев находилась в пре-

Парные (выше диагонали) и частные (ниже диагонали) коэффициенты корреляции статистик рядов распределения числа стволов по ступеням толщины и некоторых таксационных показателей нормальных древостоев (Ленинградская и Новгородская области)

Статистики и признаки	A	N	M	$P_d$	$P_m$	$\bar{X}$	$\bar{\sigma}$	S	E
Ельники									
A		-0,63	+0,59	-0,77	-0,59	+0,54	+0,92	-0,02	+0,18
N	-0,95		-0,92	+0,92	+0,58	-0,94	-0,85	+0,74	+0,54
M	+0,88	-0,91		-0,87	-0,45	+0,96	+0,80	-0,79	-0,49
$P_d$	+0,97	+0,95	-0,90		+0,69	-0,37	-0,92	+0,54	+0,28
$P_m$	-0,89	-0,82	+0,83	+0,92		-0,55	-0,57	+0,14	-0,09
$\bar{X}$	-0,96	-0,97	+0,92	+0,96	-0,88		+0,75	-0,79	-0,46
$\bar{\sigma}$	+0,99	+0,91	-0,83	-0,97	+0,91	+0,94		-0,35	-0,16
S	-0,87	-0,84	-0,71	+0,87	-0,84	-0,91	-0,90		+0,84
E	+0,98	+0,97	-0,88	-0,97	+0,87	+0,98	-0,97	+0,92	
Сосняки									
A		-0,67	+0,96	-0,78	-0,82	+0,93	+0,76	-0,58	-0,36
N	-0,30		-0,59	+0,52	+0,64	-0,72	-0,57	+0,69	+0,63
M	+0,83	+0,56		-0,83	-0,77	+0,88	+0,74	-0,61	-0,48
$P_d$	+0,35	-0,12	-0,44		+0,78	-0,66	-0,74	+0,48	+0,37
$P_m$	+0,02	+0,36	-0,14	+0,23		-0,73	-0,63	+0,47	+0,27
$\bar{X}$	+0,57	+0,03	-0,20	+0,19	+0,06		+0,54	-0,76	-0,47
$\bar{\sigma}$	+0,56	-0,32	-0,30	-0,62	-0,06	-0,09		-0,15	-0,31
S	-0,35	+0,30	+0,24	-0,62	+0,11	-0,27	+0,87		+0,74
E	+0,71	+0,26	-0,69	-0,50	-0,32	-0,05	-0,72	+0,74	

Таблица 22

Парные коэффициенты корреляции с возрастом ( $A$ ) некоторых таксационных показателей ( $D, N, M$ ) и параметров формулы кривых распределения ( $m_1, m_2, y_{0_1}, \alpha_{0_1}, \alpha_1, \alpha_2$ )

Виды выборок	Показатели			Параметры					
	$D$	$N$	$M$	$m_1$	$m_2$	$y_{0_1}$	$\alpha_{0_1}$	$\alpha_1$	$\alpha_2$
По последовательным перечетам, пр. пл. 9	+0.98	-0.89	+0.97	+0.92	+0.88	-0.76	+0.95	+0.92	+0.27
Одновозрастные ель- ники	+0.54	-0.63	+0.59	+0.47	+0.61	-0.52	+0.41	+0.46	+0.67
Разновозрастные ельники	+0.26	-0.18	+0.11	+0.18	-0.20	-0.19	+0.35	+0.31	-0.45
Разновозрастные ельники (частные коэффициенты корреляции)	-0.14	+0.21	-0.47	+0.22	+0.27	-0.35	+0.32	-0.35	-0.43



делах  $0,04 \div 0,05$ . Вывод об универсальности кривых типа I как удовлетворительной математической модели древостоев элементов леса оказался еще раз подтвержденным.

Параметры отдельных кривых различаются, по-видимому, в зависимости от большого количества причин, влияющих на интенсивность процессов роста и дифференциации деревьев по размерам (Дыренков, 1969; Макаренко, 1970; Мошкалева и др., 1973, и др.). Здесь и различия в генетической структуре популяции, и экологические, и фитоценотические факторы. Совокупное действие экологических и фитоценотических факторов опосредованно можно попытаться анализировать на основе изучения корреляции статистик кривых (рядов) и некоторых таксационных показателей.

Данные табл. 21 и 22 показывают, что теснота связей зависит от того, как организована выборка, по которой они анализируются. Например, в нормальных древостоях устойчивы и очень тесны связи всех таксационных показателей с возрастом, хорошо скоррелированы с возрастом величины  $\bar{X}$  и  $\bar{S}$ . В то же время  $S$  и  $E$  обнаруживают наиболее тесные связи с густотой древостоя ( $N$ ) и общей биомассой, выраженной через древесный запас ( $M$ ) (табл. 22).

В биологической трактовке это логично связывается с условиями взаимной конкуренции деревьев, зависящей от плотности заселения и одновременно от трофности условий местообитания, типа леса (см. выше).

Данные о корреляциях хорошо согласуются у древостоев наших основных лесообразующих пород: ели и сосны (табл. 21).

Рассмотрим случаи, когда изменения параметров ряда распределения строго детерминированы возрастом при спонтанной динамике древостоев элементов леса конкретного насаждения или модальных древостоев (рис. 16). Кроме подтверждения описанных ранее закономерностей изменений статистик рядов (Дыренков, 1969) новый материал позволил установить, что при очень высокой интенсивности отпада в густых одновозрастных древостоях верховой отпад (правая ветвь кривых распределения) может преобладать над низовым начиная с довольно молодого возраста: в чистых ельниках — с 50–70 лет.

Для аппроксимации формулами изменений статистик  $\bar{X}$ ,  $\bar{S}$ ,  $S$  и  $E$  по возрасту возможны простые решения для частного случая и несколько более сложные — для общего. В частном случае хорошие результаты может дать применение полинома второго порядка, в общем же случае для изменений  $\bar{X}$  и  $\bar{S}$  пригодна формула Митчерлиха,<sup>1</sup> а для изменений  $S$  и  $E$  — формула, выведенная нами. Вывод и анализ формулы Митчерлиха хорошо известны (Assmann, 1961; Prodan, 1961), вывод же формулы для  $S$  приводится ниже.

<sup>1</sup> Действительное авторство принадлежит, по-видимому, В.Н. Дранку и Д.И. Вуевскому (1940, цит. по: Фильрозе, Шмелькова, 1971). Ее вид:  $y = A_k \cdot (1 - e^{cx})^n$ . (2)

Пусть  $\beta(t) = S(t) + q$ ;  $\beta(t) \geq 0$ .

где  $S(t)$  — показатель асимметрии,  $q = \text{const}$ , выбранная для условия  $\min S(t) + q = 0$ .

В начальный момент времени  $t = t_0$  и  $\beta(t_0) = \beta_0 = S_0 + q$ . Предположим, что скорость изменения  $\beta$  пропорциональна значению  $\beta$ , т.е.  $\frac{d\beta}{dt} = -k\beta$ .

Решение этого дифференциального уравнения имеет вид

$$\beta = \beta_0 \cdot e^{-k(t-t_0)}.$$

Воспользовавшись исходным положением, получим

$$S(t) = \beta_0 \cdot e^{-k(t-t_0)} - q, \quad (3)$$

или  $S(t) = S_0 \cdot e^{-k(t-t_0)} - q$ .

Аналогична формула расчета показателя эксцесса ( $E$ ).

В табл. 23 показаны оптимальные параметры кривых выравнивания, подобранные по эмпирическим данным об изменениях с возрастом  $\bar{X}$ ,  $\bar{\sigma}$ ,  $S$  и  $E$  О.М. Могилевером методом перебора значений  $C$  и  $n$ . Величины оценок погрешностей выравнивания по использованным формулам показывают очень хорошие результаты аппроксимации. Общие формулы (2) и (3) в применении к частному случаю дают в целом результаты одного порядка с выравниванием по полиномам.

Моделирование структуры и динамики древостоев на чисто статистической основе является технической аппроксимацией известных, найденных эмпирическим путем соотношений таксационных параметров. При взаимодействии исследователя с простыми моделями возникает обратная связь, позволяющая серьезно корректировать гипотезы, имеющие биологическое содержание, и модели становятся средствами познания. Корректируя их, можно прийти к высокой степени универсальности, сочетающейся с оценками аппроксимации, вполне приемлемыми для ретроспективных расчетов и осторожного прогнозирования.

Структура и динамика древостоев должны изучаться как феномены, принадлежащие к популяционному уровню биологических исследований. Возможно и целесообразно построение динамических моделей для рядов распределения числа особей по ступеням толщины для элементов леса на базе формул (1), (2), (3). Запись рассчитываемых по ним параметров кривой распределения или статистик ( $\bar{X}$ ,  $\bar{\sigma}$ ,  $S$  и  $E$ ) может быть сделана прямо в таблицах хода роста.

Из современных таблиц хода роста наиболее совершенными являются таблицы, имеющие входы по классам бонитета, определяемого по верхней высоте и уровням продуктивности (или по группам типов условий местообитания) (см., например, Assmann, Franz, 1963, 1965; Horndasch, 1970). Внесение в таблицы элементов, позво-

Таблица 23

Формулы и примеры выравнивания параметров, описывающих изменения с возрастом древостоя элемента леса рядов распределения числа стволов по ступеням толщины

Статистики рядов распределения	Выравнивание по формуле $y = A_k \cdot (1 - e^{-cx})^n$				Выравнивание по формуле $y = \beta_0 \cdot e^{-c(x-x_0)} - q$					Выравнивание по формуле $y = ax^2 + bx + c$			
	$A_k$	$n$	$c$	$Q$	$x_0$	$\beta_0$	$c$	$q$	$Q$	$a$	$b$	$c$	$Q$
	Одновозрастный древостой ельника кисличного												
$\bar{X}$	39.0	3	0,021	0,603	-	-	-	-	-	$-0,5538 \cdot 10^{-2}$	1,0965	-31,6	0,160
$\bar{\sigma}$	10.5	1	0,008	0,056	-	-	-	-	-	$-0,8690 \cdot 10^{-3}$	0,1708	-1,6070	0,182
$S$	-	-	-	-	51	0,75	0,095	-0,02	0,0034	$0,1072 \cdot 10^{-2}$	-0,1612	6,1655	0,035
$E$	-	-	-	-	51	0,08	-0,037	0,21	0,1590	$0,1223 \cdot 10^{-2}$	-0,1714	5,306	0,121
	Одновозрастный древостой сосняка брусничного												
$\bar{X}$	47.0	2	0,018	0,947	-	-	-	-	-	$-0,2646 \cdot 10^{-2}$	0,6078	-7,810	0,410
$\bar{\sigma}$	11.2	1	0,013	0,125	-	-	-	-	-	$-0,5500 \cdot 10^{-3}$	0,1069	1,168	0,065
$S$	-	-	-	-	31	0,84	0,023	-0,01	0,0030	-	-	-	-
$E$	-	-	-	-	31	0,25	0,050	-0,06	0,0635	$-0,9736 \cdot 10^{-3}$	0,0659	-0,870	0,0797
	Основной элемент леса модального елового древостоя серии "черничные"												
$\bar{X}$	38.6	1	0,09	3,370	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$\bar{\sigma}$	10.5	1	0,01	0,425	-	-	-	-	-	-	-	-	-
$S$	-	-	-	-	40	1,02	0,025	-0,07	0,0052	$0,2920 \cdot 10^{-4}$	-0,0131	1,456	0,0447
$E$	-	-	-	-	40	0,21	0,022	0,50	0,0313	$-0,4675 \cdot 10^{-4}$	-0,0185	1,169	0,0811

Примечание. Обозначения статистик те же, что и в тексте.  $Q$  - оценка погрешности выравнивания.

тешных получать в любом возрасте ряды распределения, могло бы сделать их более содержательными моделями динамики древостоев элементов леса. Перспектива составления таких „структурных“ таблиц дискутируется (Kennel, 1970; Assmann, 1971; Мошкалев, 1974).

Все вышеизложенное можно отнести лишь к моделированию и прогнозированию состояний, средних для статистически однородной совокупности древостоев элементов леса. К прогнозированию же изменения структуры индивидуального древостоя жесткие статистические модели неприемлемы. Применяемый математический аппарат должен здесь основываться на использовании вероятностных методов теории случайных процессов.

### 3.3. Вероятностная модель динамики абсолютно разновозрастных древостоев

Первый шаг по пути создания таких моделей сделан на основе познания описанных в предыдущих разделах общих закономерностей структуры и динамики таежных ельников.

Процесс развития разновозрастного древостоя рассмотрен как случайный марковский процесс.<sup>1</sup> Можно предположить, что его протекание в будущем при известном состоянии в настоящее время не зависит от прошлого. Он в полной мере „предписан“ этим состоянием и закономерностями спонтанного эндодинамического развития ценопопуляции. Цепь Маркова определяется матрицей вероятностей перехода из класса в класс (условно одновозрастные поколения и ступени толщины) и начальным распределением вероятностей.

Геоботаниками школы А.А. Уранова предложен эскиз методики моделирования динамики разновозрастной ценопопуляции растительного вида (Заугольнова, 1976), но в довольно общей форме. Нами на основе биологически обоснованных гипотез разработана конкретная вероятностная модель спонтанной динамики ценопопуляций ели [*Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb. и их гибриды], позволяющая осуществлять прогнозирование и делать некоторые заключения об условиях устойчивости биологической системы „ценопопуляция“ (Дыренков, Горовая, 1980).<sup>2</sup>

#### Описание модели

В пределах каждого поколения все деревья разбиты на 14 классов различных по диаметру деревьев. При этом диаметр деревьев первого класса меньше 2 см. Диаметр деревьев  $j$ -го класса ( $j = 2, \dots, 13$ ) принимает значения  $2[1+2(j-2)] < D < 2[1+2(j-1)]$ . И, наконец, в последний, 14-й класс входят деревья, имеющие диаметр 50 см и более.

<sup>1</sup> Автором всех алгоритмов и программ является канд. физ.-мат. наук Е.Н. Горовая.

<sup>2</sup> Дж. Харпер (Harper, 1982) сообщает о модели лесной сукцессии, созданной Хорном (Horn, 1976) с использованием цепей Маркова.

При такой разбивке сообщества любое дерево в зависимости от возраста и ступени толщины попадет в один из классов с номером  $(i, j)$ , где  $i=1, \dots, 9$  - номер поколения;  $j=1, \dots, 14$  - номер класса по ступеням толщины.

В начальный момент времени процесс характеризуется указанным, например в табл. 24, распределением числа стволов и древесного запаса по условно одновозрастным поколениям и ступеням толщины.

Древесный запас  $M_{ij}$  в классе  $(i, j)$  рассчитан по формуле

$$M_{ij} = M^*(H_{ij})G_{ij} / G^*(H_{ij}),$$

где  $G_{ij}$  - сумма площадей сечений ( $m^2$ ) в классе  $(i, j)$ ;  $G^*(H_{ij})$  - сумма площадей сечений ( $m^2/га$ ) при полноте 1.0;  $M^*(H_{ij})$  - древесный запас ( $m^3/га$ ) при полноте 1.0.

Средняя высота древостоя  $H_{ij}$  в классе  $(i, j)$  определялась как функция диаметра

$$H_{ij} = a_0 + a_1 d_{ij} + a_2 d_{ij}^2.$$

Здесь коэффициенты  $a_i$  ( $i=0, 1, 2$ ) получены методом наименьших квадратов. Значения  $M^*(H_{ij})$  и  $G^*(H_{ij})$  брались из таблиц площадей сечения ( $m^2$ ) и запасов насаждений ( $m^3/га$ ) при полноте 1.0, составленных для Ленинградской и Новгородской областей (Мошкалева и др., 1965).

Вероятности перехода из одного класса в другой определяются текущим приростом по диаметру и ожидаемым отпадом деревьев.

Распределение текущего прироста по диаметру в пределах клеток близко к нормальному (Дыренков, 1972б). Средние значения текущего прироста по диаметру представлены в табл. 25.

Вероятности отпада  $q^{(i)}$  ( $i=1, \dots, 9$ ) деревьев при переходе из поколения в поколение в среднем предполагаются постоянными и оцениваются по формуле

$$q^{(i)} = \frac{N_{(i-1)} - N_{(i)}}{N_{(i-1)}}, \quad i=2, \dots, 9,$$

где  $N_{(i)}$  - число экземпляров в  $i$ -ом поколении. Здесь использована принятая ранее гипотеза, согласно которой распределение по возрасту в начальный момент времени является близким отражением хода возобновительной динамики (Дыренков, 1966, 1971).

До получения экспериментальных данных можно предположить, что вероятность отпада для наиболее многочисленного класса в пределах каждого поколения равна 0,5, а в остальных классах число оставшихся деревьев распределяется пропорционально численности.

Условия возобновления приняты в максимально упрощенной форме: численность подроста  $N_0$  определяется как кусочно-постоянная функция от общего запаса  $M$  и возраста поколения, господствующего по запасу  $N_0 = f(M, A_2)$ . В качестве исходной информации для

Т а б л и ц а 24

Распределение числа экземпляров на 1 га (над чертой) и древесного запаса ( $m^3/га$ ) (под чертой) в ельнике района ВВ

Возраст (лет)	Ступени толщины (см)											Итого по по- коле- ниям	%
	подрост		древостой										
	до 2	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40		
До 40	<u>2185</u> 0,8	<u>344</u> 0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<u>2529</u> 1,3	<u>74,2</u> 1,2
41-80	<u>1</u> 0,03	<u>357</u> 0,5	<u>16</u> 0,4	<u>6</u> 0,4	<u>1</u> 0,1	-	-	-	-	-	-	<u>381</u> 1,5	<u>11,2</u> 1,4
81-120	-	-	<u>40</u> 0,9	<u>40</u> 2,8	<u>23</u> 3,4	<u>4</u> 1,0	-	-	-	-	-	<u>107</u> 8,2	<u>3,1</u> 8,0
121-160	-	-	<u>35</u> 0,8	<u>68</u> 4,7	<u>40</u> 6,0	<u>33</u> 8,6	<u>6</u> 2,9	<u>2</u> 1,2	<u>1</u> 0,8	-	-	<u>185</u> 24,7	<u>5,4</u> 24,2
161-200	-	-	<u>5</u> 0,1	<u>23</u> 1,6	<u>42</u> 6,3	<u>29</u> 7,6	<u>12</u> 5,0	<u>7</u> 4,3	<u>2</u> 1,7	<u>1</u> 1,1	-	<u>121</u> 27,6	<u>3,5</u> 27,0
201-240	-	-	-	<u>1</u> 0,1	<u>9</u> 1,3	<u>20</u> 5,2	<u>10</u> 4,1	<u>3</u> 1,8	<u>1</u> 0,8	-	-	<u>44</u> 13,5	<u>1,3</u> 13,2
241-280	-	-	-	-	<u>1</u> 0,1	<u>4</u> 1,0	<u>10</u> 4,1	<u>3</u> 1,8	<u>1</u> 0,8	<u>1</u> 1,1	-	<u>20</u> 9,1	<u>0,6</u> 8,9
281-320	-	-	-	-	-	<u>1</u> 0,3	<u>5</u> 2,1	<u>4</u> 2,5	<u>3</u> 2,5	<u>1</u> 1,1	<u>1</u> 1,4	<u>15</u> 9,7	<u>0,4</u> 9,5
321-360	-	-	-	-	-	-	<u>1</u> 0,4	<u>2</u> 1,2	<u>3</u> 2,5	<u>1</u> 1,1	<u>1</u> 1,4	<u>8</u> 6,6	<u>0,2</u> 6,4
Итого по ступеням толщины	<u>2186</u> 0,8	<u>701</u> 1,0	<u>96</u> 2,3	<u>138</u> 9,5	<u>116</u> 17,4	<u>91</u> 23,8	<u>44</u> 18,2	<u>21</u> 12,9	<u>11</u> 9,2	<u>4</u> 4,4	<u>2</u> 2,7	<u>3410</u> 102,2	
%	<u>64,1</u> 0,7	<u>20,6</u> 1,0	<u>2,8</u> 2,2	<u>4,0</u> 9,3	<u>3,4</u> 17,0	<u>2,7</u> 23,3	<u>1,3</u> 17,9	<u>0,6</u> 12,8	<u>0,3</u> 9,0	<u>0,1</u> 4,3	<u>0,1</u> 2,6	-	<u>100,0</u> 100,0

Т а б л и ц а 25

Распределение текущего прироста по диаметру (средний периодический за 10 лет, см) по ступеням толщины и поколениям

Возраст (лет)	Ступени толщины (см)												
	2	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40	44	48
Ельник СВ													
До 40	0.47	0.74	0.69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41-80	0.48	0.75	1.01	1.34	-	-	-	-	-	-	-	-	-
81-120	0.50	0.82	1.17	1.32	1.85	2.20	-	-	-	-	-	-	-
121-160	-	0.86	1.18	1.36	1.52	1.69	1.84	2.44	2.60	-	-	-	-
161-200	-	-	0.80	1.13	1.27	1.66	1.65	1.48	2.18	-	-	-	-
201-240	-	-	0.50	0.80	1.27	1.42	1.49	1.60	1.67	1.70	1.73	-	-
241-280	-	-	0.40	0.50	0.90	0.96	1.00	0.97	1.47	1.48	2.20	-	-
281-320	-	-	-	-	0.85	0.90	0.95	1.00	1.25	1.50	-	-	-
Ельник ВВ													
До 40	0.21	0.71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41-80	0.67	1.20	2.35	2.93	2.78	5.80	4.70	-	-	-	-	-	-
81-120	1.58	0.90	1.32	1.79	2.49	3.00	2.12	1.64	2.30	-	-	-	-
121-160	0.90	0.60	0.90	1.36	1.65	1.87	2.36	3.42	1.85	2.44	-	-	-
161-200	-	1.15	0.74	1.12	1.15	1.48	1.71	2.37	2.97	2.77	2.50	-	-
201-240	-	-	1.80	1.08	1.24	1.15	1.43	1.57	2.09	2.00	2.42	2.28	3.10
241-280	-	-	-	-	1.40	1.38	1.17	1.15	1.61	1.71	2.08	1.95	1.30
281-320	-	-	-	-	-	0.80	1.05	1.70	1.07	2.30	2.17	1.85	1.40

расчетов были использованы полученные эмпирическим путем (соответственно пробных площадей) ряды чисел подроста и соответствующего ему запаса, а также подроста и соответствующего ему возраста поколения, господствующего по запасу.

Вероятность отпада в первом поколении определялась по логарифмическому закону  $q^{(1)} = \alpha \ln N_0 + b$ , где  $N_0$  - численность подроста,

$$\alpha = \frac{p^* - p_0}{\ln(N^*/N_i^{(0)})}, \quad b = p_0 - \alpha \ln N_1^{(0)}.$$

Здесь  $p_0$  - вероятность отпада, определяемая равенством

$$p_0 = \frac{N_1^{(0)} - N_2^{(0)}}{N_1^{(0)}},$$

где  $N_i^{(0)}$  - число стволов в начальный момент времени в  $i$ -ом поколении;  $p^*$  - максимальная вероятность отпада, соответствующая максимально возможному числу  $N^*$  экземпляров подроста.

Получим аналитические выражения для вероятностей перехода, определяющих исследуемый случайный процесс.

Обозначим через  $\alpha_{ij}$  и  $\sigma_{ij}$  средние значения и среднеквадратические отклонения от средних значений прироста деревьев за 40 лет в  $i$ -ом классе по ступеням толщины  $j$ -го поколения ( $i=1, \dots, 9; j=1, \dots, 14$ ). Далее через  $P_{km}^{(i)}$  обозначим вероятность перехода живых деревьев из класса с номером  $(i, k)$  в класс с номером  $(i+1, m)$ : ( $i=1, \dots, 9; k, m=1, \dots, 14$ ).

Согласно принятой нами гипотезе, текущий прирост деревьев по диаметру в каждом классе подчиняется нормальному закону с функцией распределения

$$F_{ij}(D) = \frac{1}{\sigma_{ij} \sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^D e^{-\frac{(x - \alpha_{ij})^2}{2\sigma_{ij}^2}} dx.$$

В дальнейшем будем рассматривать интеграл

$$\int_0^D e^{-\frac{(x - \alpha_{ij})^2}{2\sigma_{ij}^2}} dx,$$

так как вероятность того, что  $D < 0$ , ничтожно мала.

Если, например, у дерева  $i$ -го поколения был диаметр  $D$ ,  $A_j < D < A_{j+1}$ , то вероятность того, что через 40 лет диаметр дерева не будет выходить за пределы интервала  $(A_j, A_{j+1})$ , вычисляется по формуле

$$\tilde{F}_{ij}^{(j)}(D) = F_{ij}(A_{j+1} - D) = \frac{1}{\sigma_{ij} \sqrt{2\pi}} \int_0^{A_{j+1} - D} e^{-\frac{(x - \alpha_{ij})^2}{2\sigma_{ij}^2}} dx,$$



где  $A_1=0$ ,  $A_j=2[1+2(j-2)]$ ,  $j=2, \dots, 14$ .

Аналогично вероятности перехода дерева из класса  $(i, j)$  в класс  $(i+1, m)$ ,  $m > j$  определяется по формуле

$$\begin{aligned} \tilde{F}_{ij}^{(m)}(D) &= F_{ij}(A_{m+1}-D) - F_{ij}(A_m-D) = \\ &= \frac{1}{\sigma_{ij}\sqrt{2\pi}} \int_{A_m-D}^{A_{m+1}} e^{-\frac{(x-a_{ij})^2}{2\sigma_{ij}^2}} dx. \end{aligned}$$

Для того чтобы определить вероятность прироста для всех деревьев данного класса, предположим, что случайная величина прироста деревьев внутри каждого класса распределена равномерно с плотностью распределения  $\frac{F_{ij}}{C_i}$ , где  $C_i=2$  и  $C_j=4$  при  $j=2, \dots, 14$ . Тогда вероятность того, что все живые деревья класса  $(i, j)$  перейдут в класс  $(i+1, j)$ , будет равна

$$\begin{aligned} P_{ij}^{(i)} &= \frac{1}{C_j} \int_{A_j}^{A_{j+1}} F_{ij}(A_{j+1}-D) dD = \\ &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}C_j\sigma_{ij}} \int_{A_j}^{A_{j+1}} dD \int_0^{A_{j+1}-D} e^{-\frac{(x-d_{ij})^2}{2\sigma_{ij}^2}} dx. \end{aligned}$$

Аналогично вероятность перехода всех живых деревьев из класса  $(i, j)$  в класс  $(i+1, m)$ ,  $(m > j)$ , определяется из равенства

$$\begin{aligned} P_{jm}^{(i)} &= \frac{1}{C_j} \int_{A_j}^{A^{j+1}} [F_{ij}(A_{m+1}-D) - F_{ij}(A_m-D)] dD = \\ &= \frac{1}{\sqrt{2\pi}C_j\sigma_{ij}} \int_{A_j}^{A^{j+1}} dD \int_{A_m-D}^{A_{m+1}-D} e^{-\frac{(x-d_{ij})^2}{2\sigma_{ij}^2}} dx. \end{aligned}$$

Сведем полученный интеграл к табличному интегралу вероятности:

$$\Phi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x e^{-\frac{t^2}{2}} dt.$$

Для этого рассмотрим интеграл вида

$$I = \frac{1}{b-a} \int_a^b F_b(c-d) dd = \frac{1}{b-a} \int_a^b \frac{dd}{\sigma_b\sqrt{2\pi}} \int_0^{c-d-\frac{(x-M_b)^2}{2\sigma_b^2}} e^{-\frac{(x-M_b)^2}{2\sigma_b^2}} dx.$$

После несложных преобразований будем иметь:

$$I = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \left( \int_{-\infty}^{\frac{c-b-M_b}{\sigma_b}} e^{-\frac{t^2}{2}} dt - \int_{-\infty}^{\frac{-M_b}{\sigma_b}} e^{-\frac{t^2}{2}} dt + \frac{(c-a-M_b)}{(b-a)\sqrt{2\pi}} \right. \\ \times \left( \int_{-\infty}^{\frac{c-a-M_b}{\sigma_b}} e^{-\frac{t^2}{2}} dt - \int_{-\infty}^{\frac{c-b-M_b}{\sigma_b}} e^{-\frac{t^2}{2}} dt \right) + \frac{\sigma_b}{(b-a)\sqrt{2\pi}} \times \\ \times \left[ e^{-\frac{(c-a-M_b)^2}{2\sigma_b^2}} - e^{-\frac{(c-b-M_b)^2}{2\sigma_b^2}} \right].$$

Чтобы определить элементы стохастической матрицы, определяющей исследуемый случайный процесс, необходимо учесть ожидаемый отпад деревьев в каждом классе.

Пусть  $q_{ij}$  - вероятность отпада деревьев в классе с номером  $(i, j)$ . Тогда искомые вероятности определяются по формуле

$$p_{km}^{(i)} = \tilde{p}_{km}^{(i)} (1 - q_{ij}),$$

где  $p_{km}^{(i)}$  - вероятность перехода деревьев из класса  $(i, k)$  в класс  $(i+1, m)$  при условии, что они выживут.

#### Машинные эксперименты

Для исследования устойчивости процесса проведены расчеты с использованием указанной выше модели, в которых можно было бы проследить динамику развития древостоя за 600 лет (с шагом 40 лет).

Расчеты показали, что при условном исключении влияния других внешних факторов наблюдается стабилизация структуры абсолютно разновозрастного древостоя. Она наступает через 200-240 лет. В этом наиболее устойчивом состоянии структура древостоя характеризуется следующими параметрами (табл. 26).

В табл. 26 указаны средние значения. В отдельных таблицах, выведенных на широкую печать, можно было видеть, что очередные состояния абсолютно разновозрастного древостоя являются флуктуациями устойчивого состояния системы.

Размах флуктуации составляет; по общей численности - от 5,5 до 5,8 тыс. экз./га в СВ и от 3,2 до 3,5 тыс. экз./га в ВВ; по древесному запасу - от 199 до 220 м<sup>3</sup>/га в СВ и от 135 до 161 м<sup>3</sup>/га в ВВ; по средней высоте - от 9 до 10 м в СВ и от 12 до 13 м в ВВ; по средней высоте поколения, господствующего по запасу, - от 15 до 20 м в СВ и от 17 до 19 м в ВВ; при плавающем возрасте господствующего по запасу поколения - от 196 до 203 лет в СВ и от 196 до 221 года в ВВ.

С целью исследования устойчивости процесса были проведены машинные эксперименты. В них изменялся один из следующих по-

Т а б л и ц а 26

Основные таксационные параметры абсолютно разновозрастных древостоев двух районов исследований в состоянии полной стабилизации структуры

Параметры	Ельник СВ	Ельник ВВ
Общая численность ценпопуляции (тыс. экз./га)	5.6	3.4
Насыщение мелким подростом (тыс. экз./га)	2.6	2.3
Древесный запас ( $m^3/га$ )	214	154
Возраст поколения, господствующего по запасу (лет)	200	210
Средняя высота древостоя (м)	10	13
Средняя высота поколения, господствующего по запасу (м)	18	17

казателей, оказывающих сильное влияние на стабильность процесса: численность подроста, отпад и текущий прирост по диаметру в приспевающих поколениях (81-160 лет).

Ниже приведены результаты расчетов для периода развития от 240 до 600 лет, который соответствует наиболее устойчивому состоянию системы. Можно проследить изменение древесного запаса за указанный период времени в зависимости от характера возобновления (табл. 27), отпада (табл. 28), а также от значений текущего прироста (табл. 29).

Для исследования устойчивости системы (ценпопуляции ели в абсолютно разновозрастном древостое) мы выбрали в качестве аргументов показатели, явно влияющие по своему биологическому смыслу на колебание древесного запаса. Последний же своими флуктуациями может индцировать устойчивость системы.

Как видно из данных табл. 27-29, наиболее сильное влияние на стабильность процесса оказывает характер отпада подроста. Расчеты также показали, что наибольшие колебания среднего запаса наблюдались при изменении текущего прироста, в то время как на величину среднего запаса численность подроста практически не оказывала влияния. Следует заметить, что почти не изменялась как средняя высота древостоя, так и средняя высота поколения, господствующего по запасу.

Мерой разнообразия (косвенно мерой устойчивости) может служить функция Шеннона-Вивера (Shannon, Weaver, 1949, шт. во: Pielou, 1977),<sup>1</sup> которая определяется как сумма произведе-

<sup>1</sup> Заметим, что эта функция как „индекс разнообразия“, измеряющий сложность структуры древостоя, предложен впервые И.И. Шмальгаузенем в набросках книги „Кибернетика как учение о саморазвитии живых существ“ (Шмальгаузен, 1968).

Т а б л и ц а 27

Влияние искусственного изменения численности мелкого подроста ( $N_j$ ) на стабильность системы (по изменчивости древесного запаса в период 240–600 лет)

Численность подроста	Ельник СВ			Ельник ВВ		
	М	σ	V(%)	М	σ	V(%)
0.25 $N_j$	211.9	17.0	8.0	144.1	13.37	9.29
0.50 $N_j$	213.6	14.9	7.0	147.6	11.29	7.65
0.75 $N_j$	213.6	10.8	5.1	151.2	8.29	5.48
$N_j$ ( $N_1=2324$ и $N_2=2185$ )*	213.8	6.77	3.2	153.6	5.22	3.40
1.25 $N_j$	213.8	2.98	1.4	155.1	2.60	1.68
1.5 $N_j$	214.0	3.31	1.5	158.0	6.06	3.84
1.75 $N_j$	214.7	6.45	3.0	160.8	9.82	6.11
2.0 $N_j$	216.3	9.39	4.3	160.5	12.49	7.88

\* Численность мелкого подроста в инициальной (верхней левой) клетке табл. 7 и 24.

Т а б л и ц а 28

Влияние искусственного изменения величины отпада в приспевающих поколениях 81–160 лет (по числу стволов, %) на стабильность системы (по изменчивости древесного запаса в период 240–600 лет)

% отпада (по числу стволов)	Ельник СВ			Ельник ВВ		
	М	σ	V(%)	М	σ	V(%)
5	234.8	7.19	3.1	182.7	3.92	2.14
10	223.4	6.06	2.7	174.0	5.20	2.99
15	213.8	6.77	3.2	164.4	5.61	3.42
20	200.3	6.90	3.4	153.6	5.22	3.40
25	190.8	6.81	3.6	150.7	5.34	3.55
30	176.8	8.40	4.8	141.2	5.30	3.75
35	167.4	6.30	3.7	128.7	4.79	3.72
40	160.2	6.40	4.0	119.8	3.66	3.05

Т а б л и ц а 29

Влияние искусственного изменения величины текущего прироста ( $Z$ ) приспевающих поколений 81-160 лет на стабильность системы (по изменчивости древесного запаса в период 240-600 лет)

Величина текущего прироста	Ельник СВ			Ельник ВВ		
	М	б	V(%)	М	б	V(%)
0.25Z	132.3	6.20	4.7	141.6	4.50	3.18
0.50Z	161.1	6.03	3.7	147.0	2.08	1.42
0.75Z	177.5	4.46	2.5	151.4	4.93	3.25
1.00Z	213.8	6.77	3.2	153.6	5.22	3.40
1.25Z	251.4	8.70	3.5	157.0	4.84	3.10
1.50Z	284.5	10.88	3.8	150.9	4.16	2.76
1.75Z	317.2	10.86	3.4	149.6	3.25	2.17
2.00Z	331.8	11.08	3.3	150.3	4.39	2.92

ний вероятностей различных состояний системы ( $P_m$ ) на логарифмы этих вероятностей, взятые с обратным знаком:

$$H(x) = -\sum_m P_m \log P_m.$$

Значения величины  $H(x)$  представлены в табл. 30-32. В качестве оценки для вероятности ( $P_m$ ) состояния системы в классе ( $i, j$ ) рассматривалось отношение древесного запаса в этом классе к общему запасу древостоя.

Поведение функции  $H(x)$  в машинных экспериментах, проведенных аналогично тому, как это было сделано в отношении изменчивости древесного запаса, оказалось очень интересным. Во-первых, средний уровень  $H(x)$  при довольно широких изменениях отдельных факторов, несомненно отвечающих за состояние системы, оказывается весьма стабильным. Абсолютные величины  $H(x)$  для ельника района СВ заключены в диапазоне 4.40-4.58 при оценках варьирования  $V \leq 1.19\%$ , а для ельника района ВВ - в диапазоне 5.09-5.31 при оценках варьирования  $V \leq 2.81\%$ .

Это свидетельствует о больших возможностях саморегуляции рассматриваемой системы и позволяет надеяться на управление процессом с помощью направленной выборки деревьев при ведении выборочного хозяйства.

При рассмотрении ценопопуляции как системы нами допущено много условностей, из которых наиболее опасной является игнорирование колебательного характера процесса роста. Взятое жестко распределение текущего прироста и постоянство относительного отпада в отдельных поколениях, конечно, не слишком строго соответствуют действительности.

Таблица 30

Влияние искусственного изменения численности мелкого подроста ( $N$ ) на стабильность системы по изменению величины  $H(x)$  в период 240-600 лет

Численность подроста	Ельник СВ			Ельник ВВ		
	$H(x)$	$\sigma$	$V(\%)$	$H(x)$	$\sigma$	$V(\%)$
0,25 $N$	4,54	0,05	1,19	5,26	0,09	1,76
0,50 $N$	4,54	0,02	0,47	5,28	0,06	1,14
0,75 $N$	4,56	0,01	0,23	5,30	0,04	0,75
1,00 $N$	4,56	0,01	0,23	5,28	0,05	1,13
1,25 $N$	4,56	0,01	0,22	5,28	0,08	1,33
1,50 $N$	4,56	0,02	0,39	5,27	0,08	1,61
1,75 $N$	4,56	0,02	0,40	5,26	0,11	2,08
2,00 $N$	4,56	0,02	0,46	5,24	0,15	2,81

Таблица 31

Влияние искусственного изменения величины отпада в приспевающих поколениях 81-160 лет (по числу стволов, %) на стабильность системы по изменению величины  $H(x)$  в период 240-600 лет

% отпада	Ельник СВ			Ельник ВВ		
	$H(x)$	$\sigma$	$V(\%)$	$H(x)$	$\sigma$	$V(\%)$
5	4,56	0,01	0,29	5,27	0,04	0,71
10	4,56	0,01	0,24	5,27	0,05	0,98
15	4,56	0,01	0,23	5,28	0,05	1,03
20	4,57	0,01	0,19	5,28	0,05	1,13
25	4,58	0,01	0,17	5,20	0,05	1,07
30	4,56	0,02	0,39	5,21	0,06	1,08
35	4,55	0,01	0,30	5,23	0,06	1,11
40	4,52	0,01	0,30	5,27	0,10	1,97

Предстоит еще очень большая работа по изучению тонкостей временной организации функций роста. „Временная организация функций, как справедливо отмечалось В.В. Парным, является одной из фундаментальных характеристик живой системы. По-видимому, пришла пора распространить это представление, которое до сих пор в основном развивалось применительно к организму, на системы более высокого порядка: популяции, биоценозы и биосферу в целом“ (Соколов, 1976).

Таблица 32

Влияние искусственного изменения величины текущего прироста ( $Z$ ) приспевающих поколений 81-160 лет на стабильность системы по изменению величины  $H(x)$  в период 240-600 лет

Величина текущего прироста	Ельник СВ			Ельник ВВ		
	$H(x)$	$\sigma$	$V(\%)$	$H(x)$	$\sigma$	$V(\%)$
0.25 $Z$	4.54	0.02	0.55	5.26	0.03	0.64
0.50 $Z$	4.49	0.02	0.42	5.31	0.03	0.74
0.75 $Z$	4.58	0.01	0.27	5.30	0.05	0.98
1.00 $Z$	4.56	0.01	0.23	5.28	0.05	1.13
1.25 $Z$	4.54	0.01	0.26	5.24	0.05	1.00
1.50 $Z$	4.48	0.02	0.80	5.21	0.06	1.16
1.75 $Z$	4.40	0.02	0.48	5.11	0.05	1.05
2.00 $Z$	4.41	0.02	0.42	5.09	0.05	0.98

#### 3.4. О соотношении продуктивности и устойчивости ценопопуляций ели

Мы уже кратко коснулись дискуссии о том, различаются ли разновозрастные и разновозрастные древостои одной и той же породы по общей продуктивности. Исчерпывающий и окончательный ответ едва ли может быть получен без сопоставления одинаковых по исходному состоянию экотона постоянных пробных площадей с синхронным наблюдением развития древостоев двух крайних вариантов возрастной структуры. Но некоторый вклад в решение вопроса могут внести также исследование моделей, подобных предложенной нами (раздел 3.3), и сопоставление полученных данных с данными таблиц хода роста разновозрастных древостоев.

Покажем, что с высокой степенью надежности может быть установлено накопление значительно большего древесного запаса (и коррелирующей с последним фитомассы) нормальными древостоями спонтанной тайги. Для этого рассмотрим данные табл. 33 и рис. 17.

В среднем в модальных разновозрастных древостоях, где наиболее полно реализуются условия устойчивости, судя по данным лесоустройства, уровень наличных запасов древесины на 40% ниже, чем в полных нормальных древостоях.

Даже если сделать поправку на систематическое занижение запаса таксаторами при инвентаризации лесного фонда (вычесть до 25% запаса), то и тогда останется доказанным следующее положение: накопление максимального древесного запаса не является условием достижения максимальной устойчивости и даже противопоставлено таковой.

Таблица 33

Продуктивность древостоев ельников У и старше классов возраста в основных типах леса (по данным статистических выборок из материалов лесоустройства)

Тип леса и индекс района исследований	Средняя высота (м)		Запас ( $M^3/га$ )		Отношение запаса при полноте 1.0 к среднему (%)	Класс бонитета	
	средняя	максимальная	средний	вычисленный при полноте 1.0		средний	в лучших древостоях
Ельник долгомошный, СВ	16	17	130	210	162	У	У
Е. черничный, СВ	18	19	170	270	159	У	1У
Е. долгомошный, ВВ	18,5	20	210	290	138	1У-У	1У
Е. черничный, ВВ	19	23	180	300	167	1У	III
Е. папоротниковый, ВП	23	25	190	430	227	III	III
Е. травяной, СП	24,5	26	280	480	172	III	II,5

На рис. 17 показаны области существования средних показателей продуктивности модальных разновозрастных древостоев тех же типов леса, что и в табл. 33: средней высоты (м) и наличного древесного запаса ( $M^3/га$ ). Они лежат значительно ниже известных нам для таежной зоны стандартов, отвечающих древостоям с полнотой 1.0.

Рассмотрим далее сопоставление среднего уровня продуктивности не по запасу, фиксированному в какой-то момент, а по показателям, отвечающим общей валовой продуктивности<sup>1</sup> древесного яруса за достаточно длительный период. Продолжительность периода для разновозрастного древостоя должна быть не менее того, в который реализуются все возможные флуктуации, т.е. сумма прибылей и убылей общего древесного запаса по рассмотрению последовательных 40-летних периодов обращается в нуль и стабилизируется средний возраст системы. Этот период для нашей модели со-

<sup>1</sup> GPP (Gross primary productivity) по стволу древесине - в терминах Международной биологической программы или GWL (Gesamtwuchsleistung) (Assmann, 1961) - в терминах учения о продуктивности леса.



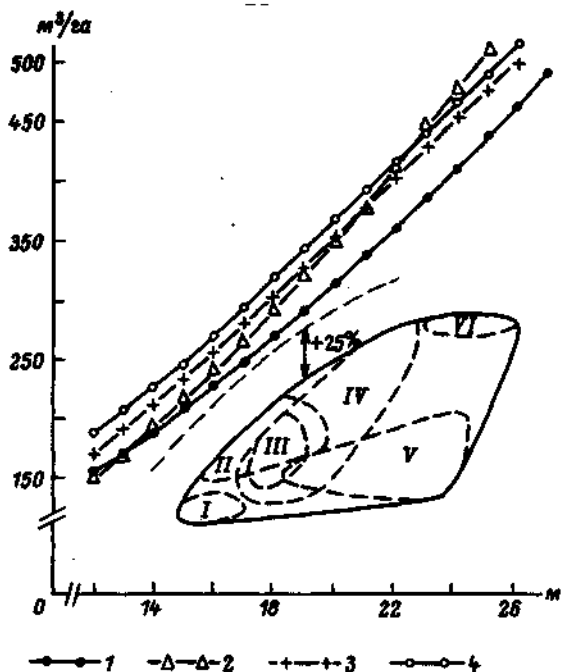


Рис. 17. Средняя высота ( $H$ ) и древесный запас ( $M$ ) в нормальных и модальных еловых древостоях (по данным статистических выборок из материалов лесоустройства).

Стандарты при полноте 1,0 : 1 - общие (Третьяков и др., 1952); 2 - для Коми АССР (Основные положения..., 1980); 3 - для Ленинградской и Новгородской областей (Мошкалев и др., 1965); 4 - для Пермской обл. (Разин и др., 1968); 1-V1 - выявленные по статистическим выборкам области существования средних величин  $H$  и  $M$  для модальных древостоев V и старше классов возраста: I - ельнич долгомощный, СВ; II - е. черничный, СВ; III - е. долгомощный, ВВ; IV - е. черничный, ВВ; V - е. папоротниковый, ВП; V1 - е. травяной, СП.

ставляет около 200 лет. Для одновозрастных древостоев рассматриваемый период должен быть не менее необходимого для достижения наивысшей величины среднего прироста и не более того, когда эта величина начинает уменьшаться. В рассматриваемых нами примерах он равен 70-100 годам.

Общая средняя продуктивность абсолютно разновозрастного древостоя ельничка чернично-долгомощного района СВ (V класс бонитета, средний запас 226 м<sup>3</sup>/га, что соответствует средневзвешенному по запасу возрасту древостоя около 190 лет) составляет, согласно нашей модели, около 2.4 м<sup>3</sup>/га в год.

Общая продуктивность сомкнутых еловых древостоев по таблицам А.Р. Воргаса де Бедемара для У класса бонитета со средним запасом в 100 лет, равным  $164 \text{ м}^3/\text{га}$  (Козловский, Павлов, 1967), составляет  $2,3 \text{ м}^3/\text{га}$  в год.

Общая продуктивность еловых насаждений У класса бонитета в Архангельской обл. со средним запасом в 100 лет  $198 \text{ м}^3/\text{га}$ , судя по таблицам В.И. Левина и И.И. Гусева, определяется диффой того же порядка (Козловский, Павлов, 1967).

Есть основание сделать вывод о несущественности различий в продуктивности сомкнутых одновозрастных и разновозрастных древостоев при их спонтанном развитии за период, достаточный для реализации возможного в данных условиях максимума среднего прироста.

Сравниваемые объекты отвечают, по-видимому, условиям полной (хотя и при различной форме динамики) реализации ценопопуляциями ели потенциальной продуктивности местообитаний.

Достижимая в ненарушенных разновозрастных древостоях наибольшая устойчивость не является, таким образом, необходимым условием полной реализации потенциальной продуктивности экотопа, выражаемой средним общим приростом древесного запаса за достаточно длительный срок.

Эти заключения, остающиеся в какой-то части гипотетическими, хорошо перекликаются с очень важным, подтвержденным опытами и практикой лесоводов выводом: продуктивность древостоев нельзя повысить сверх предопределенного местообитанием уровня путем только регулирования плотности древостоя (его густоты, полноты, сомкнутости), например посредством рубки (Assmann, 1961). Хотя, конечно, разумным режимом рубок можно значительно регулировать коммерческую ценность древостоя за счет качества древесины. Как бы ни осуществлялась в пределах типа леса естественная возобновительная динамика ельников, свойства экотопов и генотип ценопопуляций в одинаковой мере для всех ее вариантов ограничивают пределы флуктуации и устанавливают средний уровень показателей продуктивности по древесному запасу, а следовательно, и по фитомассе древесного яруса.

Признаками наибольшей устойчивости всех параметров обладают естественные сообщества с полночленными (по классам возраста) разновозрастными ценопопуляциями ели. Рекорды продуктивности, выражающиеся в резком временном максимуме запаса текущего прироста, возможны только в одновозрастных древостоях (Assmann, 1961; Eriksson, 1976; Гусев, 1978; Питикин, 1979, и др.). Преобладание в ненарушенных лесных массивах разновозрастных древостоев с древесным запасом значительно ниже возможного в соответствующем типе леса говорит о том, что ель экономно использует свойства экотопов. В ее „жизненную стратегию“, как и в стратегию других темнохвойных доминантов-эдификаторов, не входит эпизодическая максимизация запаса или прироста фитомассы, опасная для условий воспроизводства иных компонентов коренных таежных экосистем, а скорее влечет поддержание компро-

мисса продуктивности и устойчивости. Этим гарантируется выполнение *Picea abies* s.l. и некоторыми другими темнохвойными видами (из родов *Picea*, *Abies*, *Pseudotsuga*, *Pinus* sect. *Sembrae*) роли эдификаторов таежной растительности, громадное естественное распространение и вековое процветание их формаций.

Возможно универсальное значение экологического принципа — умеренность популяции вида в использовании потенциальной биологической продуктивности экотопов как условие ее выживаемости и длительного процветания. В связи с этим важно иметь в виду трудности часто желаемой максимизации запасов при низких оборотах рубки. Наиболее резко эта задача ставится при организации плантационного хозяйства в ельниках. Осуществление таких задач пойдет в разрез с их природой. Оно обязывает заменять важные внутренние механизмы устойчивости, действующие в структуре естественных лесов, внешним регулированием.

#### 4. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ И ТИПОВ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СПОНТАННОЙ ТАЙГИ

Постараемся выяснить и показать на примерах роль ценопопуляции доминирующего вида — эдификатора в стабилизации растительных сообществ, а также связь современной динамики коренных биогеоценозов с гологенетическими сменами.

##### 4.1. Изменение структурной сложности фитоценозов ельников в ходе эндодинамических смен

Коренные (климаксовые) фитоценозы обладают большей устойчивостью, чем сериальные. Устойчивость связывают с большей сложностью структуры растительного сообщества, в частности с его видовым разнообразием. Но это не всегда так (Василевич, 1972; Spurr, Barnes, 1980, и др.). Как же обстоит дело с таежными ельниками?

Нами предпринята попытка применить в качестве индекса разнообразия функцию Шеннона—Вивера  $H(x)$  (см. с. 98) для измерения степени сложности строения основных ярусов лесных фитоценозов. Проверялось распространенное мнение о том, что в эндодинамических сукцессиях развитие растительных сообществ идет от простого нестабильного к более сложному и стабильному. Использована часть материалов, полученных на Вепсовской возвышенности (ВВ).

Объектами исследования были три участка с биогеоценозами ельника черничного на дренированных двучленных наносах (супесь на суглинке) покатых склонов холмов и гряд типичного для района ВВ озерно-холмистого моренного ландшафта. Различия участков обусловлены тем, что фитоценозы отражают разные этапы эндодинамических восстановительных смен ельников.

Для каждого участка оценка сложности строения основных ярусов фитоценозов (древесного, травяно-кустарничкового и мохового) сделана как традиционными ботаническими методами, так и с применением информационных индексов разнообразия ( $H(x)$ ), рассчитанных по формуле

$$H(x) = - \sum_i p_i \log_2 p_i.$$

За  $p_i$  принята доля участия каждой структурной единицы яруса сообщества в создании биомассы этого яруса.

Для мохового и травяно-кустарничкового яруса, по предложению А.М. Гилярова (1967), величина  $p_i$  вычислялась как доля участия отдельных видов в проективном покрытии (надземными частями), которая тесно коррелирует с долей вида в биомассе яруса.

Для древесного яруса рассчитаны три величины  $H(x); 1$  с учетом только видового состава; 2) с учетом дифференциации биомассы яруса по древостоям элементов леса в смысле Н.В. Третьякова, т.е. с учетом возрастной структуры популяций; 3) с учетом дифференциации биомассы не только по возрастным группам в популяциях, но и по классам крупности деревьев (ступеням толщины).

Во всех трех случаях  $p_i$  — это доля участия древесного запаса соответствующей структурной единицы ( $M_i$ ) в суммарном древесном запасе древостоя ( $M$ ):  $p_i = \frac{M_i}{M}$ . Предполагается, что это отношение близко к отношению общей биомассы структурной единицы к общей биомассе яруса.

Пробная площадь 1, 0,83 га. Фитоценоз близок к климаксовому (восстановительная смена растительности): об этом свидетельствует высокий возраст господствующего поколения ели (160 лет) и наличие поколений ели старше 200-летнего возраста.

Согласно данным о структуре древостоя и нашей классификации вариантов возрастной структуры, это относительно разновозрастный древостой демулационной фазы смен (58% общего запаса ели принадлежит к поколению 121-160 лет, текущий прирост превышает текущий отпад). Полог древесного яруса имеет горизонтально-вертикальную сомкнутость, не позволяющую выделить таксационные ярусы, формальный (по соотношению древесного запаса) состав древостоя 5,4  $E_{121-160}$  (средняя высота  $H=22,4$  м, средний диаметр  $D=26,3$  см); 1,9  $E_{161-200}$  ( $H=24,3$  м,  $D=32,6$  см); 1,0  $E_{81-120}$  ( $H=17,2$  м,  $D=16,7$  см); 0,7  $E_{41-80}$  ( $H=13,5$  м,  $D=13,5$  см); 0,4  $E_{св.200}$  ( $H=26,4$  м,  $D=45,6$  см); 0,6  $E_{81-160}$  ( $H=24,4$  м,  $D=24,9$  см). Класс бонитета III, сумма площадей сечений на высоте груди (абсолютная полнота) 25,2 м<sup>2</sup>/га, запас растущего леса 272 м<sup>3</sup>/га, сухостой — 32 м<sup>3</sup>/га. На 1 га насчитывается 3,6 тыс. экземпляров елового подроста старше 3 лет, расположенного в основном куртинами; около 11 тыс. всходов ели (1-3 года) и 120 экземпляров корневых отпрысков осины<sup>1</sup> — „торчков“, отмирающих на 2-3-й год. Ярус подлеска не выражен. Единично встречаются рябина (*Sorbus aucuparia*) и ива (*Salix caprea*).

Травяно-кустарничковый ярус включает 25 видов растений. В 1-м подъярусе явно доминирует черника, во 2-м — кислица и майник. Горизонтальное сложение яруса неравномерно: сопряженно с изменением микро рельефа проективное покрытие колеблется от 10 (микропонижения) до 80% (сомкнутые куртины черники на микроповышениях), в среднем 32%.

<sup>1</sup> Осина окончательно выпала из состава древостоя сравнительно недавно; имеются усохшие деревья с необлупившейся корой.

Состав нижних ярусов фитоценоза с оценкой обилия-покрытия, степени ассоциированности особой каждого вида и доли участия биомассы вида в общей биомассе яруса показан в табл. 34.

Для характеристики соотношения фитоценомонов в каждом ярусе мы применили так называемый коэффициент пестроты сложения ( $K$ ), который вычислили как отношение видов доминантов ( $D$ ) и субдоминантов ( $S$ ) к общему числу видов в ярусе ( $N$ ), т.е.  $K = \frac{S+D}{N}$ . От обычно употребляемого  $K$  (см. Шенников, 1964, с. 129) он отличается постановкой в числитель суммы  $S+D$  вместо „среднего числа видов на учетной площадке“. В сумму  $S+D$  включены виды, имеющие при встречаемости более 60% оценку обилия-покрытия не менее 1.  $K$  оказался равным для травяно-кустарничкового яруса 0,17. Он невелик, что означает с точки зрения флористического состава неравномерность сложения яруса.

В состав мохового яруса входит 14 видов (табл. 34). Он сложен более равномерно; проективное покрытие колеблется от 60 до 100% (в среднем 89%),  $K=0,31$ . Доминантами с почти равным участием являются *Hylacomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, уступающие место *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii* лишь в отчетливо выраженных микропонижениях.

Горизонтальная расчлененность нижних ярусов фитоценоза хорошо передает пестроту экологических условий (увлажнения корнеобитаемых горизонтов почвы) и соответствует наличию трех почвенных разновидностей: 1) грубогумусная слабоподзолистая супесчаная почва на валунном суглинке (около 70%); 2) оторфованная грубогумусная почва (20%); 3) торфяно-перегнойная супесчаная почва (около 10%).

Пробная площадь 3, 0,25 га. Фитоценоз типичен для той фазы восстановительных смен, в которой при уже прочно установившемся господстве в древесном ярусе ели еще сохранилась заметная доля в составе древостоя пионеров леса — осины и березы перестойного возраста. Поколение ели 121-160 лет составляет до 99% от общего запаса ели, поэтому древостой следует отнести к категории условно одновозрастных. Обычная для более поздних фаз эндодинамических восстановительных смен разновозрастность лишь начинает формироваться — наличие поколения ели 41-80 лет. Состав древостоя: I ярус — 8,3  $E_{121-160}$  (средняя высота  $H=21,1$  м, средний диаметр  $D=22,6$  см); 1,0  $B_{81-120}$  ( $H=23,4$  м,  $D=25,0$  см); 0,7  $O_{c140}$  ( $H=22,2$  м,  $D=55,0$  см); II ярус — 10,0  $E_{41-80}$  ( $H=17,2$  м,  $D=15,1$  см). Класс бонитета III, абсолютная полнота I яруса 35,2 м<sup>2</sup>/га, запас 370 м<sup>3</sup>/га; II яруса соответственно 0,4 м<sup>2</sup>/га и 4 м<sup>3</sup>/га. Сухостой — 41 м<sup>3</sup>/га. Подроста ели (до 40 лет) очень мало — 0,5 тыс. экз./га. На 1 га насчитывается около 17,5 тыс. всходов ели (1-3 лет), 0,8 тыс. экземпляров березы (3-10 лет) и 0,3 тыс. экземпляров 1-5-летних осиновых „торчков“. Подлесок отсутствует, единично встречается рябина.

В состав травяно-кустарничкового яруса входит 22 вида (табл. 34) Доминанты те же, что и на пробной площади 1. Горизонтальное сло-

Таблица 34

Фитоценотическая оценка нижних ярусов фитоценозов на пробных площадях

Вид	1		2		3	
	AD, G	$P_i$	AD, G	$P_i$	AD, G	$P_i$
Травяно-кустарничковый ярус						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2.2	0.684	3.3	0.938	2.2	0.134
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+1	0.029	1.2	0.008	1.2	0.005
<i>Oxalis acetosella</i>	2.3	0.094	2.3	0.007	3.3	0.669
<i>Maianthemum bifolium</i>	2.2	0.136	2.2	0.045	2.2	0.134
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	1.1	0.006	1.1	0.000	1.1	0.004
<i>Trientalis europaea</i>	1.1	0.004	+1	0.000	1.1	0.004
<i>Ortilia secunda</i>	1.2	0.002	1.1	0.000	1.1	0.001
<i>Pyrola rotundifolia</i>	-	-	+2	0.000	1.1	0.001
<i>Linnaea borealis</i>	1.2	0.004	1.2	0.000	1.2	0.004
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1.3	0.014	1.3	0.001	1.4	0.028
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	1.2	0.002	1.2	0.001	1.2	0.001
<i>Rubus saxatilis</i>	+1	0.002	+1	0.000	1.1	0.004
<i>Convallaria majalis</i>	+1	0.001	+1	0.000	+1	0.001
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1.2	0.011	+1	0.000	+1	0.002
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+1	0.004	+1	0.000	+1	0.002
<i>Athyrium filix-femina</i>	+1	0.001	+1	0.000	+1	0.001
<i>Lycopodium annotinum</i>	+2	0.001	-	-	-	-
<i>Luzula pilosa</i>	+1	0.001	+1	0.000	+1	0.000
<i>Fragaria vesca</i>	+1	0.001	+1	0.000	+1	0.001
<i>Viola canina</i>	+1	0.000	-	-	+1	0.000
<i>Platanthera bifolia</i>	-	-	+1	0.000	-	-
<i>Dactylorhiza maculata</i>	-	-	-	-	+1	0.000
<i>Carex globularis</i>	1.2	0.000	-	-	-	-
<i>Equisetum sylvaticum</i>	+1	0.000	-	-	-	-
<i>Angelica sylvestris</i>	+1	0.000	-	-	-	-
<i>Crepis paludosa</i>	+1	0.001	+1	0.000	-	-
<i>Solidago virgaurea</i>	1.1	0.002	1.1	0.000	1.1	0.004
<i>Geranium sylvaticum</i>	+1	0.000	+1	0.000	+1	0.000
Число видов, сумма $P_i$	25	1.000	22	1.000	22	1.000
Мохово-лишайниковый ярус						
<i>Hylocomium splendens</i>	3.2	0.227	3.2	0.361	4.2	0.700
<i>Pleurozium schreberi</i>	2.2	0.241	2.2	0.301	2.2	0.140
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	1.2	0.019	2.2	0.211	2.2	0.126
<i>Dicranum polysetum</i>	1.2	0.041	1.2	0.045	1.2	0.026
<i>D. scoparium</i>	+2	0.001	+2	0.012	+2	0.000
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1.2	0.033	1.2	0.045	-	-

Таблица 34 (продолжение)

Вид	1		2		3	
	AD, G	$p_i$	AD, G	$p_i$	AD, G	$p_i$
<i>Brachythecium salebrosum</i>	+2	0,019	-	-	+2	0,004
<i>Polytrichum commune</i>	2,3	0,199	1,3	0,006	+3	0,002
<i>P. juniperinum</i>	+2	0,001	+2	0,001	-	-
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	2,2	0,214	1,2	0,015	+2	0,001
<i>S. recurvum</i>	+3	0,001	-	-	-	-
<i>Peltigera aphthosa</i>	+2	0,002	-	-	-	-
<i>Rhodobryum roseum</i>	+1	0,002	+1	0,003	+1	0,001
<i>Mnium</i> sp.	+2	0,000	+2	0,000	-	-
Число видов, сумма $p_i$	14	1,000	11	1,000	9	1,000

Примечание. Аналитические признаки нижних ярусов: AD (Abundanz-Dominanz) – оценка обилия-покрытия по 6-балльной шкале Браун-Бланке; G (Geselligkeit) – оценка степени ассоциированности особей каждого вида и группы по 5-балльной шкале того же автора (Braun-Blanquet, 1964). Оценка  $p_i$  представляет собой выраженную в долях единицы степень участия вида в проективном покрытии (прямое определение) наземными частями соответствующего яруса фитоценоза.

жение неравномерное: местами черника образует сплошные заросли, местами кустарнички вовсе отсутствуют. Проективное покрытие колеблется от 20 до 70% (в среднем 38%),  $K=0,35$ , т.е. в 2 раза выше, чем на пробной площади 1.

В моховом ярусе повсеместно доминируют *Hylacomium splendens* и *Pleurozium schreberi* с заметной примесью *Rhytidadelphus triquetrus*. Всего в составе яруса 11 видов, проективное покрытие колеблется от 40 до 100% (в среднем 72%),  $K=0,42$ .

Почвенный покров здесь более однороден, чем на пробной площади 1. Фон остается прежним – грубогумусная слабоподзолистая супесчаная почва на тяжелом моренном суглинке (около 90% площади), но отклонения от этой почвенной разновидности иные, без признаков заболачивания: модергумусная слабоподзолистая почва под группами осины и березы и грубогумусная сильноподзолистая почва под сомкнутыми группами ели.

Пробная площадь 4, 0,23 га. Это ельник, сформировавшийся после соснового насаждения или возникший при длительном заселении вторично-открытой территории сначала сосной и мелколиственными породами (березой, осинкой), а затем елью. К моменту наблюдения сформировался условно разновозрастный древостой ели со значительной долей в составе пионерных пород. По запасу господствует поколение ели 81–120 лет, которое



на 40-60 лет моложе самых старых деревьев (сосны). В дальнейшем ходе восстановительных смен легко предвидеть формирование разновозрастного древостоя ели: уже имеется древостой элемента леса  $E_{41-80}$ .

В смысле продвинутости в сторону формирования коренных (климаксовых) фитоценозов древостой находится примерно в той же фазе, что и древостой на пробной площади 3. Но он имеет несколько более сложное строение, что связано с особенностями формирования в период, предшествующий установлению господства поколения ели 81-120 лет. Состав древостоя: 6,1  $E_{81-120}$  (средняя высота  $H=21.3$  м, средний диаметр  $D=21.0$  см); 0,1  $C_{160}$  ( $H=28.0$  м,  $D=32.0$  см); 3,1  $B_{81-120}$  ( $H=25.4$  м,  $D=25.4$  см); 0,7  $O_{C_{81-120}}$  ( $H=29.0$  м,  $D=52.0$  см); ед.  $E_{41-80}$  ( $H=8.0$  м,  $D=8.0$  см). Класс бонитета III, абсолютная полнота равна  $34.8$  м<sup>2</sup>/га, общий запас растущего леса  $387$  м<sup>3</sup>/га, а сухостоя -  $45$  м<sup>3</sup>/га (главным образом осина и береза). Подроста ели (3-40 лет) - около 1,0 тыс. экз./га, всходов ели (0-3 лет) - около 12 тыс. экз./га, осинных „торчков“ (0-5 лет) - 3,3 тыс. экз./га. Подлесок отсутствует, единично встречаются рябина и ива козья.

Травяно-кустарничковый ярус (22 вида) отличается сравнительно слабым развитием доминанта 1-го подъяруса (черника) и, наоборот, чрезвычайно мощным развитием доминанта 2-го подъяруса (кислица). Проективное покрытие равномерное (30-80%) и в среднем (55%) выше, чем на пробных площадях 1 и 3,  $K=0.48$ .

Моховой ярус образован 9 видами с выраженным доминированием *Hylacomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Rhizidiadelphus triquetrus*. Проективное покрытие яруса 64% (40-90%),  $K=0.50$ .

Судя по прищипкам, от основной почвенной разновидности - грубогумусной слабоподзолистой супесчаной почвы - имеется лишь одно редкое (до 5% площади) отклонение - оторфованная грубогумусная слабоподзолистая супесь.

В табл. 35 дается сводка выявленных нами значений информационных индексов разнообразия строения ярусов фитоценозов.

По совокупности приведенных выше данных положение фитоценозов пробных площадей в цепи эндодинамических смен вполне ясно. Фитоценозы на пробных площадях 3 и 4 - сериальные, с установившимся господством ели, сформировавшей условно одновозрастные древостои, а фитоценоз на пробной площади 1 - предклимаксовый, почти чистый по составу древесного яруса, имеющего усложненную структуру за счет разновозрастности и дифференцированности по размерам особей, входящих в состав популяции эдификатора (ели).

Различия между фитоценозами пробных площадей 3 и 4 predeterminedены историей их формирования. Большую структурную сложность фитоценоза на пробной площади 4, особенно в отношении флористического состава, обусловили, по-видимому, длительность начального заселения вторично-открытой территории (вырубки, гари и т.п.) и участие в составе древесного яруса большего числа компонентов: ели, сосны, березы и осины.

Таблица 35

Информационные индексы разнообразия ( $H_x$ , биты)  
как показатель степени сложности строения ярусов фитоценозов

Ярус фитоценоза	Номера пробных площадей		
	1	3	4
<b>Древесный:</b>			
с учетом только флористического разнообразия (по породам)	0.328	0.623	1.237
с учетом возрастной структуры популяций (по элементам леса)	1.964	0.635	1.237
с учетом структуры древостоя (по ступеням толщины и элементам леса)	4.633	3.524	3.842
<b>Травяно-кустарничковый</b> (с учетом флористического разнообразия)	1.890	0.424	1.605
<b>Моховой</b> (с учетом флористического разнообразия)	2.551	2.176	1.340

В числе признаков, которые оказались сопряженными со степенью продвинутой фитоценозов в цепи энтодинамических смен, следует назвать.

1. Усложнение структуры древесного яруса за счет увеличения разновозрастности и разнородности по размерам особей популяции ели при одновременном усилении ее доминирования и эдификаторной роли и флористическом упрощении состава яруса (уменьшение участия и, наконец, выпадение осины, березы и сосны).

2. Увеличение горизонтальной и вертикальной расчлененности древесного полога при уменьшении абсолютной полноты и запаса растущего леса. Сближение величины текущего отпада и текущего прироста, улучшение условий возобновления ели под пологом.

3. Увеличение пестроты сложения травяно-кустарничкового и мохового ярусов: незначительно – за счет большего флористического разнообразия (подселение видов, характеризующих локальное поверхностное заболачивание), значительно – за счет горизонтального расчленения ярусов и пятнистого смешения синузид. Увеличение степени проективного покрытия мохового яруса и уменьшение степени покрытия травяно-кустарничкового яруса, усиление эдификаторной роли мхов.

4. Формирование более выраженного микрорельефа и комплексности почвенного покрова со сдвигом почвообразовательного процесса в целом в сторону накопления грубого гумуса, поверхностного заболачивания и начального торфообразования. Некоторое снижение трофности почвы за счет консервации органики и азота в грубом гумусе, выщелачивания корнеобитаемых горизонтов (увеличение  $\frac{C}{N}$  в 2 раза, увеличение  $pH$  и уменьшение содержания азота и обменных оснований).

Перечисленные признаки совпадают с теми, которые описаны в ряде работ, посвященных динамике северных ельников (Heikinheimo, 1922; Сукачев, 1928б; Воропанов, 1950; Алексеев, Молчанов, 1954; Siren, 1955; Keltikangas, 1959, и др.).

По характеру изменения величин  $H_{\Sigma}$  (табл. 35) можно заключить, что они применимы для демонстрации сопряженного изменения структурной сложности ярусов фитоценозов. Однако структурную сложность следует при этом понимать в более широком смысле, чем обычно принято. Судить о структуре ценоза (яруса) только по видовому составу нельзя. По сложности видового состава древесного яруса мы должны были бы сделать вывод в пользу наибольшей структурной сложности фитоценоза на пробной площади 4, хотя по совокупности данных предпочтение отдается фитоценозу пробной площади 1.

Вопрос о выборе структурной единицы при количественном учете степени разнообразия и структурной сложности биологической системы или ее части методически очень важен и в каждом случае его должен решать сам исследователь применительно к поставленной задаче.

В нашем случае данные относительно древесного яруса убеждают в том, что усложнение структуры в связи со степенью продвинутости фитоценозов в цепи эндодинамических смен отражается лучше, чем при учете одного лишь состава, характеристикой распределения биомассы по элементам леса, а еще более четко — при дополнительном рассмотрении распределения биомассы по классам крупности (размера) особей, входящих в популяцию видов, образующих ярус. Структурное разнообразие популяции эдификатора оказывается здесь фитоценотически относительно более важным, чем флористическое разнообразие древесного яруса.

Применение информационных индексов разнообразия не вызывает, конечно, никаких затруднений при формальной статичной сравнительной оценке двух однородных объектов. Но выявлению сопряженности усложнения или упрощения разных биологических систем или их частей информационные индексы могут служить лишь при условии предварительного решения самостоятельной методической задачи — выборе рассматриваемых в каждой системе или ее части структурных единиц. Этот выбор полностью относится к компетенции исследователя как специалиста-биолога.

Можно считать, что структурная сложность фитоценозов еловых лесов возрастает в ходе эндодинамических смен от сериальных ценозов к климаксовым. При этом усложнение происходит не столько за счет увеличения флористического разнообразия состава, сколько за счет большей дифференцированности (по возрасту, размерам и т.д.) особей в популяциях эдификатора и, вероятно, доминантов подчиненных ярусов.

У равнопродвинутых сериальных ценозов структурная сложность тем выше, чем больше обусловленная предшествующим ходом формирования горизонтальная и вертикальная расчлененность полога древесного яруса и чем разнообразнее их видовой состав.

...подтверждается также данными наших исследований началь-  
ных фаз восстановительных смен в районах ВВ и ГП и длительно  
восстановительных смен, происходящих с переходом господства от  
сосны к ели (Дыренков, 1968; Дыренков и др., 1969, и др.). В  
последнем случае формирование разновозрастных ценопопуляций ели  
удалось проследить в недрах второй по значению формации таежной  
зоны Европейского Севера — сосняков — благодаря применению сле-  
дующих методов: 1) анализа материалов лесоустройства и 2) кон-  
некций графиков хода модульных коэффициентов текущего прироста  
(см. подробнее Дыренков, 1968, 1972а).

Метод коннекций позволил составить схему смены сосны елью  
для одного из типичных случаев (рис. 18, 19). Соотношение пло-  
щади еловых, елово-сосновых и сосновых древостоев как в целом,  
так и в отдельных сериях типов леса является отражением различ-  
ной вероятности возникновения экзогенных смен с формированием  
сосняков, с одной стороны, или продолжения эндогенной смены со-  
сны елью — с другой. Вмешательство человека в естественную ди-  
намику лесов может сместить точку равновесия и в пользу сосны  
(сплошные рубки, особенно с оставлением сосновых семенников и  
огневой очисткой лесосек), и в пользу ели (выборочные рубки со-  
сны, усиление охраны от пожаров).

Различная вероятность тех или иных естественных смен в пре-  
делах одной растительной подзоны связана главным образом с осо-  
бенностями ландшафта, а в смысле отношений сосны и ели — с со-  
отношением площадей лесов различной горюмости. Каждый естест-  
венно-географический район в пределах подзоны, очевидно, харак-  
теризуется специфическими особенностями соотношения по площади  
сосняков и ельников и преобладанием определенных вариантов струк-  
туры древостоев сосны и ели. Иллюстрировать это можно сравнени-  
ем территории Велсовской возвышенности (район ВВ) и юго-запад-  
ной части Вычегодско-Мезенской равнины (район СВ) с более плос-  
ким рельефом и равномерной по площади заболоченностью. При гос-  
подстве в обоих случаях древостоев еловой формации для Велсов-  
ской возвышенности наиболее характерны относительно разновоз-  
растные древостои демутации ельников с непрямым участием  
сосны, а в бассейне Вычегды — абсолютно разновозрастные древо-  
стои климаксовых, чистых по составу ельников. В последнем слу-  
чае имеются лучшие условия для завершения полного эндодинами-  
ческого вытеснения сосны елью, особенно в занимающем наиболь-  
шую площадь типе леса ельнике чернично-долгомощном (*Piceetum  
myrtilloso-polytrichosum*) (Дыренков, 1966а, 1967а).

Ранее вопрос о преобладании в том или ином районе определен-  
ных форм (состава и структуры древостоев) девственных лесов в  
зависимости от условий их динамики на примере Финляндии подро-  
бным образом был разобран Р. Сарвасом. Между прочим этот автор  
вполне справедливо включает лесные пожары в число факторов ус-  
ловий местопроизрастания — *Standortsfaktoren* (Sarvas, 1959).

Суммируя известные данные, можно утверждать, что вблизи эко-  
логического оптимума сосны и ели (серии *Oxalidos* и *Myrtiil-*

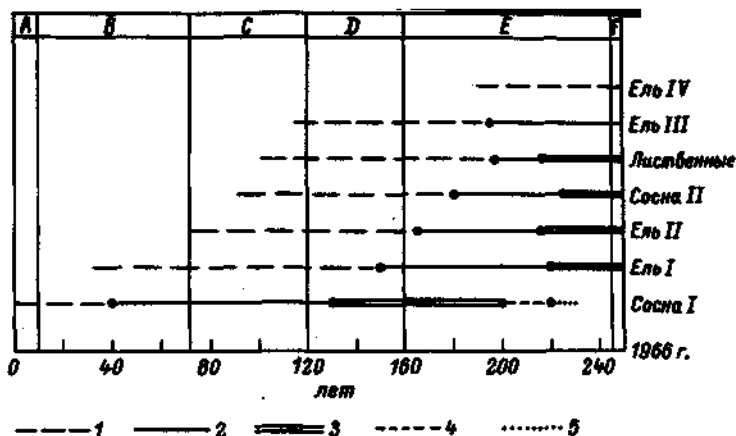


Рис. 18. Ход энтодинамической смены сосны елью и формирования фитоценоза коренного типа леса (район ВВ).

1 - начальное возрастание абсолютной величины текущего прироста (процент текущего прироста выше среднего); 2 - дальнейшее ее возрастание (при понижении процента текущего прироста); 3 - понижение текущего прироста от максимального до среднего значения; 4 - дальнейшее падение прироста; 5 - отмирание. А - гарь, заселение сосной и мелколиственными породами; В - сосново-лиственный сомкнутый разновозрастный древостой с елью I поколения; С - то же с изреженным пологом, выпадение первых поколений лиственных пород, появление ели (II), сосны (II) и лиственных второй генерации; D - смешанный сосново-елово-лиственный двухъярусный древостой: во II ярусе - сосна (II), ель (I и II), лиственные; господствует по запасу I яруса сосна I поколения; E - то же: во II ярусе - только ель; господствует сосна II поколения; F - то же, господство переходит к ели II и III поколений (момент наблюдений - 1966 г.).

юса), а также в серии *Polytrichosa* энтодинамическая смена сосны елью потенциально неизбежна. В наиболее затяжных случаях (при начальном формировании чистого сосняка) она должна была бы завершиться за 3-3.5 столетия формированием чистого по составу разновозрастного ельника.

На Белсовской возвышенности, например, период повторяемости нарушений, вызывающих экотдинамические смены („оборот огня“), короче, чем время, необходимое для полного вытеснения сосны елью в основных (по занимаемой площади) типах леса. В результате в метронутых промышленной эксплуатацией лесных массивах преобладают относительно разновозрастные еловые древостои с участием сосны, характеризующие закономерную незавершенность процесса вытеснения сосны елью. Иначе обстоит дело на Вычегодско-Мезен-



Рис. 19. Вид древостоя в фазе *F* (см. рис. 18) смены сосны елью. На переднем плане – сосна I поколения.

ской равнине в районе СВ, где на большей части территории сосна вытеснена полностью.

Идеи Г.Ф. Морозова (1928) о возможности совместного произрастания сосны и ели в тайге в общей части экологического ареала этих пород в принципе верны. Но объяснение этого явления, данное им, следовало бы заменить утверждением о неизбежности сравнительно частого действия экзодинамических факторов, возвращающих сосну в любые места, где потенциально в процессе эндодинамических смен ель должна была бы бесповоротно ее вытеснить.

В районах исследований в сериях *Oxalidosa*, *Myrtillosa*, *Vacciniosa*, *Polytrichosa*, *Equisetocaricoso-sphagnosa*, *Herbosa* коренными являются ельники, в сериях *Cladinosa* и *Sphagnosa* – сосняки. Это наше заключение (Дыренков, 1968) подтверждают и новые данные, полученные в Карелии В.Н. Валяевым (1971).

При ведении лесного хозяйства выбор главной породы должен осуществляться с учетом взаимоотношений сосны и ели,

а также сравнительной производительности этих пород. Представляется целесообразным иметь сосну в качестве главной породы в сериях *Cladinosa*, *Vacciniosa* и *Sphagnosa* (при лесосечном хозяйстве: сплошные и постепенные рубки), в сериях *Oxalidosa* и *Myrttilosa* на песчаных почвах (при постепенных рубках с укороченным оборотом рубки II, елового яруса), а в остальных случаях вести хозяйство в ельниках предпочтительно в выборочной форме.

Нами (Дыренков и др., 1981) были рассмотрены в более общем плане условия (причины) видového разнообразия растительных сообществ коренных таежных ельников. В пределах конкретного географического района оно сопряжено прежде всего с трофическими условиями местообитания, затем с переменно-экологических режимов и, наконец, с эдификаторными свойствами некоторых видов в основных ярусах ценозов. Вместе с приведенными выше данными это говорит о неоднозначности связи видového разнообразия растительных сообществ с устойчивостью экосистем еловых лесов и об особом значении эдификаторной доминирующей ценопопуляции ели — центральной подсистемы фитоценоза, мощного трансформатора экологических условий для всех других подчиненных подсистем (ценопопуляций более слабых видов). В сериальных сообществах структурная сложность в целом тем выше, чем больше горизонтальная и вертикальная расчлененность древесного яруса, обусловленная преемствующим ходом формирования.

Наиболее стабильными являются ценопопуляции ели в относительно бедных, малопродуктивных местообитаниях, где обеспечивается непрерывный, относительно равномерный возобновительный процесс при довольно медленном росте деревьев (например, ельник чернично-сфагновый в районах СВ и ВВ). Именно это обстоятельство отражено в несовпадении экологического и фитоценотического оптимумов ели (см., например, Schmidt-Vogt, 1976, и др.) и должно быть предметом особого внимания экологов. Для лесоводов-практиков важно подчеркнуть несовпадение путей, на которых достигается максимум продуктивности и максимум устойчивости, а также то обстоятельство, что высокое видовое разнообразие не является прямым признаком устойчивости.

#### 4.2. Опыт комплексного анализа гологенетических смен биогеноценозов

В.Н. Сукачев считал крайне важной увязку выводов, получаемых при изучении смен растительности в голоцене, с тем, что дает знание современных сукцессий (Дылис, 1970). Конечно, наиболее достоверно устанавливается только современная динамика ельников, которая совершается на фоне гораздо менее доступных исследователю гологенетических смен. И все же, нам кажется, следует приводить наряду с физиономическим описанием местности свое, хотя бы гипотетическое толкование вероятных генетических (эволюционно-

фитоценологических и экосистемных) связей для выделяемых классификационных подразделений лесного покрова, к которым адресуются более доступные для изучения формы динамики.

В отношении равнинных ельников района средней Вычегды обсуждение возможных вековых эндодинамических смен проведено нами (Дыренков, 1966а) главным образом с опорой на известные литературные материалы. По мнению работающих здесь исследователей (Архипов, 1932; Дылис, Поляков, 1934; Колесников, 1941), основное направление этих смен следующее: → *Piceeta hylocomio-sa* → *Piceeta polytrichosa* → *Piceeta sphagnosa*.

Подробно рассмотренные нами лесотипологические объекты — ельник черничный и е. чернично-долгомошный района СВ — являются важными звеньями указанных смен, отличающимися исключительной устойчивостью отношений экотопа и биотопа. Исследования возрастной структуры популяции эдификаторов в лесных сообществах являются лишь косвенным методом познания динамики растительности (Александрова, 1964а). Однако мы считаем, что полученные данные позволяют усомниться в правильности распространенного мнения о неизбежности непрерывного и сравнительно быстрого ухудшения елью условий местообитания. Подобного рода сомнения высказываются теперь и для других частей ареала ели (*Saly*, 1965; *Holmsgaard*, 1968; *Blankmeister*, 1971).

Для доказательства ухудшений местообитаний иногда, например в Финляндии (*Siren*, 1955), сравнивали вторую генерацию ели с первой, имеющей послепожарное происхождение. Ухудшение условий местообитаний и падение производительности древостоев во вторичной сукцессии (в смысле Сирена) по сравнению с первичной в этом случае несомненны, как несомненны случаи полного прекращения естественного возобновления из-за накопления подстилки ряда „толстомошных“ типов темнохвойных лесов Северной Америки (*Fire in the Northern environment*, 1971; *Spurr, Barnes*, 1980). Но в наших северных ельниках в дальнейшем при длительном самовозобновительном процессе, протекающем даже без резких разрушений фитоценозов действиями внешних факторов (пожары, рубки и т.п.), происходит выработка „уравновешенного“ („уравновешенное климакс-сообщество“ — образный и, на наш взгляд, достаточно точный термин, введенный Браун-Бланке) растительного сообщества со свойственной ему устойчивостью структуры и производительности. В Финляндии на это обратил внимание виднейший предшественник Г. Сирена в части изучения северных ельников О. Хейкинхеймо (*Heikinheimo*, 1922). Он различал фитоценозы черничного типа *Hylocomium-Myrtillus*-тур, уже достигшие положения „равновесия“ (лучше сказать „высокой выработанности“), и фитоценозы, сравнительно недавно возникшие на местах бывших пожарищ. Первые, следуя местной народной традиции, О. Хейкинхеймо называл старыми, вторые — молодыми. В пользу различия старых и молодых, связанных с неидентичностью местообитаний, говорят и критика концепции Г. Сирена В. Келтикаккасом (*Keltikangas*, 1959), и новые данные по изучению продуктивности различных типов



леса в Финляндии (Ilvessalo, Ilvessalo, 1975). Во всех равнинных среднеэтажных районах наших исследований (СВ, ЮК, ВВ) корреспондирующие типы (варианты) *Piceetum myrtilloso-rolftrichosum* [ровных местоположений и пологих склонов моренных холмов и гряд на слабодрежированных моренных суглинках, супесях, двучленных наносах и песках] имеют поразительное сходство структуры экосистемы — растительного сообщества — популяции эдификатора. Во всех случаях в спонтанной тайге они представлены выращенными климаксовыми (старыми, по О. Хейкинхеймо) фитоценозами. И мы поэтому становимся на точку зрения тех исследователей северных ельников (Хейкинхеймо, Сукачев и др.), которые считают вырождение ельников чрезвычайно медленным многовековым процессом, контролируемым главным образом изменением климата, тектоническими движениями земной коры и отчасти денудацией, обуславливающей старение первичной гидрографической сети.

Все вышесказанное действительно, например, для ельников Вевсёвской возвышенности. Из истории четвертичного периода для района ВВ известно, что 25–16,5 тыс. лет назад эта довольно высокая пологоволнистая холмистая, почти бессточная равнина была покрыта ледником. Южная граница Валдайского оледенения проходила где-то в 150 км у Рыбинского водохранилища, но продвижение ледника было не фронтальным, а лопастным, и какая-то часть водораздельных пространств могла остаться непокрытой ледником. Согласно представлениям ведущего специалиста по истории флоры и растительности этого района Н.А. Миняева (1966), этап деградации ледникового покрова (около 16,5–16 тыс. лет назад) с оформлением лесотундрового ландшафта (господство гипоарктических и сибирских элементов флоры), включавшего отдельные фрагменты еловых лесов, отразил начало становления современной растительности. Это была первая волна проникновения еловых лесов из *Picea obovata*.

После краткого межстадиального периода (около 0,5 тыс. лет), характеризовавшегося распространением некоторых южных видов, в вевсёвскую стадию (около 12–11,5 тыс. лет назад) пришла вторая волна ели сибирской, достигшая южного побережья Финского залива. Расселение в это время на изменности атлантических элементов, появление арктических элементов флоры со стороны Белого моря и, видимо, начало проникновения в район ВВ *P. abies* предшествуют максимальному наступлению последней в этом направлении примерно 10 тыс. лет назад, когда и произошло основное наложение популяций двух видов ели друг на друга. В течение атлантического и суббореального периодов (8–7 тыс. лет назад) произошла миграция и становление в районе ВВ представителей неморального комплекса, широколиственные леса проникли далеко севернее р. Оять. И, наконец, только в субатлантический период (поздний голоцен — „малый ледниковый период“) вполне оформился современный лесной ландшафт: резко сократились, а затем исчезли широколиственно-еловые леса.

Общие направления изменения экотопов в послеледниковый период — это, с одной стороны, оседание и сглаживание рельефа под

и видов растений, доминирующих и содоминирующих в составе

долгомошный	СВ			
	е. кис- лично- майни- ковый	е. чер- ничный	е. чернично-долгомошный	
П4, С4, Д4, Тп	С2, Д2, Г2	С3, Д3, Г3	С4, Д4, Г4, Тп	
X	X	X	X	X
-	У1	II	1X	УIII
X	X	X	X	X
-	II	II	У	III
III	X	X	УIII	III
3-40	1-20	4-58	6-33	5-54
X	X	X	X	X
0-5	1-5	1-31	2-7	1-9
X	У	1X	УIII	X
-	3-35	1-6	0-6	0-5
-	X	У1	1X	1У
-	1-23	0-12	0-4	0-4
-	X	У1	УII	III
-	2-49	0-7	0-5	-
-	УII	II	II	-
0-12	1-3	0-5	1-2	1-7
X	УII	II	УII	X
-	1-15	1-2	-	-
-	УIII	III	-	-
1-13	2-23	6-69	4-27	3-33
X	X	X	X	X
1-8	1-49	1-30	5-35	5-23
X	X	X	X	X
1-2	1-8	2-24	1-17	1-9
X	X	X	УIII	УII
1-5	3-25	6-31	18-57	8-56
X	X	X	X	X
42-81	0-1	0-1	5-36	30-61
X	II	II	1У	X
10	17	15	9	20

нированные, недостаточно дренированные и слабодренированные местообита-  
ния. 3. Проективное покрытие и встречаемость определялись по данным се-  
рии площадок размером 2x2 м.

Таблица 36

Прективное покрытие (%) и константность (10-процентные классы) основных ярусов фитоценозов районов исследований

Виды растений по ярусам	ВВ		
	ельник чернично-май- никовый	е. чер- ничный	е. черничн
	С2, Д2, Г2		П3, С3, Д3, Г3
<b>Древесный</b>			
<i>Picea abies</i> , <i>P. obovata</i>	X	X	X
<i>Abies sibirica</i>	-	-	-
<i>Betula pubescens</i>	У	X	X
<b>Кустарниковый</b>			
<i>Abies sibirica</i>	-	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	X	X	УП
<b>Травяно-кустарничковый</b>			
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1-44 X	8-25 X	18-54 X
<i>V. vitis-idaea</i>	1-7 X	1-20 X	2-5 X
<i>Oxalis acetosella</i>	1-6 X	-	0-2 П
<i>Maianthemum bifolium</i>	1-13 X	1-1 У	0-1 1
<i>Dryopteris dilatata</i> , <i>D. carthusiana</i>	0-1 У	0-1 П	-
<i>Carex globularis</i>	0-1 П	0-1 1	0-4 X
<b>Моховой</b>			
<i>Rhytidiadelphus triquetris</i>	1-9 1X	0-1 У	0-1 П
<i>Pleurozium schreberi</i>	1-71 X	26-62 X	7-48 X
<i>Hylocomium splendens</i>	5-35 X	16-41 X	1-50 X
<i>Dicranum polysetum</i>	1-8 X	1-12 X	1-15 X
<i>Polytrichum commune</i>	0-7 VIII	0-2 У	0-6 X
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	1-3 VIII	0-3 1У	1-75 X
Число описаний	14	9	9

Примечание. 1. Покрытие дано арабскими цифрами, а классы константности - римскими. 2. Индексы П, С, Д и Г, Тп в головке таблицы означают соответственно песок, супесь, двучленный нанос (песок или супесь на суглинке), глина (или суглинок) и торф переходный, а цифры 2-4 - дре

влиянием денудации, с другой – прогрессирующее расчленение водоразделов развивающейся гидрографической сетью до предела, допустимого общим базисом эрозии. Любое потепление климата вплоть до нельской стадии действовало в пользу обеих тенденций, но вместе с тем способствовало становлению растительного покрова, стабилизирующего генезис местообитаний.

В дальнейшем колебания климата смешали то в одну, то в другую сторону сложившееся соотношение площади лесного и болотного ландшафтов, причем в субатлантический период главной стала тенденция в пользу бореальных лесов и олиготрофных болот, занявших господствующее положение.

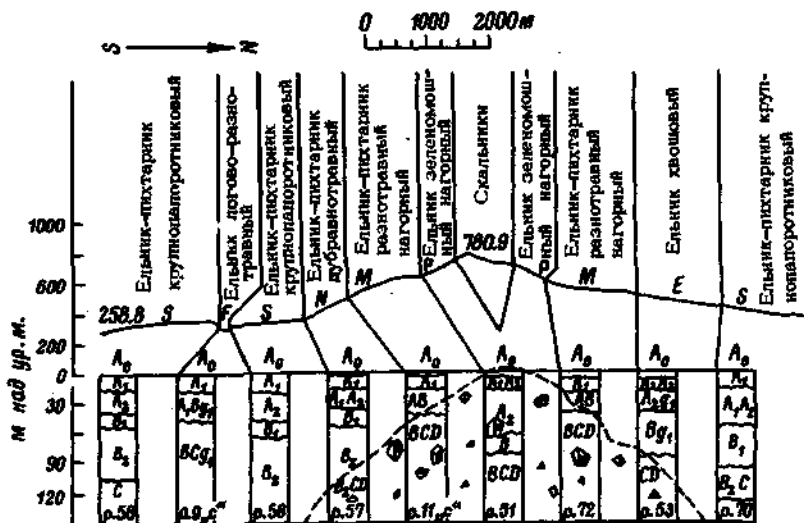
В табл. 36 представлены данные об основных признаках структуры плакорных ельников двух далеко удаленных друг от друга районов средней тайги, сходных, однако, по современной структуре ландшафта и по истории растительности в послеледниковый период. Оставив в стороне некоторое различие во флористическом составе ценозов, мы можем убедиться в поразительном сходстве основной структуры ярусов климаксовых фитоценозов корреспондирующих типов леса, т.е. при аналогии суммарного действия факторов макроклимата, особенностей геологического субстрата и дерераспределяющего влияния рельефа.

В случае отсутствия такой аналогии структура фитоценозов формируется различно: лесные биогеоценозы на изотопических местоположениях являются климатически, эдафически, а в широком смысле географически замещающими, что и учитывается при физико-географическом (в частном случае лесорастительном) районировании.

Предгорные ельники Вишерского Предуралья давали нам возможность проанализировать вековые смены в плейстоцене довольно большой гаммы коренных типов леса благодаря их гораздо более тесному, чем на равнине, взаиморасположению на выраженном экологическом профиле и отчетливым различиям местообитаний.

Совокупность участков, занятых древостоями различных типов леса, рассматривалась как тип лесного массива (Морозов, 1928), или как составная часть некоторой геосистемы (Сочава, 1959, 1962, 1968, 1975), или как тип текущей структуры (Шмитхюзен, 1966). Набор и пространственное расположение биогеоценозов можно представить как следствие длительного гологенетического (и филогенетического) развития лесного ландшафта. Именно это попытались мы сделать по результатам сопряженной геоботанической, почвенной и таксационной съемки на большом 13-километровом трансекте, пересекающем вершину Колчимского Камня строго с юга на север (рис. 20) (Дыренков и др., 1972; Дыренков, Канисев, 1974).

Колчимский Камень – это останец избирательной денудации, сложенный в основании кварцитовидными песчаниками и кристаллическими сланцами. Возникновение Колчимской гряды связано с очень древними каледонскими структурами, усложненными впоследствии герцинской складчатостью. На развитие рельефа большое влияние оказали поднятия мезозойско-третичного времени, протекавшие с различной скоростью и обусловившие различную степень интенсив-



Местообитания	Почва
Дренированные элювиально-делювиальные мощные суглинки и глины	Модергумусная сильно-подзолистая тяжелосуглинистая
Влажные проэлювиальные и элювиальные суглинки днищ догов	Важкомуловая глееватая суглинистая
Дренированные элювиально-делювиальные мощные суглинки и глины	Модергумусная средняя подзолистая суглинистая
Дренированные элювиально-делювиальные шебнистые средние мощные суглинки	Модермуловая средняя подзолистая суглинистая
Дренированные элювиально-делювиальные шебнистые мало-мощные суглинки	Муловая бурая тяжело-суглинистая
Сильодренированные шебнистые и каменистые элювиальные пески и супеси	Грубогумусные большей частью мелкие песчаные подзоны
Дренированные элювиально-делювиальные шебнистые мало-мощные суглинки	Муловая бурая тяжело-суглинистая
Перутьажные делювиальные среднелишьные глины и суглинки	Торфянистые и грубогумусные элювиально-делювиальные глееватые тяжело-суглинистые
Дренированные элювиально-делювиальные мощные суглинки и глины	Модергумусная средняя подзолистая тяжелосуглинистая

Рис. 20. Расположение коренных типов лесных биogeocoenozов по эколого-топографическому профилю, проходящему через вершину Колчимского Камня.

Номера почвенных разрезов и буквенные обозначения (S, F, N, P, M, E) типов местообитаний см. в тексте. Штриховая линия показывает глубину, начиная с которой делаются обильными крупные обломки горной породы и встречаются ее сплошные выходы.

Таблица 37

Результаты анализа механического состава и некоторых

Гори- зонт	Глубина взятия образца (см)	Содержание частиц диаметром, мм(%)				Вы- нос ила (%)	Гумус (%)	pH соле- вой
		1.0-0.05	0.05-0.01	<0.001	<0.01			

Тип леса *D*. Грубогумусная сильноподзолистая тяжелосуглинистая  
клонной равнины (разрез 62)

A <sub>0</sub>	0-5	-	-	-	-	-	-	3.73
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	5-15	6.5	50.6	17.4	42.9	-47	5.4	3.50
A <sub>2</sub>	30-40	9.4	56.2	12.1	34.4	-53	0.5	3.95
B <sub>1</sub>	47-60	3.9	48.5	29.7	47.6	-8	0.5	3.70
B <sub>2</sub>	70-80	3.6	47.6	33.4	48.8	+3	0.3	3.95
B <sub>2</sub>	90-100	7.7	45.9	32.4	46.3	0	0.3	4.20
C	130-140	7.0	46.1	32.4	46.9	0	0.3	4.53

Тип леса *S*. Модергумусная среднеподзолистая суглинистая почва  
логих склонов (разрез 58)

A <sub>0</sub>	0-4	-	-	-	-	-	-	4.49
A <sub>1</sub>	4-15	11.9	46.3	19.3	41.8	-39	4.2	3.71
A <sub>2</sub>	20-30	13.0	46.8	21.0	40.2	-34	1.4	3.94
B <sub>1</sub>	46-56	16.0	47.1	20.4	36.9	-36	0.5	4.05
B <sub>2</sub>	70-80	11.3	46.9	30.6	41.8	-4	Не опр.	3.85
C	120-130	9.6	42.9	31.7	47.5	0	" "	4.35

Тип леса *N*. Модермулевая среднеподзолистая суглинистая почва  
суглинках слабоскатых южных склонов (разрез 57)

A <sub>0</sub>	0-3	-	-	-	-	-	-	4.56
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	4-14	20.7	45.2	16.8	34.1	-33	4.5	3.90
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	15-25	19.6	42.8	17.8	37.6	-29	2.8	4.32
A <sub>2</sub> B <sub>1</sub>	33-43	16.9	45.6	18.2	35.6	-28	1.7	4.38
B <sub>2</sub>	65-75	24.8	39.0	20.3	36.2	-20	0.6	4.32
C	100-110	27.1	31.0	25.0	41.9	0	0.3	3.90

Тип леса *E*. Грубогумусная сильноподзолистая глееватая  
щепнистых дедовальных суглинках пологих склонов (разрез 53)

A <sub>0</sub>	0-6	-	-	-	-	-	-	3.68
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	6-13	4.9	46.6	19.0	48.5	-47	4.1	3.70
A <sub>2</sub> G <sub>1</sub>	15-25	13.1	53.6	13.1	33.3	-63	1.1	3.91
BG <sub>1</sub>	50-60	11.8	33.3	33.6	54.9	-6	0.4	3.92
C	90-100	11.6	33.9	35.7	54.5	0	0.4	4.05

химических свойств почв местообитаний лесного пояса (примеры)

В мг-экв./100 г почвы					Содержание (мг/100 г почвы)		
сумма обменных оснований	H <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	гидролитическая кислотность	степень насыщенности основаниями	Fe <sup>3+</sup>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O

почва на дренированных делювиальных мощных суглинках слабона-

35.5	4.40	1.6	45.2	44	-	-	-
1.8	0.30	9.8	19.9	8	65	1.2	8.0
2.6	0.30	5.2	10.2	21	15	1.0	5.2
10.2	0.02	5.8	11.6	47	15	2.5	20.5
19.5	0.02	0.9	5.3	79	12	13.0	20.8
20.7	0.08	1.0	4.6	82	15	17.5	20.0
22.8	0.08	0.1	2.7	89	20	22.5	24.3

на дренированных элювиально-делювиальных мощных суглинках по-

48.0	1.80	2.2	28.1	63	-	-	-
5.4	0.32	4.8	16.4	25	15	1.2	29.0
4.4	0.14	5.2	13.0	25	15	2.0	19.0
4.9	0.16	6.3	11.9	29	20	7.0	21.4
10.8	0.03	6.9	11.7	48	15	10.0	30.0
23.3	0.08	0.4	3.3	87	15	18.0	23.8

на дренированных среднемощных элювиально-делювиальных щебнистых

34.0	2.23	1.6	19.1	64	-	-	-
3.4	0.28	5.6	16.0	17	20	<1.2	22.6
0.3	0.16	5.2	14.3	2	22	<1.2	13.0
0.8	0.14	3.7	10.7	7	6	<1.2	11.2
1.9	0.16	8.9	15.1	11	7.5	<1.2	17.0
15.6	0.18	7.3	12.8	55	10	<1.2	33.6

тяжелосуглинистая почва на недостаточно дренированных каменисто-

23.0	2.80	5.0	43.2	34	-	-	-
5.1	0.44	5.0	13.1	25	40	<1.2	24.4
2.6	0.10	4.9	10.7	20	50	<1.2	15.2
12.8	0.04	7.2	13.3	49	17	<1.2	27.0
20.1	0.06	1.6	6.2	76	12	<1.2	27.4

ности эрозионно-денудационных процессов. Образовавшийся денудационно-тектонический рельеф характеризуется тем, что почти весь покров верхне- и среднепалеозойских осадков был снесен и на поверхность выступили плотные, с трудом поддающиеся разрушению протерозойские, ордовикские и силурийские толщи. Ими образованы в рельефе горные хребты и изолированные горы.

Своеобразием территории являются редкие и пространственно весьма ограниченные следы ледниковых эпох, хотя к западу от Урала на той же широте в ледниковых отложениях обнаруживаются валуны несомненно уральского происхождения. С.Г. Боч и И.И. Краснов (1946), выясняя происхождение нагорных террас — этой характернейшей черты рельефа Вишерского Урала, установили, что отсутствие ледниковых отложений и террасирование склонов тесно связаны между собой и объясняются широким и интенсивным развитием морозно-солюфлюкционных, делювиальных и эрозионных процессов. Таким образом, вполне понятно почти повсеместное распространение по Вишерскому Уралу разного рода делювиальных и элювиально-делювиальных напластований.

Последним покровным оледенением в верхних высотных поясах Северного Урала было валдайское. После него, особенно начиная с суббореального периода голоцена, растительность трансформировала денудационные процессы с увеличением градиента трансформации в нижних высотных поясах, но в отличие от равнинных условий лишь в редких случаях и на небольших площадях создала достаточно мощные толщи (до 1 м) органогенных четвертичных отложений — торф „висячих“ болот. Горы имеют обычно мягкие очертания. Склоны их чаще всего пологие (3–9°), если не говорить о крутых берегах некоторых мелких ручьев и речек, а также о каменистых россыпях, занимающих очень небольшую площадь.

Современный климат Вишерского Предуралья, согласно данным А.С. Шкляева и В.А. Балкова (1963), характеризуется следующими средними для территории показателями. Температура июля +15°C, января -17,3°C. Даже июль нельзя считать полностью безморозным. Часты температурные инверсии. Осадков выпадает около 800 мм, причем 70% — с апреля по октябрь. Облачность — 80%, глубина снежного покрова 1,0–1,5 м. При значительном перепаде абсолютных высот, многообразии экспозиций и других условий к этим средним показателям нужно относиться очень критически. Вертикальный температурный градиент для Пермской обл. в среднем равен 0,6°C, по осадкам — 71 мм. В нашем трансекте (от 280 до 780,9 м над ур. м.) хорошо выявляются признаки вертикальной поясности. На Вишерском Урале Л.К. Главатских и А.А. Лютин (1966), соглашаясь с мнением Н.Я. Коротаева (1962) в отношении всего горноуральского района, выделяют четыре высотных пояса, хорошо различающиеся по характеру почв и растительности: 1) гольцовый (выше 800–900 м над ур.м.); 2) альпийский (650–800 м над ур.м.) с горно-тундровыми маломощными почвами; 3) субальпийский (500–650 м над ур.м.) с горно-луговыми почвами (и парковыми редколесьями) и 4) горно-лесной пояс (ниже 500 м



над ур. м.) с горно-лесными почвами. Трансект пересекает три пояса, но достаточно подробно изучены нами только лесной пояс и пояс парковых редколесий.

Граница поясов, разумеется, не строго приурочена к абсолютной высоте: она зависит от экспозиции и крутизны склона, положения относительно скал, характера почвогрунта. Однако каждый высотный пояс имеет свое основное, определяемое климатом направление процесса выветривания и почвообразования, определенную скорость эволюции коры выветривания, особые режимы взаимодействий биоценозов с экотопами. В пределах же пояса специфичность местообитаний обусловлена сочетанием коренной или почвообразующей породы, гидрологического режима, условий инсоляции и аэрации. Приведем краткие описания основных коренных типов леса.

### Лесной пояс

Тип леса — ельнично-пихтарнично-шиповниково-зеленомошный (*Piceeto-Abietetum dryopteridoso-hylocomiosum*) дренированных делювиальных и элювиально-делювиальных мощных суглинков и глин плакоров и слабонаклонных ( $0-3^0$ ) равнин с весенне-осенним переувлажнением (*D*).

Основная ассоциация: *Picea obovata* (+ *Abies sibirica*) — *Dryopteris carthusiana* — *Oxalis acetosella* — *Pleurozium schreberi*.

Этот тип леса распространен чрезвычайно широко в районе ВП. Занимаемые им местообитания по высотным отметкам не поднимаются выше 450–500 м и имеют вид слабого уклона водный режим промывного характера. Тип почвенного профиля типичной грубогумусной сильноподзолистой тяжелосуглинистой почвы на делювиальных суглинках приводится в табл. 37.

Отток избытка влаги совершается в толще горизонтов  $A_1$  и  $A_2$ . Наиболее сухой по массе оказывается верхняя часть горизонта  $B_2$ , слой почвы на глубине 60–90 см, глубже влажность снова увеличивается. Мощный подзолистый горизонт имеет нижнюю границу на глубине 40–50 см. Ниже лежит характерный иллювиально-метаморфический горизонт, выделяющийся красноватой окраской, повышенной плотностью ( $D=1.50\div 1.65$ ), оглиненностью (табл. 37) и являющийся, по-видимому, водупором.

Главная черта, определяющая тип местообитания, — это свойственный плакорам вертикально-промывной водный режим с недолгим застоём весенних и осенних вод. Поверхностный сток здесь по существу отсутствует, а внутрипочвенный отток влаги осуществляется в толще подзолистого горизонта по водупору, которым является иллювиальный горизонт. В связи с малыми уклонами и суглинисто-глинистым механическим составом почвогрунтов отток влаги сильно затруднен.

Характерно глубокое проникновение подзолистого процесса: нижняя граница горизонта  $A_2$  опускается до 40–50 см. Иллювиальный горизонт выражен относительно слабо. Если учесть, что глинистое

и суглинистое вещества почвы содержат очень мало крупных частиц (а иногда они вообще отсутствуют), то можно полагать, что физическое выветривание играет здесь очень небольшую роль. Сильно выражено биохимическое выветривание, связанное с процессом подзолообразования.

Содержание гумуса (фульватного) — среднее, текучести его не наблюдается. Все горизонты почвенного профиля сильнокислые (рН КС<sub>2</sub> 3,5–4,5), верхняя толща почвы очень бедна основаниями (насыщенность составляет 8±21%). Запасы подвижных форм фосфора и калия невелики, наиболее обеспечены ими нижние (глубже 40–60 см) горизонты, малодоступные для питания деревьев. Почвы содержат повышенное количество железа. Эта черта, свойственная избыточно увлажненным и недостаточно аэрируемым почвам, указывает на одну из причин их ограниченного плодородия — образование токсичных восстановленных соединений.

В ельнике–пихтарнике щитовниково–зеленомошном среди древостоев преобладает категория относительно разновозрастных. Примерно в равной доле встречаются древостой, относящиеся к дигрессивной и демулационной фазам динамики коренных биогеоценозов.

Основным видом отпада является одиночное и групповое усыхание старовозрастных крупномерных елей. Крупные ветровалы в этом типе леса сравнительно редки. Поэтому нечасто встречаются условно разновозрастные древостой, а также не выражена фаза возобновительной динамики, в которой господство в древесном ярусе временно переходит от ели к пихте.

По положению в рельефе, составу, фитоценотическим свойствам ельник–пихтарник щитовниково–зеленомошный следует считать основным среднетаежным (зональным) типом леса района исследований.

Для модалных древостоев, исходя из средней таксационной высоты основных элементов леса Е<sub>200</sub> и Е<sub>160</sub> (соответственно 24 и 19 м), обычным следует считать IY класс бонитета. По верхней высоте класс бонитета определяется как II,5–III.

Ярус подлеска развит слабо. Его сомкнутость в среднем менее 10%. В составе преобладают рябина обыкновенная и малина. Встречаются *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii*, *Rosa acicularis*, *R. majalis*.

Травяно–кустарничковый ярус развит хорошо. Степень проективного покрытия колеблется от 70 до 90%, средняя высота 40 см. В вертикальном сложении участвуют два подъяруса: 1-й — *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus* с примесью крупнотравья и 2-й — бореальное мелкотравье. Всего в составе яруса описан 41 вид, а в среднем в фитоценозе 31. Высококонстантных видов насчитывается 12: *Dryopteris carthusiana*, *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Anemone nemorosa*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Carex globularis*.

Моховой ярус хорошо выражен. Проективное покрытие неравномерное: от 10 до 100% по отдельным площадкам (в среднем 60%). В его составе 15 видов, в среднем в фитоценозе 8. Доминантами служат *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* с примесью *Dicranum scoparium*. Развитый зеленомошный покров является характерной особенностью ельника-пихтарника щитовниково-зеленомошного, отличающей его от других типов леса, занимающих местообитания с оптимальным водным режимом и с почвами сравнительно высокой трофности.

Горизонтальная расчлененность нижних ярусов растительности выражена сравнительно слабо. Фон (до 80%) представлен синузией состава *Dryopteris carthusiana* (+ *Vaccinium myrtillus*) - *Oxalis acetosella* - *Pleurozium schreberi*. Микроповышения из орканического субстрата заняты типичной среднетаежной синузией *Vaccinium myrtillus* - *Linnaea borealis* - *Pleurozium schreberi*, влажные микропонижения - крупнотравно (хвощово)-кисличными синузиями с гигромезофильными мхами (мниумы, родобриум и др.).

Тип леса - ельник-пихтарник крупнопалоротниковый (*Piceeto-Abietetum magnofilicosum*) дренированных элювиально-делювиальных мощных суглинков и глин пологих (3-5°) склонов с кратковременным весенне-осенним проточным переувлажнением (S).

Основная ассоциация (отчасти уже описанная в главе 3): *Picea obovata* (+ *Abies sibirica*) - *Dryopteris dilatata* (+ *Matteuccia struthiopteris*) - *Oxalis acetosella* - *Mnium affine* (+ *Plagiochila asplenioides*). Данный тип леса является одним из наиболее распространенных. На территориях с высотными отметками ниже 400 м над ур. м. он занимает пологие длинные склоны различной экспозиции.

Для местообитаний S очень характерно наличие мощной толщи элювиально-делювиального пылеватого тяжелого суглинка, иногда легкой глины, с небольшим количеством щебнистого материала, нередко полностью отсутствующего. Создаются условия для возникновения внутрипочвенного бокового стока, который осуществляется на глубине 0-40 см в толще подзолистого горизонта, выше водоупорной материнской породы. Суглинки образованы в результате выветривания богатых по минералогическому составу сланцев. Богатство материнской породы обуславливает высокую трофность почв, в которых много обменных оснований, велико содержание ила: около 1/2 массы почвы приходится на пылеватые частицы (табл. 37).

Небольшие уклоны местности при довольно высоком количестве осадков создают условия для водного режима вертикально-промывного типа, незначительно осложняемого боковым током вод в подзолистой толще почвы и непродолжительной подвижной верховодкой кое-где выходящей на поверхность) в весенний и осенний периоды. При длительном пронрастании здесь елово-пихтовых древостоев с мощным травяно-крупнопалоротниковым напочвенным покровом формируются модергумусные средне- и сильноподзолистые суглинистые

почвы. По морфологии профиля и агрохимическим свойствам они сходны с равнинными модергумусными суглинистыми почвами еловых лесов, но отличаются все же характерным буроватым оттенком всего профиля, несколько повышенной текучестью гумуса и ослабленностью развития подзолистого процесса. Своеобразие агрохимических свойств состоит, в частности, в том, что сумма обменных оснований, достигающая неожиданно высокой величины в лесной подстилке, в минеральных горизонтах резко снижается. Особенно примечательно, что даже на глубине 70–80 см она еще в два раза меньше, чем в почвообразующей породе. Хорошо выражены и кислотные свойства. Гидролитическая кислотность даже в почвообразующей породе имеет средние показатели; обменная же, представленная в основном алюминием, носит иллювиальный характер распределения по профилю.

Типично подзолистым является профиль по содержанию фосфора, аккумулятивным – по содержанию калия. Содержание железа – среднее по всему профилю – несомненно свидетельствует о хорошей аэрации. Это, в частности, хорошо отличает ельник-пихтарник крупнопоротниковый от е.-п. шитовниково-зеленомошного.

Развитие данного типа местообитания во многом определяется его подожением в нижней трети склона. При делювиальном и денудационном сносе сюда постоянно поступают органические и минеральные частицы и мощность делювиального плаща сверху вниз постепенно нарастает. Вместе с тем по выработанности профиля почвы вполне соответствуют обычным на равнине модергумусным среднеподзолистым. Так что, надо полагать, скорость почвообразования уже давно заметно опережает делювиально-денудационный процесс.

Анализ механического состава почвы (табл. 37) показывает в свою очередь, что процесс привноса материала извне идет равномерно. Поступающие в нижележащие части склона частицы по своим размерам соизмеримы с характерными для уже сформировавшейся толщи почвы. Различия же в содержании по горизонтам тонкодисперсных частиц есть следствие почвообразовательного процесса с активным участием растительности.

Описанные местообитания и почвы сопряжены с климаксовыми или близкими к таковым фитоценозам с господством ели и пихты.

Все древостои естественного происхождения в данном типе леса разновозрастны, преобладают по занимаемой площади относительно разновозрастные. Последние чаще всего состоят из двух основных элементов леса: старших поколений – ель 200–250-летнего возраста и младших поколений – ель (и пихта) 120–160-летнего возраста.

Таксационная формула состава обычно выглядит так:

$4E_{220}2E_{150}4П_{130}80$ . В этом случае запасы перестойных и молодых поколений сбалансированы относительно некоторого среднего возраста, в котором текущий отпад начинает превосходить текущий прирост наличного древостоя элемента леса: у ели – около 160 лет, у пихты – около 120 лет.

В относительно разновозрастных древостоях демулационной фазы смен частое явление – господство по запасу пихты, например  $5П_{130}+80ЗЕ_{120}2Е_{220}$ . Запас в таких древостоях близок к нижнему пределу, наблюдаемому в модальных древостоях эксплуатационного фонда.

Пихтовая фаза возобновительной динамики ельника–пихтарника крупнопороотничкового – это отражение единственного, свойственного эндодинамическим сукцессиям данного типа леса варианта смены пород (ели пихтой). Береза пушистая, входящая в среднем не более чем в доле 20% в состав древесного яруса, образует в этих лесах разновозрастные популяции.

Появление и распространение осины в глухих местах района исследований – явление вторичное, связанное со сплошными рубками.

Распределение площади ельников по классам возраста древостоев и представленность в ельнике–пихтарнике крупнопороотничковом отдельных вариантов возрастной структуры древостоев говорят о том, что для этого типа характерен непрерывный возобновительный процесс. Однако на фоне непрерывного распределения хорошо выражены отдельные пики: сравнительно легко выделяются по распределению запаса два таксационных поколения с разрывом в их среднем возрасте 60–100 лет. Это обстоятельство отражает периодическое интенсивное разрушение древесного полога (с групповым отпадом деревьев старших поколений) и как следствие – „взрывы возобновления“ (Ивашкевич, 1929; Колесников, 1956, и др.). Групповой отпад, как и нередко наблюдаемый отпад значительными площадями (до 40–50 га в кварталах 5, 6 Верхнеязвенского лесничества), связан, по нашим наблюдениям, с почти одновременным усыханием ели в возрасте около 180 лет и старше (реже 150 лет и старше). Наиболее вероятной причиной этого явления мы считаем резкие колебания уровня грунтовых вод в экстремальные по погодным условиям годы. Нарушение водного режима сильнее всего сказывается на крупных (а среди них – на наиболее старых) деревьях.

Реже, чем массовое усыхание, причиной неравномерности возобновительного процесса являются ветровалы. Максимально площади ветровалов достигают 50–60 га (кв. 9, Песчаное лесничество, ветровал 1955 г.). Спустя 10–15 лет остатки древостоя, подрост ели и пихты, имевшийся под пологом, обеспечивают восстановление древесного яруса с сомкнутым пологом, в котором сохраняется господство ели и пихты.

При средней высоте древостоев элементов леса „ель 200–250“, равной 25 м (максимум 29, в отдельных случаях 34 м), обычным для данного типа леса следует считать III класс бонитета. По верхней высоте класс бонитета может достигать II,5–II.

Подлесок развит довольно слабо, его сомкнутость не достигает в среднем 10%. В составе преобладают *Sorbus aucuparia* и *Rubus idaeus*. Изредка встречаются *Salix caprea* и *Lonicera pallasii*.

Травяно–кустарничковый ярус развит прекрасно: степень проективного покрытия колеблется от 70 до 90% (в среднем 80%),

средняя высота 60 см. Отчетливо различаются три подъяруса: 1-й - крупные папоротники и высокотравье (*Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, *Cacalia hastata*), 2-й - мелкие папоротники и дубравное разнотравье, 3-й - таежное мелкотравье. Всего в составе яруса описан 51 вид, в среднем на пробной площади 38 видов, из которых 19 имеют высокую константность. В числе высококонстантных видов находятся доминанты и субдоминанты яруса: *Dryopteris dilatata*, *D. carthusiana*, *Diplazium sibiricum*, *Phegopteris connectilis*, *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, *Cacalia hastata*, *Calamagrostis obtusata*.

Моховой ярус в сообществах развит слабо, хотя и разнообразен по видовому составу: 26 видов, в среднем в фитоценозе 9. К высококонстантным можно отнести 5 видов: *Mnium affine*, *Plagiochila asplenioides*, *Rhodobryum roseum* и сопряженные с органическим субстратом микроповышений *Pleurozium schreberi*, *Hylacomium splendens*.

Очень характерной для биогеоценозов является резкая горизонтальная расчлененность на „биогеоценотические парцеллы“ (в смысле Дылыса с сотр., 1964). Она связана главным образом с глубиной (или выклиниванием) верховодки, мало зависит от древесного яруса и в рассматриваемом случае наиболее отражается составом микрогруппировок нижних ярусов растительности: 1) фоновая, занимающая до 75% площади на ровных местах (*Dryopteris dilatata* + *Diplazium sibiricum* - *Stellaria holostea* + *Pulmonaria obscura* - *Oxalis acetosella* - *Mnium affine*); 2) занимающая около 15% площади в корытообразных мокрых понижениях [*Matteuccia struthiopteris* + *Veratrum lobelianum* - *Chrysosplenium alternifolium* - *Plagiochila asplenioides* (+ *Rhodobryum roseum*)]; 3) занимающая около 10% площади суховатых в летнее время, состоящих из полуразложившейся органики (пни, колоды, основания стволов) микропонижениях (*Vaccinium myrtillus* - *Linnaea borealis* - *Oxalis acetosella* - *Pleurozium schreberi*).

Смежными в экологических рядах типов леса для ельника-пихтарника крупнопоротникового являются ельник шитовниково-зелено-мошный, е. кислочно-дубравнотравный и редко е. хвощовый. Кроме того, пространство, занимаемое фитоценозами ельника-пихтарника крупнопоротникового, как, впрочем, и всех других типов леса в средних и нижних частях склонов и на равнинах, может пересекаться догами с ельником разнотравным логовым. Естественно, что названные выше пять типов леса могут сочетаться фрагментарно и иметь плавные переходы - пограничные полосы.

Тип леса - е л и н и к - п и х т а р н и к д у б р а в н о т р а в н ы й (*Piceeto-Abietetum nemoriherbosum*) дренированных среднемошных элювиально-делювиальных щебнистых суглинков слабоскатых (5-7°) теплых южных склонов (N). Основная ассоциация: *Picea obovata* (+ *Abies sibirica*) - *Aegopodium podagraria* - *Oxalis acetosella*.

В районе исследований этот тип леса приурочен только к склонам южной экспозиции на различных высотных уровнях, но не выше 450–500 м над ур. м., представленность его по площади невелика. Основные условия формирования этого типа леса на южных склонах: 1) среднемощный (до 1 м) покров элювиально-делювиальных каменистых пылеватых суглинков и 2) значительный уклон поверхности (5–10°). Элювиально-делювиальный суглинок представляет собой пылеватую породу, образованную при выветривании сланцев и кварцитов. В профиле почвы встречается большое количество обломков породы с различной степенью выветренности. На глубине более 1 м обычен сплошной грубоскелетный материал с незначительным количеством мелкозема.

Почвы данного типа леса характеризуются высокой биологической активностью (табл. 37). Опад и подстилка разлагаются быстро с образованием гумусового горизонта муллевого типа.

Свойства типа местообитания определяются положением на хорошо прогреваемых и проветриваемых склонах. Весной здесь наиболее рано и дружно сходит снег. Обильные потоки талой воды способствуют развитию делювиально-денудационных процессов, чем часто объясняется в среднем (при прочих равных условиях) большая крутизна южных склонов по сравнению со склонами других экспозиций. Происходит постоянное обновление верхних горизонтов почвы: несмотря на то, что в месте заложения разреза коренной породой окажется сланец, сравнительно легко подвергающийся физическому и химическому выветриванию, мощность почвенного слоя достигала всего 70–100 см. Положение на покатом склоне определяет боковой промывной водный режим с активным поверхностным стоком при интенсивных осадках и снеготаянии. По данным Б.А. Миронова (1961) и А.П. Клишова (1968), поверхностный сток начинает значительно превосходить внутрипочвенный при угле наклона местности более 15°. Понятно, что при определении этого критического значения угла наклона большую роль играют свойства почвогрунта, интенсивность осадков и снеготаяния, характер растительности и т.д. Поскольку в нашем случае крутизна склона значительно меньше, следует считать преобладающим внутрипочвенный сток, совершающийся на глубине 20–60 см над уплотненным иллювиальным горизонтом.

Для почв, развивающихся в ельниках-пихтарниках с господством неморального разнотравья в нижних ярусах фитоценозов, характерны муллевый или модермуллевый горизонт  $A_0$  (гумус фульватный), глубокая (до 40–60 см) оподзоленность, сильная отмытость от оснований, особенно резко проявляющаяся в горизонтах  $A_1A_2$  и  $B_1$  (0.3±0.2 мг-экв./100 г почвы) и глубокая гумусированность (1.7% гумуса на глубине до 45 см) (табл. 37).

Буроземовидный облик профиля связан, по-видимому, с общей суровостью климата, приводящей, по мнению Н.А. Ногинной с сотр. (1968), к необратимой коагуляции полуторных окислов на частичках и агрегатах, а также со своеобразным водным режимом. Почвы промываются водами, в какой-то мере уже насыщенными соеди-

ем, таким образом, гетерономность происхождения и транзитно-аккумулятивный (Соколов, 1967) характер обмена веществ.

Наиболее оглиненными горизонтами являются иллювиальный и почвообразующая порода ( $20 \pm 25\%$  ила против  $17-20\%$  в верхних горизонтах; табл. 37, разрез 57). Пополнение верхних горизонтов глинистыми частицами за счет физического и биохимического выветривания, которое в них как будто должно происходить быстрее, чем в нижних, явно отстает от разрушения глины в результате подзолообразования.

Все горизонты сильноокислые ( $\text{pH}_{\text{КСЛ}} 3.9-4.4$ ), причем выражена и обменная, и гидролитическая кислотность. Почва очень слабо насыщена основаниями, особенно горизонты  $A_1A_2$ ,  $A_2B$  и  $B_2$  (всего  $2 \pm 11\%$ ). Необычайно мало по всему профилю подвижного фосфора, запасы подвижного калия находятся в средних пределах. И все же эти почвы благоприятны для произрастания растений благодаря заметному количеству первичных минералов, благоприятному механическому составу и неплохой оструктуренности и, главное, отличному гидротермическому и аэрационному режиму, компенсирующему „узкие места“ химизма почв. Положительный лесорастительный эффект в данном местообитании создается не столько количеством необходимых веществ, вовлеченных в малый биологический круговорот, сколько высокой скоростью их обращения.

Будучи соседом ельника-пихтарника крупнопалоротничкового в экологическом ряду, ельник кислочно-дубравный имеет с ним общие черты и в строении, и в динамике древостоев. По занимаемой площади преобладают также относительно разновозрастные древостои, причем примерно в равной доле имеются древостои, принадлежащие дигрессивной и демутационной фазам.

При дигрессивной фазе господствует по запасу древостой элемента леса  $E_{220}(240)$  и формула состава в таксационном описании может выглядеть следующим образом:  $5E_{220}3E_{150}2П_{130}$  или  $4E_{240}2E_{160}3П_{130}+80^1B_{120}$ . Для древостоев демутационной фазы характерно господство  $130-150$ -летней ели:  $4E_{150}^1E_{240}5П_{130}$ .

Гораздо реже, чем в ельнике-пихтарнике крупнопалоротничковом, встречаются древостои с господством пихты. Разрыв по возрасту и по величине запаса основных таксационных поколений в модальных древостоях выражен резко. Обычно разница в среднем таксационном возрасте таких поколений составляет  $70-120$  лет. Все это позволяет считать, что неравномерность возобновительного процесса в ельнике кислочно-дубравном проявляется значительно сильнее, чем в ельнике-пихтарнике крупнопалоротничковом.

По всей вероятности, описанные лесоустroителями „ельники кислочки“ часто являются определенной фазой возобновительной динамики ельника кислочно-дубравного после катастрофического распада коренных древостоев, когда формируется сомкнутый полог условно разновозрастных древостоев.



Для ельника кислично-дубравнотравного довольно обычна естественная возобновительная динамика с полным или почти полным рядом возрастных смен. По средней высоте древостоев основных элементов леса — ели 220–240-летнего возраста, равной 24 м (максимальная высота 29 м, в отдельных случаях 31 м), для ельника кислично-дубравнотравного в районе исследований нужно считать обычным III класс бонитета, по верхней высоте — II класс.

Ярус подлеска развит слабо, сомкнутость до 10–15%. В составе преобладает *Sorbus aucuparia*, изредка встречаются *Salix caprea*, *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii*, редко *Ribes spicatum*. Только в этом типе леса в районе исследований изредка встречается единственный представитель широколиственных пород — *Ulmus glabra*.<sup>1</sup>

Травяно-кустарничковый ярус имеет степень проективного покрытия от 90 до 100%. Преобладают высоко- и среднерослые травы (60–90 см): 1-й подъярус — крупнотравье с примесью высоких вапоротников, 2-й — неморальное разнотравье, 3-й — неморальное и таежное мелкотравье. Всего в составе яруса описано 50 видов, в среднем на пробной площади их 35. Высококонстантных видов — доминантов и субдоминантов — 19, большая часть из них — общие с ельником-пихтарником крупновалоротниковым.

Моховой ярус развит слабо (проективное покрытие 2–5%) и состоит из небольшого числа видов: всего 15, в среднем в фитоценозе 9. Из фоновых видов можно назвать лишь *Brachythecium populeum*, а из высококонстантных в хорошо обособленных синузнях *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylacomium splendens*. Несмотря на низкое среднее проективное покрытие, фитоценотическая роль мохового яруса значительна, так как для возобновления ели и пихты в данном типе леса наиболее благоприятны именно условия мелкотравно-зеленомошных синузней, в которых покрытие мхов достигает 80–100%.

Парцеллярное сложение, отражаемое горизонтальной расчлененностью нижних ярусов растительности, имеет место, но выражено слабее, чем в ельнике-пихтарнике крупновалоротниковом. Фон (60–75% площади) занят дубравными видами с примесью крупнотравья (*Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum*, изредка *Paeonia anomala*). Состав по подъярусам: *Aegopodium podagraria* + *Dryopteris carthusiana* — *Asarum europaeum* + *Viola biflora* + *Oxalis acetosella* — *Brachythecium populeum*.

20–30% площади занимают синузны микроповышенный со слабо-разложившимся органическим субстратом или плотно сомкнутых групп елей. В обоих случаях синузны имеют бореальный облик: либо по зеленомошному ковру, либо по мертвому покрову рассеяно

<sup>1</sup> Десятью-пятнадцатью километрами южнее и юго-западнее в подгах ставятся обычной липа мелколистная (*Tilia cordata*).

таежное мелкотравье: *Oxalis acetosella* - *Hylocomium splendens* + *Pleurozium schreberi*.

Тип леса - ельник хвощовый (*Piceetum equisetosum*) на недостаточно дренированных каменно-щебнистых делювиальных суглинках и глинах в зоне выхода почвенно-грунтовых вод на склонах (E). Основная ассоциация: *Picea obovata* - *Equisetum sylvaticum* (+ *Vaccinium myrtillus*) - *Sphagnum girgensohnii*.

Соответствующие местообитания в районе исследований имеют очень ограниченное распространение. Они более отвечают равнинным условиям. На сильно пересеченной местности - это отдельные выровненные террасовидные площадки, примыкающие к пологим склонам, сложенным мощными отложениями элювиально-делювиального суглинка. Тяжелый механический состав почв при небольших уклонах препятствует быстрому удалению влаги, способствует аккумуляции влаги, поступающей с атмосферными осадками, создавая устойчивое переувлажнение местообитания.

По литологическому составу почвообразующие породы здесь аналогичны таковым ельника-пихтарника крупнопалотничьего. Определяющим данный тип местообитания является наличие повышенно оглиненных уплотненных слабо каменно-щебнистых делювиальных отложений, в сильной степени переувлажненных слабопроточными, слегка минерализованными водами. Неожиданной в этой связи может показаться приуроченность его к склонам с крутизной до 4°. Но следует заметить, что выделенные участки внутри себя неоднородны по почвенному и растительному покрову.

Преобладают (фон) сыроватые и сырые грубогумусные и торфянисто-грубогумусные почвы, пятнами встречаются и торфяно-глеевые - все сопряжено с микрорельефом. Все почвы в той или иной мере (чаще сильно) оподзолены, каменисты. Грунтовые воды кое-где выходят на поверхность, и здесь рождается ручей.

По механическому составу почвы малощебнистые, в верхних горизонтах суглинистые, в нижних - глинистые (табл. 37). Содержание песка, щебня и камня говорит о том, что связь с коренной породой не утрачена. Интересная закономерность обнаруживается в распределении по профилю частиц пыли и ила. Максимум содержания пыли (53,6%) и минимум ила (13,1%) приурочены, как и во всех подзолистых почвах, к горизонту A<sub>2</sub>. Специфичность же данной почвы - в ярко выраженном выносе ила током вод (накопление пыли при этом относительное). Нижние горизонты увлажнены также довольно сильно, но ток вод в них замедлен и они не оподзоливаются. Повышенное увлажнение способствует их оглинению. Со временем они становятся более плотными, и так развивается экран для почвенных вод, которые во все большем количестве скатываются по элювиальному горизонту в сторону уклона местности. Этому процессу, видимо, важно лишь начаться - далее он до какой-то определенной стадии развивается прогрессивно.

По ряду агрохимических свойств почвы обычны для района исследований: среднегумусные, очень кислые, слабо насыщенные ос-

нованиями, бедные фосфором. Несколько выше обычного в них содержание калия, кривая распределения его по профилю подобна кривой содержания ила. Генезис, связанный с повышенным увлажнением и развитыми восстановительными процессами, отражается рекордным для рассматриваемого ряда местообитаний содержанием в почве подвижного железа.

Все древостой естественного происхождения в ельнике хвощовом в районе исследований принадлежат к категории абсолютно разновозрастных. Формула состава по породам (без разделения на элементы леса) 6Е2П2Б. Максимальный возраст отдельных деревьев ели - 320 лет, пихты - 200, березы - 150 лет. Древостой имеют вертикально-горизонтальную сомкнутость, значительную густоту (800-1100 стволов пересчетного размера на 1 га с максимумом распределения в низких ступенях толщины), обилие размещенного группами по микроповышениям подроста ели и пихты различного возраста и высоты (состав 7Е3П+Б, около 2.5 тыс. экз./га).

Отпад происходит подеревню и небольшими группами, равномерно по площади. Крупные деревья на корню усыхают редко, чаще вываливаются ветром.

По средней таксационной высоте ели древостой следовало бы отнести к V классу бонитета, по верхней высоте - к IV,5-IV классам (19,5 м в возрасте 220 лет).

Ярус подлеска развит слабо, сомкнутость его менее 10%. В составе только *Sorbus aucuparia*, очень редко *Rosa acicularis* и *Salix cinerea*.

Травяно-кустарничковый ярус со средним покрытием 50% (40-60%) и средней высотой 40 см состоит из двух подъярусов: 1-й - *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris carthusiana*; 2-й - бореальное мелкотравье с преобладанием *Oxalis acetosella*. Всего в состав яруса входит 25 видов, в том числе высококонстантные: *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Phegopteris connectilis*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*.

Моховой ярус хорошо выражен: среднее проективное покрытие 40% (20-100%). В его составе 10 видов, из которых высококонстанты *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*.

Сборный тип леса - ельник разнотравный игольчатый (*Piceetum mixtoherbosum fontinale*) слабодренированных делювиально-пролювиальных суглинков и глин днащитов, периодически переувлажняемых поверхностными дождевыми и грунтовыми водами (F). Основная ассоциация: *Picea obovata* - *Filipendula ulmaria* (+ *Geum rivale*) - *Mnium circidoides* (+ *Sphagnum nemoreum*).

Важнейшие особенности отдельных биогеоценозов зависят от двух обстоятельств: степени выработанности долины лога и разви-

тия аллювиальных процессов и соседства других биогеоценозов. Все древостой естественного происхождения в ельнике разнотравном логовом относятся к категории абсолютно разновозрастных. У входящих в их состав древесных пород (ели, пихты, березы) формируются популяции, характеризующиеся плавным уменьшением численности экземпляров с увеличением возраста поколений.

В хорошо выработавшихся (старых) логах максимальный возраст ели - 260 лет, пихты - 160, березы - 150 лет. Господствует по запасу таксационное поколение ели со средним возрастом 160 лет. В молодых логах предельный возраст всех пород ниже.

Полог древостоев характеризуется невысокой и крайне неравномерной сомкнутостью (максимально до 70%, в среднем 40%).

В связи с горизонтальной расчлененностью полога примесь в составе березы может быть значительной, но обычно около двух единиц. Пример формулы состава:  $3E_{160}2E_{240}2П_{130}2B_{130}1B_{60}$ .

Таксационные показатели древостоев очень сильно варьируют. По средней высоте древостоев класс бонитета может быть определен от V до III,5, а по верхней - от IV до III. Нами были описаны два варианта местообитаний, различающиеся по почвенным условиям: 1) молодой лог с мелкими (20-30 см) дерновыми аллювиальными суглинистыми почвами, подстилаемыми грубообломочным материалом; 2) старый лог с хорошо выраженной пойменной луговой террасой, заболоченный. Здесь формируются торфянистые пылевато-суглинистые глеевые почвы. В связи с большим разнообразием форм и размеров логов, связанных со временем их образования, положением на склонах разных экспозиций, пересечением ими участков практически всех прочих типов местообитаний, данный тип наиболее неоднороден. Характерными являются плохо проветриваемые колодные почвы днищ логов, развивающиеся на весьма разнообразных по свойствам делювиально-пролювиальных отложениях. Преобладает, однако, субстрат глинистый, кое-где с прослойками торфа или галечника.

В комплексный почвенный покров входят и влажномулловые суглинистые, и глинистые, и торфянисто-перегонные глеевые, и дерновые намытые, и другие разновидности почв с аккумулятивным почвообразовательным процессом. Почв нормального увлажнения, типичных в этом смысле для зонального почвообразовательного процесса, мало. Их формирование начинается лишь в выработавшихся, старых логах, с днищами, по которым струятся постоянные водотоки. Причем и в этом случае они несут на себе признаки аккумулятивности: имеется паводковый период. Охарактеризовать по одному-двум примерам механический состав и химические свойства почв данного типа местообитаний невозможно. Для него необходимы специальные исследования по методике, полнее учитывающей комплексность почвенного и растительного покрова.

Из всех типов еловых лесов ельник разнотравный логовый имеет наиболее разнообразный по видовому составу подлесок: *Sorbus aucuparia*, *S. sibirica*, *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii*, *Ribes spicatum*, *R. nigrum*, *Rosa acicularis*, *R. ma-*

jalis, *Padus avium*, *Salix caprea*, *S. cinerea*, *Fragula alnus*. Сомкнутость подлеска колеблется от 10% в молодых лесах до 80% в старых, выработавшихся.

Очень хорошо развит и травяно-кустарничковый ярус. Степень проективного покрытия 60–100%, средняя высота в зависимости от состава доминантов – 40–120 см. Всего ассоциации этого сборного типа леса включают в травяной ярус до 75 видов, в отдельных фитоценозах описано от 33 до 48 видов. Отчетливо различаются три подяруса: 1-й – крупнотравье: *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Veratrum lobelianum* с незначительной примесью крупных папоротников; 2-й – гидрофильные среднерослые травы, такие как *Trollius europaea*, *Caltha palustris*, *Geum rivale* и *Equisetum sylvaticum*; 3-й – низкорослые гидрофилы, большей частью мезотрофы: *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus cassubicus*, *Viola palustris* и др. Высококонстантных видов насчитывается 16, в их числе наиболее типичны *Filipendula ulmaria*, *Equisetum sylvaticum*, *Trollius europaea*, *Caltha palustris*, *Cortusa matthioli*.

Моховой ярус при среднем покрытии 20% крайне пестр: покрытие на отдельных площадках (2x2 м) колеблется от 5 до 100%. В его составе 26 видов, в среднем в фитоценозе 14, но высококонстантных всего 2: в синузнях микроповышений *Pleurozium schreberi*, а в фоновой синузле – *Mnium pseudopunctatum*. Имеется целый ряд видов с невысокой встречаемостью, но характерных именно для логов: *Brachythecium rivulare*, *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Mnium rugicum*, *M. seligeri*, *Sphagnum angstroemii*.

На фоне (50–60% площади) основной ассоциации (*Picea obovata* – *Filipendula ulmaria* + *Geum rivale* – *Oxalis acetosella* + *Cortusa matthioli*) имеются парцеллы с микроценозами всех ассоциаций, которые пересекают лог.

### Пояс парковых редколесий

Тип леса – ельнично-лиственнично-разнотравный на горных (Piceeto-Abietetum mixtoherbosum montanum) дренированных маломощных сильнокаменистых (щебнистых) элювиально-делювиальных суглинков покатых (7–15°) склонов (M). Основная ассоциация: *Picea obovata* (+ *Abies sibirica*) – *Sorbus sibirica* – *Polygonum bistorta* (+ *Polygonum riparium*) – *Maianthemum bifolium*.

Этот тип леса является распространенным на высоте 400–500 м над ур. м. Общая мощность элювиально-делювиального пылеватого легкого суглинка не превышает 40 см, причем он, как правило, уже с поверхности сильнокаменистый. На изученной территории каменистый материал представлен крупными обломками и глыбами песчаников и конгломератов. Почва по своему генезису является переходной между дерновой горно-луговой и буроподзолистой (кислой нео-

Таблица 38

Результаты анализа механического состава и некоторых химических

Горизонт	Глубина взятия образца (см)	Содержание частиц диаметром, мм (%)				Вынос ила (%)	Гумус (%)	рН солевой
		1.0-0.05	0.05-0.01	<0.001	<0.01			

Тип леса *M*. Муллевая бурая тяжелосуглинистая почва на альных суглинках покатых склонов (разрез 72)

A <sub>0</sub>	0-5	-	-	-	-	-	-	3.70
A <sub>1</sub>	5-15	30.8	29.1	18.0	40.1	+35	4.3	3.57
AB	25-35	32.7	28.3	17.9	39.0	+34	1.8	3.68
BC	50-60	39.8	29.3	13.3	30.9	0	1.0	3.81

Тип леса *P*. Грубогумусная сильноподзолистая песчаная почва как покатых склонов и небольших террас (разрез 51)

A <sub>0</sub>	0-7	-	-	-	-	-	-	3.17
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	9-16	87.0	8.9	2.0	4.1	-26	0.7	3.94
A <sub>2</sub>	25-35	79.6	11.8	1.9	8.6	-29	0.2	5.00
A <sub>2</sub>	50-60	82.2	9.0	0.9	7.8	-61	0.3	4.12
B <sub>2f</sub>	70-80	81.6	9.9	3.5	8.5	+23	0.3	3.65
BC	82-99	78.1	13.2	2.8	8.7	0	0.3	3.90

подзоленной), типа той, что характерна для ельника-пихтарника крупнопоротникового. Подстилка маломощная, травяная, задернованный гумусовый горизонт очень мелкий и определенно оподзоленный. Ниже него - небольшой горизонт вымывания AB (табл. 38).

Суровость климатических условий влечет за собой замедление процессов химического и биологического выветривания и нарастание доли физического, главным образом морозного. Грубый характер последнего создает предпосылки для формирования крутых (до 30°) склонов, что в свою очередь определяет интенсивность эрозионно-делювиальных процессов, приводящих к срезанию мелкоземистого плаща.

Водный режим здесь можно определить как двусторонне промывной - вертикальным и боковым интенсивными токами вод. Значительная часть воды стекает по поверхности, так как средние уклоны достигают 10-15°. В соответствии с названными особенностями местообитаний находятся и почвы. Они маломощны, сильно каменисты, содержат много щебня и близки еще по многим свойствам к почвозловью. Морфологически они напоминают бурые горно-

свойств почв местообитаний пояса паркового редколесья

В мг·экв./100 г почвы				Степень насы-щенности осно-ваниями (%)	В мг·экв./100 г почвы		
Сумма обменных оснований	H <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	Гидролитическая кислотность		Fe <sup>3+</sup>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O

дренированных сильнокаменистых и щебнистых аллювиально-делюви-

21.0	2.00	8.6	50.5	29	-	-	-
0.9	0.12	9.0	18.2	5	6.0	<1.2	17.8
0.4	0.06	10.2	14.6	3	10.0	<1.2	12.8
0.2	0.10	5.8	11.0	2	10.0	<1.2	9.8

на сильнодренированных щебнистых и каменистых аллювиальных пес-

12.5	6.01	0.40	43.2	22	-	-	-
<0	0.04	0.05	1.1	<0	Нет	1.2	0.2
<0	0.12	0.06	0.7	<0	"	1.2	0.2
<0	0.06	0.02	0.6	<0	"	1.2	0.1
<0	0.10	1.26	4.9	<0	40	5.0	0.1
<0	0.08	0.80	3.8	<0	30	7.0	0.2

лесные почвы зоны хвойно-широколиственных лесов и потому определены нами как муллевые бурые тяжелосуглинистые (табл. 38, разрез 72).

Результаты механического анализа показывают молодость почвенной толщи. Наиболее оглиненными горизонтами являются A<sub>1</sub> и AB, содержащие по 18% ила; песчаных частиц по всему профилю больше, чем крупнопылеватых.

Очень ярко выражена подвижность гумуса: даже на глубине 50-60 см содержится около 1% гумуса. Подвижность гумуса, имеющего фульватный состав, характерна для горных почв Урала. В.П. Фирсова (1969) полагает возможным считать этот признак почв диагностическим и использовать его для отнесения той или иной почвенной разновидности к категории горных почв.

Еще одна особенность - это необычайно низкие величины суммы обменных оснований, совершенно не увязывающиеся ни с содержанием ила, ни с тем обстоятельством, что морфологически почвы лишены признаков подзолообразования. Наиболее насыщен основаниями гумусовый горизонт (5%), а не нижние горизонты, куда они

должны, казалось бы, вымываться. Это явное следствие аккумулятивности почв, их родства с примитивно-аккумулятивными почвообразованиями.

Обменная кислотность представлена в основном алюминием, и это также характерно для всех североуральских горных почв, развивающихся на бескарбонатных породах. Любопытно, что даже в подстилке доля алюминия в составе обменной кислотности превышает содержание водорода. Можно полагать, что воды, циркулирующие в почве и подстилке, содержат в себе относительно большее количество полуторных окислов и меньшее — щелочных и щелочноземельных катионов. Растительность, казалось бы, должна нивелировать содержание поглощенного алюминия, с одной стороны, и поглощенного кальция, магния, калия — с другой. Но этого не происходит. Во-первых, потому, что коренная порода (конгломерат, содержащий много кварцитовых отдельностей) бедна этими элементами; во-вторых, вследствие особенностей теплового и водного режима, приводящих к выпадению в осадок полуторных окислов, но вымыванию оснований. Полуторные окислы, осаждаясь на агрегатах почвенных частиц или на отдельных частицах в виде тончайшей пленки, в свою очередь уменьшают емкость обмена, способность поглощающего комплекса удерживать одно- и двухвалентные катионы.

Хотя почва и названа нами бурой, но, как следует из аналитических данных, по целому ряду свойств она все же не типична для бурых почв в обычном понимании. Может быть, вернее подобные почвы отнести к типу северных буроземов, как предлагает И.П. Герасимов (1960). В последнее время этой точки зрения придерживается и В.П. Фирсова (1969). По более старым канонам (Иванова, 1949; Богатырев, Ногина, 1963, и др.), подобные почвы относились к переходным от дерновых горно-лесных к кислым неоподзоленным. Остается некоторое сомнение и в отношении выделенного нами в этом случае горного варианта мушля, который является здесь продуктом жизнедеятельности очень оригинальной растительной ассоциации.

Редкостойные (сомкнутость максимально 50–60%), абсолютно разновозрастные древостой отличаются довольно лавным падением численности деревьев с возрастом и максимумом древесного запаса, приходящимся у ели на возраст 160–200 лет, у пихты — на 150–160 лет, у березы (*Betula tortuosa*) — на 120 лет. Максимальный возраст отдельных деревьев ели достигает 320 лет, пихты — 200–240 лет, березы — до 120–200 лет.

Состав древесного яруса по породам ЗЕ2П5Б; средняя высота по мере подъема над уровнем моря изменяется от 16 до 11 м.

Очень характерен для типа леса довольно сомкнутый (40%) и таксационный ярус из кривостольной рябины сибирской (*Sorbus sibirica*) со средней высотой до 8 м. Стволы деревьев здесь очень сбежистые: ель при высоте 13 м имеет диаметр на высоте груди 32–36 см, кроны низкоопушенные. Хвоя у ели живет на побегах до 11–12 лет, дольше, чем в каком-либо другом типе леса. Интересно также, что шишки у ели располагаются не как обычно в верх-



ней части кроны, а более или менее равномерно по всей поверхности. Большинство елей и пихт с высотой больше средней суховершинны. Следует отметить, что, несмотря на мелкие почвы, ель и пихта имеют очень развитые корневые системы и практически не подвергаются ветровалу. Отпад происходит почти полностью в виде усыхания на корню или при снеголоме (лавинами).

Богатый травяно-кустарничковый ярус придает фитоценозам субальпийский облик. Средняя проективная сомкнутость яруса 70%, высота 60 см. Он пестр по видовому составу, но господство явно принадлежит сочному мезо- и мегатрофному крупнотравью со значительной примесью папоротников. Ярко выраженный весенний и раннелетний аспект дают при цветении *Polygonum bistorta* и *Polygonum riparium*. Всего в составе яруса 25 видов, в среднем в фитоценозе 18, в том числе высококонстантные: *Polygonum bistorta*, *Polygonum riparium*, *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium distentifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Solidago virgaurea*, *Maianthemum bifolium*. В пересекающих территорию логох и руслах весенних водотоков количество видов достигает 35.

Моховой ярус не сомкнут, его среднее покрытие 15-20% (пятнами). В составе яруса 7 видов (в логох и водотоках - 15), константы *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Plagiochilla asplenioides*, *Barbilophozia lycopodioides*.

Горизонтальное сложение фитоценоза довольно пестрое, расчленение зависит от глубины почвы, снегоотложения и весенне-осенних водотоков. Фон (до 70% площади) образует сингузия *Polygonum bistorta* (+ *Polygonum riparium*) - *Maianthemum bifolium*. До 20% площади занимает елово (пихтово)-чернично-зеленомошная парцелла и около 10% - скалы, покрытые мхами и лишайниками.

Тип леса - ельнично-пихтарнично-зеленомошный нагорный (*Piceeto-Abietetum hylocomiosum montanum*) сильнодренированных маломощных грубых щебнисто-каменистых элювиев и элюво-делювиев слабопкатых склонов и террас (Р).

Основная ассоциация: *Picea obovata* (+ *Abies sibirica*) - *Betula tortuosa* - *Lerchenfeldia flexuosa* (+ *Vaccinium myrtillus*) - *Dicranum scoparium* (+ *Pleurozium schreberi*). Занимает значительную площадь в среднем поясе (выше 500 м над ур. м.) как на крутых склонах, так и на пологопокатой поверхности выровненного плато у вершины Колчымского Камня.

Почвообразующими породами здесь являются супесчаный и песчаный сильнокаменистый и щебнистый среднемощный элюво-делювий песчаников, конгломератов и кварцитов.

Легкий механический состав пород является основной причиной хорошего дренажа местообитания, а также способствует созданию интенсивного промывного режима почв. Последнее отличает этот

тип леса от ельника-пихтарника разнотравного нагорного, к которому имеются, однако, очень плавные переходы.

Промывной режим в сочетании с исключительно агрессивными продуктами распада органических остатков подстилки, сложенной из зеленых мхов, луговика и хвои ели и пихты, приводит к образованию профиля железо-иллювиальных подзолов и подзолистых почв (табл. 38, разрез 51).

Участки, отнесенные к данному типу местообитания, располагаются на высоте от 650 до 760 м над ур. м. По климатическим условиям они наиболее резко отличаются от участков, расположенных у подножия Колчимского Камня: среднегодовая температура здесь ниже примерно на 3 °С, годовое количество осадков приближается к 1000 мм. Преобладает физический (морозный) тип выветривания. Поскольку почвогрунт состоит из очень грубых крупных механических элементов, обладающих совершенно ничтожной влагоемкостью и водоудерживающей способностью, то при обилии осадков создаются условия для „провального“ вертикально-промывного режима, наиболее полно реализуемого на террасовидных уступах склона. Быстрое просачивание воды, как и пониженная температура, не способствуют глинообразованию, т.е. приобретению почвой свойств влагоемкости и водоудерживающей способности (Barshad, 1959, цит. по: Горбунов, 1963). Поэтому почвы здесь не только сильнокаменисты, щебнисты с частым выходом скал, но и очень слабо оглинены. Мелкозем на 80-90% состоит из песка, в почве мало пылеватых частиц и особенно ила, который, судя по данным емкости поглощения, представлен к тому же предколлоидной фракцией. Немного сильнее оглинены нижние горизонты, не затронутые подзолообразованием и являющиеся местом скопления продуктов его проявления. Здесь, возможно, задерживается и часть веществ разлагающейся органики.

Надо отметить, что разрез 51, представляющий почвы данного типа местообитания, заложен на уступе склона с крутизной всего 2-3°, т.е. в условиях, совершенно недостаточных для развития внутрипочвенного стока вод в столь рыхлой породе. Вертикально-промывной режим действует здесь во всю силу, вызывая развитие мощного (до 65 см!) подзолистого горизонта.

В этом типе местообитания, но на участках с большим уклоном подзолистый горизонт простирается до глубины 20-30 см, а ниже по склонам почвы переходят из грубогумусных подзолов в умергумусные средней степени оподзоленности, далее к почвам описанного предыдущим типом местообитания. Почва разреза 51 обладает кислой реакцией среды по всему профилю. Некоторое повышение pH хлорно-кальевой вытяжки в образце, взятом с глубины 25-35 см, следует считать эффектом: вследствие ничтожной буферной способности эта почва просто не сдвигает достаточно величину pH<sub>KCl</sub>. Сильно выраженные кислотные свойства и низкая величина суммы обменных оснований служат причиной того, что методом Каппена обменные основания в почве вообще не обнаруживаются. Более того, получаются отрицательные величины этого показателя.

Бедность породы основаниями и слишком выраженные элювиальные условия приводят к тому, что даже лесная подстилка имеет очень незначительную величину суммы обменных оснований (всего 12 мг·экв., тогда как обычно эта величина составляет 20±50 мг·экв./100 г грубогумусной подстилки). Образование мощной, хотя и грубогумусной, подстилки следует рассматривать как фактор повышения плодородия почв данного местообитания, который позволяет удерживать от выноса органическое вещество и элементы-органогены.

Почва разреза 51 – единственная в ряду местообитаний нашего трансекта, в верхних горизонтах которой не обнаружено железа (по Кирсанову). Это следствие ее необычайной выщелоченности. Эта почва отличается также ничтожным содержанием форм фосфора и калия, а судя по запасам гумуса, и незначительным содержанием азота.

По строению древостоя ельник-пихтарник зеленомошный нагорный почти не отличается от е.-п. разнотравного нагорного – тип возобновительной динамики тот же самый. Физиономически древесный ярус отличается более низкой высотой (15–11 м), сомкнутостью (до 40–50%) и, следовательно, продуктивностью, которая и по средней, и по верхней высоте характеризуется Уа классом бонитета.

Корявые заросли рябины сибирской имеют здесь среднюю высоту около 2 м и являются скорее подлеском, чем II древесным ярусом (сомкнутость крон 30%).

Выше 600 м над ур. м. елово-пихтовый ярус становится совсем редким (меньше 20%), местами между скал растут только рябина и береза (*Betula tortuosa*).

Нижние ярусы фитоценозов ельника-пихтарника зеленомошного нагорного физиономически сходны с таковыми ельника зеленомошного равнинного северной тайги.

Травяно-кустарничковый ярус со средним проективным покрытием 60% и высотой 20 см состоит всего из 12 видов. Шесть из них константны: *Vaccinium myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Lerchenfeldia flexuosa* (без генеративных побегов), *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum sylvaticum*.

Моховой ярус хорошо развит: проективное покрытие от 40 до 100% (в среднем 60%); состоит из 12 видов. Наиболее обилён *Dicranum scoparium*, кроме которого константны четыре вида: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum commune*.

Горизонтальное расчленение нижних ярусов растительного покрова в этом случае тесно связано с размещением деревьев. В пределах проекций крон основными являются синузны черники с майником и плауном годичным (*Lycopodium annotinum*) по фону зеленых мхов, между кронами – почти чистые заросли стерильного луговика извилистого (*Lerchenfeldia flexuosa*) с примесью майника и пятнами (латками) зеленых мхов или *Polytrichum commune*.

Вершина Колчимского Камня скалиста и безлесна. Отдельные экземпляры ели, пихты встречаются в виде деревьев высотой до

5 м, но очень толстых (до 24 см), или на наветренных склонах в виде больших подушек стланица. На примитивных аккумулятивно-торфянистых почвах скальных уступов кроме мхов и лишайников встречаются заросли кустарничков, в том числе и таких, которых совершенно нет в лесном поясе: *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*. На ровных платформах и в корытообразных понижениях встречаются сфагновые болотца с редкими группами берез и рябин.

Совокупность описанных выше, закономерно сочетающихся типов леса в урочищах Колчимского Камня можно рассматривать как мезоэкосистему, отвечающую понятию „тип лесного массива“.

Древним прародителем-аналогом этой экосистемы следует считать третичный (плиоценовый) таежный ландшафтный комплекс в тех же границах.

По П.Л. Горчаковскому (1969), постепенное поднятие в плиоцене древних палеозойских массивов, сопровождавшееся усилением эрозии и расчленением рельефа, создало на Вишерском Предуралье этот комплекс к периоду, когда растительность также была во многом сходной с современной. Плиоценовая лесная (таежная) флора была представлена здесь *Pinus*, *Picea*, *Tsuga*, *Larix*, *Salix*, *Betula*, *Morus*, *Cornus* cf. *alba*, *Vaccinium pliocenicum*, *Weigelia*, *Sambucus*. „Плиоценовая тайга по сравнению с современной евросибирской была намного богаче видами. По составу компонентов она несколько напоминала современную тайгу Дальнего Востока и юга Канады“ (Горчаковский, 1969 : 17).

Можно представить себе, что в смысле филоценогенезиса именно тогда уже сложилось ядро растительных сообществ, приспособленных к аналогам ныне существующих типов местообитаний. В плейстоцене (четвертичный период), когда на Урале полярная, приполярная и северная части 2-3 раза подвергались покровному оледенению, это ядро то изгонялось, то в новом качестве (значительно обедненное) возвращалось на территорию района исследований.

В эпоху последнего (валдайского) оледенения оно сохранилось на территории Башкирского Предуралья, и уже в древнем голоцене лесной ландшафт с господством лиственных и еловых лесов окончательно закрепился на территории Вишерского Предуралья. В дальнейшей послеледниковой истории растительности „особенно характерны два события, наложившие наиболее яркий отпечаток на современный растительный покров Урала и Предуралья: значительное усиление роли широколиственных лесов в первой половине среднего голоцена и инвазия степных элементов в эпоху термического максимума второй половины среднего голоцена. Реликтами продвижения широколиственных лесов на север и в горы являются растения неморального флористического комплекса (*Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Stachys sylvatica*, *Sanicula europaea*), сохранившиеся местами в темнохвойной тайге, впоследствии пришедшей на смену этим лесам“ (Горчаковский, 1969 : 19). Именно со среднего голоцена (около 5000 лет до н.э.; Firbas, 1958) мы полагаем возможным рассматривать гологенетические смены рас-

тельности сопряженно с динамикой типов местообитаний, т.е. раз-  
бирать генетические связи биогеоценозов.

Геоморфологический облик территории был тогда близок к совре-  
менному. Интенсивные морозно-солифлюкционные процессы, мета-  
морфизировавшие местообитания в послеледниковое время и скрыва-  
вшие многие следы оледенения, ушли в прошлое. Наступило преобла-  
дание делювиальных и эрозионных процессов, происходивших под боль-  
шим влиянием лесной растительности, представленной в пригодных  
местообитаниях на всех высотах над уровнем моря хвойно-широколи-  
ственными лесами. Растительность активно регулировала ход де-  
лювиальных и элювиально-делювиальных напластований вплоть до  
ухудшения климата 800-500 лет до н.э. Тогда началось усиленное  
вытеснение елью и пихтой широколиственных пород и происшедшее  
несколько медленнее вытеснение неморальных элементов ниж-  
них ярусов сообществ бореальными.

Местообитания, расположенные относительно высоко над уров-  
нем моря, утратили сомкнутый лесной покров и стали более под-  
верженными денудации. У вершины Камня обнажился почвоэлювий,  
и вновь формирующиеся ниже него на очень старых горных породах  
почвы омолодились относительно почв местообитаний, расположен-  
ных ниже.

В ходе непрерывно идущей денудации типы местообитаний имеют  
тенденцию сменять друг друга в направлении  $P \rightarrow M \rightarrow S(N) \rightarrow D$   
(см. индексы типов местообитаний в тексте и на рис. 20), а с  
ухудшением макроклимата в направлении  $N(S) \rightarrow P$ . Наложение  
этих двух тенденций друг на друга в субатлантический период ве-  
сно, по-видимому, к сменам от середины профилей, т.е. от местооби-  
таний  $N(S)$ , занимавших оба нынешних высотных пояса, к  $P$  в верх-  
нем и к  $D$  в нижнем поясе. Тогда же произошло сопряженное перерас-  
пределение воды. Сейчас по мере подъема над уровнем моря осадков  
выпадает больше, но именно ближе к вершине почвы содержат мало воды  
вследствие их скелетности, а часто и вторичной крутосклонности  
местообитаний.

Почвы дренированных элювиально-делювиальных склонных место-  
обитаний сохранили остаточную буроземовидность и модермуллевый  
(а подчас даже муллевый) характер гумусовых горизонтов, обычный  
для настоящих бурых почв бывших хвойно-широколиственных лесов.

Почвы дренированных делювиальных местообитаний плакоров и  
шлейфов, наиболее эволюционно старые, в значительной мере конвер-  
гировали с почвами плакоров, развивающихся на покровных суглин-  
ках.

Смены лесных биогеоценозов, связанные с вековыми колебания-  
ми климата и перестройкой местообитаний, в масштабе лесного мас-  
сива изменяли соотношение площади, занятой древостоями, различ-  
ными по структуре. Однако с момента завоевания господства елью  
в целом для таких лесных массивов оставался характерным относи-  
тельно равномерно протекающий слабоволновой возобновительный  
процесс ельников, совершающийся, как и ныне, в основном в преде-  
лах климаксовых фитоценозов.

Подведем итог материалам, изложенным в настоящей главе.

Биогеоценоз как система, включающая косные элементы (климатол, эдафотоп), накладывает жесткие внешние ограничения на поведение даже самой независимой из входящих в состав его фитоценоза ценопопуляции вида доминанта-эдификатора. Условиями экотопа в широком смысле слова определяется тип восстановительной динамики, а следовательно, и основной тип структуры этой ценопопуляции.

В то же время тип восстановительной динамики и структура ценопопуляции доминанта-эдификатора мало зависят от видового состава и сложения фитоценоза, поскольку подчиняют своему развитию все прочие его компоненты. Особо четкое выражение это получает в моно- или бидоминантных сообществах еловых лесов.

Теоретически правильная постановка вопроса о структурной сложности биологических систем должна исходить из необходимости анализа 1) ограничивающих любое разнообразие в биоценозе экстремумов внешней среды (экотолов) и 2) структуры и динамики ценопопуляции видов доминантов-эдификаторов, трансформирующих внешнюю среду и диктующих регламент внутренней жизни биоценоза.

В практическом плане это заключение означает, что лесовод, стремясь к оптимизации условий продуктивности и устойчивости леса, должен в первую очередь определить лесотипологический адрес объекта и заняться формированием адекватной структуры древесного яруса. Пробразом таковой в большой мере является описанная выше структура древостоев коренных сообществ.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ценопопуляции ели, которые в общеэкологическом плане можно рассматривать как внутривидовые хронологические единицы (Корчагин, 1964; Шварц, 1972) двух интереснейших растительных видов, характеризуются (как системы) биологически „целесообразной“<sup>1</sup> разнородностью составляющих их структурных элементов. Несомненна как генетическая, так и экологическая природа этой разнородности, отвечающая прошлым и ныне существующим условиям внешней среды.

Целесообразная разнородность в статистическом смысле выражается широким варьированием признаков структурных элементов популяции, особыми пределами и мерами разнообразия особей по возрасту, размерам, характеру и темпам роста (в целом организма и его частей), физиологическому состоянию и т.д. Она содержит потенциал возможных ответов системы на изменения внешних условий функционирования, включается в стратегию вида. Стратегия вида, или „цель“ системы, состоит в обеспечении условий выживания и самовоспроизводства структуры (и функции) ценопопуляции как в целом, так и в ее отдельных частях.

Любая ценопопуляция может быть в этом смысле охарактеризована на основе специфики ее возрастной структуры, дифференцированности индивидуумов по размерам, темпам роста, отражающим в конечном счете генетически обусловленные физиологические особенности организмов именно данного вида.

Избрав за основу ценопопуляционный уровень исследований, мы понимали, что содержание понятия „структура“ нуждается в ограничении. Поэтому для рассмотрения были выбраны немногие, но наиболее важные, связывающие все остальные, признаки: возраст, размеры, величина текущего прироста. Структурные элементы системы, образованные по этим признакам, обеспечили возможность рассмотреть сложность системы с применением формальных критериев и исследовать поведение системы.

Спонтанное развитие ценопопуляций ели исследовалось на моделях, созданных с применением методов математической статистики в теории случайных процессов. Промоделями служили эмпирические данные о равномерном возобновительном процессе ельников.

---

<sup>1</sup> Телеологические понятия „целесообразность“, „цель системы“ употребляются нами для обозначения моментов спонтанного развития природных процессов, которые можно и удобно рассмотреть с позиции теории систем.

Разнообразие путей динамики и, соответственно, вариантов структуры ельников требовало ограничений рассматриваемой информации рамками каких-то классификационных подразделений. Такая рабочая классификация приведена в настоящей книге.

Стратегия видов ели, являющихся доминантами-эдификаторами растительных сообществ, наиболее свободна от приспособления к условиям межвидовой конкуренции в сообществах: об этом свидетельствует прежде всего сама возможность эндодинамического развития. Доминант-эдификатор в гораздо большей степени сам подавляет, чем испытывает влияние конкурентов. Вместе с тем ценопопуляция доминанта-эдификатора наименее свободна от необходимости приспособления к косной внешней среде биогеоценоза. Для нее ничто не трансформирует среду так, как это она сама делает для других живых компонентов биогеоценоза.

Исследования на уровне ценопопуляций позволили установить ряд общих для таежных ельников закономерностей и выразить их в виде оригинальных математических моделей.

Самое важное — это расшифровка зависимости численности и древесного запаса (коррелирующего с общей фитомассой) от изменений возрастной и морфофизиологической структуры, отражающая условия возобновления, дифференциации и отпада, накопления фитомассы в режиме спонтанного развития.

Проанализированы многие варианты изменений возрастной и морфофизиологической структуры ценопопуляций при изменении условий среды в ходе естественных и антропогенных смен, определены временные и биометрические параметры этих смен.

Говорить о структурной сложности растительных сообществ и ее изменении в ходе восстановительных смен, основываясь только на видовом составе основных автотрофов, недостаточно. В ходе восстановительных смен может быть достоверно показано усложнение (а в общем случае — стабилизация, форма которой зависит от особенностей вида) структуры ценопопуляции доминанта-эдификатора.

Анализ систем на биогеоценозотическом уровне свидетельствует о том, что структура и динамика таежных биогеоценозов теснейшим образом связаны и определяются макроэкологическими условиями послеледникового формирования ландшафтов. Унаследованный от геологического прошлого субстрат и рельеф, перераспределяющий действие климата, в пределах лесорастительных подзон имеют решающее значение. Наиболее яркие различия по структуре коренных биогеоценозов дают зеленомошные и долгомошные еловые леса на всхолмленных послеледниковых равнинах с моренными или водно-ледниковыми отложениями (основные типы леса на Велсовской возвышенности, в бассейне Вытегды) и травяно-папоротниковые ельники на элюво-делювии горных пород (основные типы леса в Вишерском Предуралье). То, что ограничения этим различиям кладут лимитирующие факторы климата, обнаруживается на основании гораздо большего сходства растительных сообществ ельников по структуре и продуктивности древесного яруса по сравнению с нижними ярусами (травяно-кустарничковым, моховым). Но при выровненных микроэкологичес



ких (микроклимат, трофность почвенного субстрата) условиях для нижних ярусов также неизбежна конвергенция к общему типу строения структуры. Это характерно для органогенных субстратов микроповышений (пней, валежик), которые во всех типах леса плакорных таежных местообитаний заняты очень сходными кустарничково-таежно-мелкотравными зеленомошными синузиями.

При сравнении изотропических местообитаний в разных лесорастительных подзонах прежде всего выявляется значение макроклимата. При близком качестве минеральных субстратов на плакорах структура и динамика биогеоценозов южнотаежных ельников отличается от более северных вследствие активного протекания в них процессов малого биологического круговорота вещества и прохождения более мощных энергетических потоков. Увеличивается видовая насыщенность всех ярусов растительных сообществ, уменьшается отношение фитодетрита к общей массе органики. Рост, отпад и дифференциация особей в ценопопуляциях совершаются более быстрыми темпами. При сохранении постоянного масштаба времени, естественно, создается представление о большей импульсивности всего лесообразовательного процесса в южной тайге по сравнению со средней.

При наличии указанных географических особенностей общий характер таежных ельников таков.

1. В составе древостоев спонтанной средней и южной тайги ель имеет продолжительность жизни до 360–440 лет. Она образует многообразные, преимущественно разновозрастные ценопопуляции, в которых возраст господствующего по древесному запасу поколения, как правило, не превышает 240 лет; численность поколений в среднем падает от младших к старшим, причем имеется постоянное насыщение молодыми поколениями.

2. Отражением специфичности возобновительной динамики в разных типах биогеоценозов является преобладание в каждом из них одного–двух вариантов возрастной структуры ценопопуляций (древостоев).

3. В массивах спонтанной тайги на меньшей или большей площади благодаря временной и пространственной дифференциации ценопопуляций ельников возобновительный процесс в целом непрерывен и равномерен. Действие всех механизмов устойчивости (от индивидуальной до популяционной) имеет следствием внешнюю неизменность юблика спонтанной тайги. Спонтанная тайга никогда „не стареет“, сохраняя в историческом масштабе времени средневзвешенный по древесному запасу 40-летних поколений возраст наиболее представленных древостоев около 160–200 лет. Тайга удерживает благодаря устойчивой мозаике площади биогеоценозов определенный постоянный уровень показателей продуктивности лесных массивов. Об этом писалось и ранее (например, Горский, 1962а), но суть регулирования этого уровня показана впервые нашими исследованиями.

Согласно Р. Уиттakerу (Whittaker, 1975), темновольные леса Северной Америки и Евразии могут дать разнообразные примеры возрастной динамики популяций доминирующих видов: в частности, некоторые секвойевые леса, если оперировать вековыми классами

возраста, обнаружат, вероятно, структуру абсолютно разновозрастных древостоев с  $j$ -образным распределением числа особей по классам; леса с господством *Picea rubens* в северных Аппалачах — структуру относительно разновозрастных древостоев, отражающих пульсирующее возобновление. В отношении последних Р. Уиттекер делает существенную оговорку, которая, так же как и наши данные, должна охладить увлечение некоторых дендрохронологов и дендроклиматологов периодичностью, или закономерной цикличностью, возобновительных процессов, якобы непременно отражаемых возрастной структурой. Он пишет: „Мы можем считать, что такая популяция развивается периодически или циклично, но с той оговоркой, что эта периодичность не является таковой в прямом смысле этого слова: она не имеет постоянных временных интервалов от одного всплеска возобновления к другому“ (Уиттекер, 1980:15; разрядка моя, — С.Д.).

Уровень продуктивности модальных древостоев в массивах спонтанной тайги значительно ниже возможных по условиям местообитания рекордов запаса и текущего прироста. Популяции доминантов-эдикаторов с  $k$ -стратегией экономно используют экотопы.

Существует допустимая природой норма изменений структуры ценопопуляций без потери ими господствующего в сообществе положения, в пределах которой эти изменения можно полагать флуктуирующими. Анализ более серьезных изменений, вызванных стихией или грандиозными „экспериментами“ хозяйства — рубками раздичного вида, позволил решить вопрос о критической (минимальной) численности остатков ценопопуляций ели, при которой можно рассчитывать на восстановление растительных сообществ с господством ели в одном цикле лесообразовательного процесса (Дыренков, 1976).

Рассмотрение результатов исследований по этому важному для лесоводов вопросу выходит, к сожалению, за рамки настоящей книги. Здесь отметим только, что вместе с изложенными выше итогами изучения структуры и динамики ельников они были использованы как биологические основы реализуемых в хозяйстве практических рекомендаций по рационализации рубок главного пользования, содействию естественному возобновлению еловых лесов и по сохранению эталонов природы тайги (Дыренков, 1966, 1976, 1978, 1980; Дыренков, Шергольд, 1973, и др.).

Величественное явление природы — спонтанная тайга, к сожалению, уходит в прошлое безвозвратно. Очень скоро остатки настоящей европейской тайги можно будет наблюдать и изучать только в немногих заповедниках и специальных резерватах. Поэтому самым большим желанием автора является побудить специалистов к изучению коренных таежных лесов везде, где они еще сохранились.

## ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова. - В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л., 1964а, т. 3, с. 300-451.
- Александрова В.Д. О возможности применения идей и методов кибернетики в лесной биогеоценологии. - В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М.; Л., 1964б, с. 501-510.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.
- Алексеев В.А. Световой режим леса. Л., 1975. 225 с.
- Алексеев С.В. Рубки в лесах Севера. М.; Л., 1948. 64 с.
- Алексеев С.В., Молчанов А.А. Выборочные рубки в лесах Севера. М., 1954. 146 с.
- Андреев В.Д. Ботанический очерк. - Тр. по исслед. земель Печерского края Вологодской губернии, Усть-Сысольский уезд, Спб., 1909, т. 1, с. 43-85; 1910, т. 2, с. 63-140.
- Анишин П.А. Структура разновозрастных ельников черничников Коми АССР. - Изв. Выш. учеб. завед. Лесн. журн., 1969, № 3, с. 30-38.
- Антанайтис В.В. Математические модели текущего прироста некоторых древесных пород. - Лесн. хоз-во, 1971, № 2, с. 49-52.
- Антанайтис В.В., Загреев В.В. Прирост леса. М., 1969. 240 с.
- Анучин Н.П. Лесная таксация. Изд. 3-е. М., 1971. 509 с.
- Архипов С.С. Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. М., 1932. 77 с.
- Баранов Н.И., Григорьев К.И., Ельянки Севера. Л., 1955. 47 с.
- Батуев Н.Г. Краткий очерк Колвинского лесничества (Пермской губернии). - Лесн. журн., 1902, вып. 2, с. 487-534.
- Бейлиа Н.Г. У истоков науки о лесе. М., 1969. 69 с.
- Биологическая продуктивность ельников: Материалы I Все-союзного совещания Рісеа (с 26 по 29 января 1971 г.), Тарту, 1971, 257 с.
- Битрих А.А. Очерк лесов Усть-Сысольского уезда. - Лесн. журн., 1908, вып. 4-5, с. 441-464.
- Битрих А., Гулюшкин Ю. К характеристике насаждений Помоздинского лесничества. - Лесн. журн. 1910, вып. 3, с. 233-309.
- Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.
- Богатырев К.П., Ногина Н.А. Почвы горного Урала. - В кн.: О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М., 1962, с. 5-47.
- Богданов П.Л. Биология и динамика травяного и мохового покрова ельника черничника. - Ботан. журн., 1952, т. 37, № 6, с. 843-849.
- Богословский С.А. Исследование прироста разновозрастного елового леса в связи с вопросами выборочного хозяйства. - Бюл. науч. лесн. и техн. о-ва, 1921, с. 3-57.
- Богословский С.А. Система рубок главного пользования в лесах СССР. - В кн.: В защиту леса. М., 1937, № 1, с. 6.

камского бассейна, - Лесн. хоз-во, 1940, № 2, с. 3-10.

Богушевский В. По поводу статьи Рожкова „К устройству северных лесов“. - Лесн. журн., 1912, вып. 2-3, с. 299-310.

Боч С.Г., Краснов И.И. К вопросу о границе максимального четвертичного оледенения в пределах Уральского хребта в связи с наблюдениями над нагорными террасами. - Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1946, № 8, с. 38-52.

Бурневский Ю.И. Закономерности строения смешанных основных молодняков Ленинградской области. - В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Л., 1967, вып. 11, с. 26-30.

Буш К.К., Буш Х.К., Дыренков С.А. Математические методы и ЭВМ в области лесной типологии. - В кн.: Использование математических методов и ЭВМ в области лесной типологии. Рига, 1975, с. 25-71.

Быков Б.А. Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. Алма-Ата, 1950, 128 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика, Пер. с нем. М., 1974, т. 2. Леса умеренной зоны. 424 с.

Валаяев В.Н. Возрастная структура ельников Мезенского района. - Изв. Высш. учеб. завед. Лесн. журн., 1961а, № 5, с. 25-29.

Валаяев В.Н. Опытные таблицы для ельников долгомошников Мезенского района Архангельской области. - В кн.: Сборник статей по обмену опытом по лесному хозяйству и лесоустройству. Л., 1961б, 5, с. 90-109.

Валаяев В.Н. Динамика таксационных показателей разновозрастных еловых насаждений. - Изв. высш. учеб. завед. Лесн. журн., 1963, № 4, с. 22-26.

Валаяев В.Н. Смена сосны елью в Карелии и ее проблемы. - Лесоведение, 1971, № 1, с. 3-11.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969, 232 с.

Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности. - В кн.: Ботаника, М., 1972, т. 1, с. 7-83. (Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР).

Виликайнен М.И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава: Автореф. дис... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1953. 17 с.

Волков А.Д. Строение ельников южной части Карельской АССР. - В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Л., 1967, вып. 11, с. 63-88.

Волков А.Д. Лесоводственные основы рационализации рубок главного пользования в ельниках южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1968. 18 с.

Волков А.Д., Дыренков С.А. Возобновительная динамика относительно разновозрастных древостоев ельников в ненарушенных лесных массивах. - Тр. Петрозав. лесн. опыт. станции, 1971, вып. 1, с. 159-174.

Воропанов П.В. Особенности строения и роста еловых насаждений в лесах Севера. - Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть, 1930, № 4, с. 17-28.

Воропанов П.В. Ельники Севера. М.; Л., 1950, 179 с.

Всесоюзное совещание по биогеоэкологии и методам учета первичной продуктивности в еловых лесах: Тез. докл. Петрозаводск, 1973. 143 с.

Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947, вып. 2, 149 с.

Герасимов И.П. Почвы Центральной Европы и связанные с ними вопросы физической географии. М., 1960, 205 с.

- Гильяров А.М. Теория информации в экологии. - Успехи соврем. биологии, 1967, т. 64, № 4, с. 421-437.
- Главатских Л.К., Лютин А.А. К изучению почв и растительности Вишерского Урала. - В кн.: География Пермской области, Пермь, 1966, с. 157-183. (Учен. зап. Перм. ун-та; Вып. 3, № 138).
- Глазов Н.М. Девственный широколиственно-кедровый лес Сулутинского заповедника за последние 60 лет. - В кн.: Материалы по динамике растительного покрова, Владимир, 1968, с. 62-64.
- Глушков Н. Лесное хозяйство в Пермском нераздельном имении графа Сергея Александровича Строганова. - Лесн. журн., 1906, № 7-8, с. 825-854, 944-992.
- Голубец М.А. Ельники Украинских Карпат. Киев, 1978. 264 с.
- Горбунов Н.И. Высокодисперсные минералы и методы их изучения. М., 1963. 311 с.
- Горский П.В. Руководство для составления товарных и сортиментно-сортных таблиц. Л., 1941. 45 с.
- Горский П.В. Методические положения по составлению эскизов таблиц хода роста разновозрастных насаждений и техника составления их. Алма-Ата, 1962а. 31 с.
- Горский П.В. Руководство для составления таблиц. М., 1962б. 94 с.
- Гортинский Г.Б. Факторы первичной продукции еловых древостоев (дендроклиматологическое исследование): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Казань, 1973. 43 с.
- Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитографии Урала. Свердловск, 1969. 287 с.
- Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1978. 207 с.
- Граков Н.А.оборот хозяйства. - Лесн. журн., 1897, вып. 3, с. 417-425.
- Гусев И.И. Строение и рост еловых насаждений Архангельской области: Автореф. дис.... канд. с.-х. наук. Минск, 1962. 18 с.
- Гусев И.И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М., 1964. 76 с.
- Гусев И.И. Продуктивность ельников Севера. Л., 1978. 232 с.
- Гуторович И. Краткое описание типов насаждений, встречаемых в Вятской и Пермской губерниях, в северных частях. - Лесн. журн., 1912, № 5, с. 501-512.
- Данюлис Е.П. Особенности строения сосновых древостоев Иркутской области. - В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Л., 1967, вып. 11, с. 38-47.
- Дворецкий М.Л. Текущий прирост древесины ствола и древостоя. М., 1964. 125 с.
- Декатов Н.Е. Мероприятия по возобновлению леса при механизированных лесозаготовках. М.; Л., 1961. 278 с.
- Джапаридзе Т.М., Урушадзе Т.Ф. Особенности девственных ельников Грузии. Тбилиси, 1973. 97 с.
- Джурджу В. Об определении текущего прироста насаждений. - Лесн. хоз-во, 1967, № 9, с. 44-47.
- Джурджу В. Относительно методов определения текущего прироста насаждений. - В кн.: O metodach merania a zvyzovania prirastu lesov. Bratislava, 1964, с. 131-137.
- Дукарский О.М., Закурдаев В.Г. Статистический анализ и обработка результатов наблюдений на ЭВМ „Минск-22“. М., 1971. 43 с.

- Дуплищев И.Т. Результаты применения функции Шарлье при исследовании закономерностей строения разновозрастных древостоев. - В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967, с. 128-131.
- Дуплищев И.Т. Основные типы темнохвойных лесов низовьев Амура. - В кн.: Сборник трудов ДальНИИЛХ. М., 1969, вып. 7, с. 279-310.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. М., 1969. 55 с.
- Дылис Н.В. Проблема динамики растительного покрова в работах акад. В.Н. Сукачева. - Лесоведение, 1970, № 3, с. 5-12.
- Дылис Н.В., Поляков П.П. 1) Растительность бассейна реки Локчим. 2) Растительность правобережья реки Локчим: [Машинопись.] - Фонды Коми фил. АН СССР, 1934, инв. № 3/7.
- Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1964, т. 69, вып. 4, с. 65-73.
- Дыренков С.А. Структура еловых древостоев в юго-западной части Вычегодско-Мезенской равнины. - Ботан. журн., 1966а, т. 51, № 8, с. 1149-1156.
- Дыренков С.А. Рубки в еловых насаждениях Севера. - Лесоэксплуатация и лесн. хоз-во, 1966б, № 5, с. 13-14.
- Дыренков С.А. Возрастная структура и строение древостоев некоторых типов еловых лесов бассейна р. Вычегды. - В кн.: Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск, 1967а, с. 73-80.
- Дыренков С.А. К изучению полиморфности хвой ели обыкновенной [*Picea abies* (L.) Karst.] в подзоне средней тайги. - В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Л., 1967б, вып. 11, с. 103-117.
- Дыренков С.А. О смене осины елью на Вепсовской возвышенности. - Лесоведение, 1968, № 5, с. 12-23.
- Дыренков С.А. О закономерностях дифференциации деревьев по толщине и математических моделях древостоя элемента леса. - В кн.: ЭВМ и математические методы в лесном хозяйстве. Л., 1969, с. 63-74.
- Дыренков С.А. Количественная оценка степени сложности лесных фитоценозов. - Ботан. журн., 1970а, т. 55, № 6, с. 777-786.
- Дыренков С.А. Внешние признаки для определения возраста ели в восточноевропейской части средней тайги. - Лесоведение, 1970б, № 2, с. 98-101.
- Дыренков С.А. Структура и динамика древостоев еловых лесов Европейского Севера. - В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. М., 1971а, вып. 13, с. 106-120.
- Дыренков С.А. О классификации разновозрастных древостоев и „мере разновозрастности“. - В кн.: Эффективность использования лесных ресурсов и их восстановление в Западной Сибири. Новосибирск, 1971б, с. 213-219.
- Дыренков С.А. К вопросу о построении обобщенной математической модели структуры и динамики популяции вида-эпификатора древеснорастительного сообщества. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Рига, 1971в, т. 2, с. 78-83.
- Дыренков С.А. Некоторые общие закономерности и географические особенности структуры и динамики еловых древостоев спонтанной тайги. - В кн.: Биологическая продуктивность ельников: Материалы I Всесоюзного совещания *Picea*. Тарту, 1971г, с. 71-76.
- Дыренков С.А. Применение метода коннекций годичного радиального прироста деревьев при изучении смены пород в лесу. - В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас, 1972а, с. 195-198.

Дыренков С.А. К обоснованию методики определения текущего прироста разновозрастных древостоев. - В кн.: Рациональное использование лесосырьевых ресурсов и повышение продуктивности лесов. Ивано-Франковск, 19726, с. 172-173.

Дыренков С.А. Некоторые свойства и возрастная динамика рядов распределения числа стволов по ступеням толщины. - В кн.: Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства. Л., 1973а, с. 114-128.

Дыренков С.А. Методика выделения лесотипологических единиц и установления их потенциальной продуктивности. - В кн.: Методические указания к определению потенциальной производительности лесов. Пушкино Моск. обл., 19736, с. 51-59.

Дыренков С.А. Практические рекомендации по лесорастительному районированию с применением математических методов (на примере Ленинградской области). Л., 1974а. 70 с.

Дыренков С.А. Модель и метод прогноза изменений с возрастом структуры древостоев элементов леса. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа, 19746, с. 194-200.

Дыренков С.А. Структура и динамика ельников средней и южной тайги на Европейском Севере: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1976. 42 с.

Дыренков С.А. Статистический подход к моделированию структуры и динамики древостоев. - В кн.: Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М., 1977, с. 18-32.

Дыренков С.А. Участки с абсолютно заповедным режимом (цель выделения, режим охраны, научная проблематика). - В кн.: Растительный мир охраняемых территорий. Рига, 1978, с. 79-87.

Дыренков С.А. Выделение лесных резерватов в системе лесного хозяйства. - Ботан. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 130-133.

(Дыренков С.А.) D y r e n k o v S. A. Structure and dynamic of the spruce forests in the Russian North. - In: Structure and ecology of the temperate forest ecosystems. Tartu, 1981, p. 17-52.

Дыренков С.А., Адашевская О.Р., Федорчук В.Н. Ельники Велсовской возвышенности (структура и возобновление). - В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. Л., 1969, вып. 12, с. 103-122.

Дыренков С.А., Волков А.Д. Выявление степени сходства структуры древостоев с применением методов теории множеств. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Рига, 1971, т. 2, с. 83-86.

Дыренков С.А., Глатцель Г. Эффект концентрации элементов питания в хвое ели - один из механизмов устойчивости растений. - Ботан. журн., 1976а, т. 61, № 5, с. 611-620.

(Дыренков С.А., Глатцель Г.) D y r e n k o v S. A., Glatzel G. Mineralstoffernahrung der Fichte [Picea abies (L.) Karst.]: Konzentrationseffekt als Folge von Nadelverlusten. - Mitt. des Vereins für Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung, Stuttgart, 1976b, Bd 26, S. 59-67.

Дыренков С.А., Горювая Е.Н. Вероятностное моделирование динамики разновозрастных древостоев. - В кн.: Экономико-математическое моделирование лесохозяйственных мероприятий. Л., 1980, с. 113-126

Дыренков С.А., Канышев Г.Н. Типы местообитаний коренных биогеноценозов лесного массива горы Колчимский Камень (Вишерское

Предуралье). - В кн.: Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Свердловск, 1974, с. 53-73.

Дыренков С.А., Самусенко И.Ф. Применение дискриминантного анализа при определении принадлежности объекта к единицам лесотипологической классификации. - В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа, 1974, с. 120-123.

Дыренков С.А., Федорчук В.Н. Лесная растительность заповедного участка „Вепский лес“ (восток Ленинградской области). - Ботан. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 424-431.

Дыренков С.А., Федорчук В.Н., Григорьева С.С. Видовое разнообразие растительных сообществ коренных таежных ельников. - Экология, 1981, № 2, с. 26-33.

Дыренков С.А., Федорчук В.Н., Чертов О.Г. Некоторые актуальные вопросы методики лесотипологических исследований. - В кн.: Второе Всесоюзное совещание по лесной типологии: Тез. докл. Красноярск, 1973, с. 150-153.

Дыренков С.А., Чертов О.Г. Типы леса, типы лесных массивов и лесорастительные районы как ступени географической классификации лесных экосистем. - В кн.: Второе Всесоюзное совещание по лесной типологии. Тез. докл. Красноярск, 1973а, с. 107-110.

Дыренков С.А., Чертов О.Г. Лесотипологические исследования Ленинградского научно-исследовательского института лесного хозяйства. - Экология, 1973б, № 5, с. 110-112.

Дыренков С.А., Чертов О.Г. Лесная типология в СССР и за рубежом. - В кн.: Лесоведение и лесоводство. М., 1975, т. 1, с. 190-253. (Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР).

Дыренков С.А., Чертов О.Г., Шергольд О.Э. и др. Типы еловых лесов на территории урочищ Колчимского Камня (Вишерское Предуралье). - В кн.: Исследования по лесному хозяйству. Псков. отд-ние Лениздата, 1972, вып. 14, с. 179-207.

Дыренков С.А., Шергольд О.Э. Рубки главного пользования в ельниках средне- и южнотаежной подзоны европейской части СССР. Л., 1973, 36 с.

Дыренков С.А., Шергольд О.Э. Структура древостоев южнотаежных плакорных ельников Среднего Прикамья. - В кн.: Исследования по организации и ведению лесного хозяйства в лесах Северо-Запада РСФСР. Л., 1974, вып. 20, с. 88-107.

Ель и ельники Латвии. Рига, 1975. 178 с.

Жуков А.Б., Шиманюк А.П. Леса Костромской области. - В кн.: Леса СССР. М., 1966, т. 1, с. 314-340.

Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений. - В кн.: Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М., 1976, с. 81-92.

(Звиедрис А.). Z v i e d r i s A. Egle un egļu mežs Latvijas PSR, Rīga, 1960. 239 S.

Зябченко С.С. Лесоводственные основы рационализации рубок главного пользования в сосняках среднетаежной подзоны Карелии: Автореф. дис. ... канд. с.-к. наук. Красноярск, 1970. 24 с.

Иванова Е.Н. Горно-лесные почвы Среднего Урала. - Тр. Почв. ин-та АН СССР, 1949, т. 30, с. 95-105.

Ивашкевич Б.А. Девственный лес, особенности его строения и развития. - Лесн. хоз-во и лесн. пром-сть, 1929, № 10-12, с. 36-44.

Илатов В.С. Некоторые аспекты общественной жизни растений. - Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1967, вып. 3, с. 97-107.



- И п а т о в В.С. Дифференциация древостоя. - Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1969, вып. 3, с. 43-54.
- К а з и м и р о в Н.И. Ельники Карелии. Л., 1971. 138 с.
- К а з и м и р о в Н.И., М о р о з о в а Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л., 1973. 175 с.
- К а й р ю к ш т и с Л.А. Научные основы формирования высокопродуктивных елово-лиственных насаждений. М., 1969. 208 с.
- К а й р ю к ш т и с Л.А., Ю о д в а л ь к и с А. Явление смены внутривидовой конкуренции на взаимную толерантность индивидов в еловых фитоценозах: (Докл. на XI Междунар. ботан. конгр.). Каунас; Гирионис, 1975. 24 с.
- К а л и н и ч е н к о Н.П., П и с а р е н к о А.И., С м и р н о в Н.А. Лесовосстановление на вырубках. М., 1974. 326 с.
- К а р п о в В.Г. Явления реверсии, сукцессии и их значение для решения некоторых проблем динамики лесного покрова в таежной зоне. - Докл. АН СССР, 1961, т. 139, № 5, с. 1242-1246.
- К а р п о в В.Г. Некоторые итоги экспериментального изучения состава и строения нижних ярусов ельника черничника. - В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л., 1962, т. 4, с. 258-276.
- К а р п о в В.Г. Строение и динамика темнохвойных лесов. Л., 1965. 154 с.
- К а р п о в В.Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 236.
- К и т а е в М. Леса Крайнего Севера. - Лесн. журн., 1893, вып. 4-5, с. 354-367, с. 833-849.
- К и ш е н к о И.А. Опыт применения статистического метода к изучению строения древесно-растительных сообществ. - В кн.: Лесоведение и лесоводство. Л., 1926, вып. 2, с. 148-162.
- К л и н ц о в А.П. О внутрипочвенном стоке воды в горных лесных условиях Сахалина. - Изв. Высш. учеб. завед. Лесн. журн., 1968, № 5, с. 163-166.
- К о ж е в н и к о в а Н.Д. Биология и экология тьянь-шанской ели: (ценопопуляционный анализ). Фрунзе, 1982. 239 с.
- К о з л о в с к и й В.Б. Формирование ельников Северного Прикамья. - Изв. Высш. учеб. завед. Лесн. журн., 1961, 4, с. 30-33.
- К о з л о в с к и й В.Б., П а в л о в В.М. Ход роста основных лесобразующих пород СССР: (Справочник). М., 1967. 327 с.
- К о л д а н о в В.Я. Смена пород и лесовосстановление. М., 1966. 170 с.
- К о л е с н и к о в Б.П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды: [Машинопись]. - Фонды Коми фил. АН СССР, 1941, инв. № 22/5.
- К о л е с н и к о в Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л., 1956. 261 с.
- К о л е с н и к о в Б.П. Состояние советской лесной типологии и проблемы генетической классификации типов леса. - Изв. Сибир. отд-ния АН СССР, 1958, № 2, с. 109-122.
- К о л е с н и к о в Б.П. Лесотехнологическое районирование и порайонная специализация лесохозяйственных мероприятий на территории Большого Урала. - В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 87-100.
- К о л е с н и к о в Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи. - Лесоведение, 1974, № 2, с. 3-20.
- К о л е с н и к о в Б.П., Ш и м а н ю к А.П. Леса Пермской области. - В кн.: Леса СССР. М., 1969, т. 4, с. 5-64.

К о м и н Г.Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений. - Изв. Высш. учеб. завед. Лесн. журн., 1963, № 3, с. 37-42.

К о м и н Г.Е. Методика определения возраста деревьев в заболоченных лесах. - Зап. Свердл. отд-ния Всесоюз. ботан. о-ва, 1964, вып. 3, с. 133-139.

К о м и н Г.Е. Лесоведение и дендрохронология. - Лесоведение, 1968, № 4, 78-86.

К о м и н Г.Е., С е м е ч к и н И.В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации. - Лесоведение, 1970, № 2, с. 24-33.

К о р о т а е в Н.Я. Почвы Пермской области. Пермь, 1962, 247 с.  
К о р ч а г и н А.А. К вопросу о типах леса по исследованиям в Тотемском уезде Вологодской губернии. - В кн.: Очерки по фитогеографии и фитогеографии, М., 1929, с. 123-157.

К о р ч а г и н А.А. Условия возникновения пожаров и горимость лесов Европейского Севера. - Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр., 1951, вып. 9, с. 182-328.

К о р ч а г и н А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на Европейском Севере. - Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, 1954, вып. 9, с. 75-148.

К о р ч а г и н А.А. Еловые леса Западного Приитимья в бассейне реки Мезенской Пижмы (их строение и возобновление). - Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр., 1956, вып. 11, с. 111-239.

К о р ч а г и н А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. - В кн.: Полевая геоботаника, М.; Л., 1964, т. 3, с. 63-131.

К о р ч а г и н А.А. Строение растительных сообществ. - В кн.: Полевая геоботаника, Л., 1976, т. 5, с. 1-320.

К о р ч а г и н А.А., Н е й ш т а д т М.И. Растительность. - В кн.: Север европейской части СССР, М., 1966, с. 212-256.

К р а в ч и н с к и й Д.М. По вопросу хозяйства в еловых и лиственных лесах северной и средней России. - Лесн. журн., 1905, вып. 3, с. 373-377.

К р а й н е в В. Особенности генезиса некоторых еловых древостоев и значение их в практике. - Лесн. хоз-во, 1941, № 3, с. 30-35.

К р а с н о в И.И. Четвертичные отложения и геоморфология Камско-Печерско-Вычегодского водораздела и прилегающих территорий. - В кн.: Материалы по геоморфологии Урала, М., 1948, вып. 1, с. 15-83.

К р а т к и й о б з о р в л е с н о м о т н о ш е н и и г у б е р н и й А р х а н г е л ь с к о й, В о л о г о д с к о й, О л о н е ц к о й. - Олонекские губернские ведомости, 1851, № 23-25.

К у з н е ц о в Н. Задвинские ельники. - Лесн. журн., 1912, вып. 10, с. 1165-1204.

К у з ь м и ч е в В.В. Закономерности роста древостоев. Новосибирск, 1977, 160 с.

К у р з и н Н.И. Таблицы хода роста смешанных лиственно-еловых и елово-лиственных насаждений водораздела Волги и Северной Двины, Л., 1958, 18 с.

К у р н а е в С.Ф. Лесорастительное районирование СССР, М., 1973, 202 с.

Л е в и н В.И., Г у с е в И.И. Ход роста одновозрастных ельников Ш, 1У, У классов бонитета Архангельской области. - Изв. Высш. учеб. завед. Лесн. журн., 1958, № 6, с. 24-30.

Л е в и ц к и й И.И., М а т в е е в - М о т и н А.С., Х а р л а м п о в и ч Б.К. К изучению строения разновозрастных древостоев по диаметру. - Тр. ЦНИИМЭ, 1958, 11, с. 180-187.

Лесной фонд РСФСР: Статистический сборник. Свердловск, 1973. 331 с.

Лесообразовательные процессы на Урале, Свердловск, Свердловск, 1975, 199 с.

Ли е п а И.Я. Проблема прогнозирования динамики фитомассы лесных биогеоценозов; Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Таллин, 1975. 41 с.

Ли е п а И.Я. Динамика древесных запасов: Прогнозирование и экология, Рига, 1980, 171 с.

Ма з и я г В.В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности: Докл. по опубл. работам, представл. к защите вместо дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук, Тарту, 1969, 95 с.

Ма ка ре н ко А.А. Некоторые закономерности строения молодняков и загущенных сосновых древостоев Казахского мелкосолончика. - В кн.: Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала, Красноярск, 1967, с. 53-62.

Ма ка ре н ко А.А. К методике изучения строения древостоев. - В кн.: Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск, 1970, с. 242-252.

Ма ка ре н ко А.А. О свойствах рядов распределения деревьев в древостоях. - Лесоведение, 1975, № 6, с. 42-50.

Ма н ь к о Ю.И. Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня: Естественное возобновление, строение и развитие. Л., 1967. 244 с.

Ма т вее в-Мо т и л А.С. Таксация лесосечного фонда в разновозрастном лесу. - Лесн. хоз-во, 1940, № 8, с. 68-71.

Ме л е х о в И.С. О возобновлении ели на гарях. - Лесн. хоз-во и лесоэксплуатация, 1933, № 10, с. 30-32.

Ме л е х о в И.С. Основы типологии вырубок. - В кн.: Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959а, с. 5-34.

Ме л е х о в И.С. Связь типов вырубок с типами леса. - Ботан. журн., 1959б, т. 44, № 3, с. 349-352.

Ме л е х о в И.С. Природа таежных лесов и вырубок. - В кн.: Вопросы лесоведения и лесоводства: (Доклад на У Всемирном лесном конгрессе). М., 1960а, с. 257-264.

Ме л е х о в И.С. Рубки и возобновление леса на Севере. Архангельск, 1960б, 198 с.

Ме л е х о в И.С. Рубки главного пользования. М.: Л., 1962а, 330 с.

Ме л е х о в И.С. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М., 1962б, 114 с.

Ме л е х о в И.С. Рубки главного пользования. М., 1966, 327 с.

Ме л е х о в И.С. Лесоведение и лесоводство. М., 1970, 148 с.

Ме л е х о в И.С., Го л д о б и н а П.В. Изменения напочвенного покрова в связи с концентрированными рубками. - В кн.: Сб. н.-и. работ Архангел. лесотехн. ин-та. Архангельск, 1947, с. 58-59.

Ме л е х о в И.С., Ко р ко но со ва Л.И., Че р то в с ко й В.Г. Руководство к изучению типов концентрированных вырубок. М., 1965, 180 с.

Ме л е х о в И.С., Че р то в с ко й В.Г., Мо и сее в Н.А. Леса Архангельской и Вологодской областей. - В кн.: Леса СССР. М., 1966, т. 1, с. 78-156.

Ме т р е в е л и П.А. Темнохвойные леса Грузии и основы ведения хозяйства в них. - Тр. Груз. с.-х. ин-та, 1964, т. 63-64, с. 165-174.

История развития флоры Северо-Запада европейской части РСФСР с конца плейстоцена : Докл. по опублик. работам, представл. к защите вместо дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук, Л., 1966. 41 с.

М и р о н о в Б.А. Гидрологические особенности лесов Ильменского заповедника. - Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1961, вып. 25, с. 158-171.

М и т р о п о л ь с к и й А.К. Техника статистических вычислений. М., 1961. 479 с.

М о г и л е в е р О.М. Проверка гипотезы соответствия эмпирического распределения кривой Пирсона. - В кн.: Сборник программ обработки лесохозяйственной информации на ЭВМ „Минск-22“. Л., 1971, с. 93-103.

М о л о т к о в а И.И. Закономерности распределения деревьев по толщине в разновозрастных пихтовых насаждениях Закарпатья. - Изв. Вышш. учеб. завед. Лесн. журн., 1966, № 1, с. 42-48.

М о л ч а н о в А.А., П р е о б р а ж е н с к и й И.Ф. Леса и лесное хозяйство Архангельской области. М., 1957. 235 с.

М о л ч а н о в А.А., С м и р н о в В.В. Методика изучения прироста древесных растений, М., 1967. 100 с.

М о р о з о в Г.Ф. Учение о лесе. М.; Л., 1928. 368 с.

М о ш к а л е в А.Г. Научные основы таксации товарной структуры древостоев : Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук, Л., 1974. 39 с.

М о ш к а л е в А.Г., К н и з е А.А., Ф и л и п п о в Г.В. и др. О факторах, влияющих на дифференциацию насаждения по ступеням толщины. - В кн.: Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства. Л., 1973, с. 129-134.

М о ш к а л е в А.Г. и др. Методические указания по применению сортиментно-сортовых и товарных таблиц для насаждений Ленинградской и Новгородской областей. Л., 1965. 35 с.

Н а д у т к и н В.Д. Промышленные рубки в лесах Коми АССР. Л., 1969. 121 с.

Н а д у т к и н В.Д., Л а з а р е в Н.А. Еловые леса Коми АССР, их использование и возобновление. Сыктывкар, 1963. 32 с.

Н а т С. Леса и воды Печерского края. - Лесн. журн., 1915, вып. 4-5, с. 531-561, 787-815.

Н е в р л и И. Леса Севера Европейской России. - Изв. Лесн. ин-та, 1912, с. 221-242.

Н и ц е н к о А.А. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. Л., 1961. 112 с.

Н и ц е н к о А.А. Хозяйственно-геоботаническое районирование Ленинградской области. Л., 1964. 127 с.

Н и ц е н к о А.А. К вопросу о классификации сукцессий. - Вестн. ЛГУ. Сер. Биол., 1965, вып. 2, с. 33-47.

Н о г и н а Н.А., Л е б е д е в а И.Н., Ш у р ы г и н а Е.А. К вопросу о влиянии низких отрицательных температур на растворимость и подвижность несилкатных форм железа. - Почвоведение, 1968, № 12, с. 15-23.

О г о р о д о в Н.В. Ход роста сомкнутых елово-пихтовых насаждений по типам леса на северо-востоке европейской части СССР. - Лесн. хозяйство, 1951, № 2, с. 49-55.

О д у м Ю. Основы экологии. Пер. с англ. М., 1973. 740 с.

О р г а н и з а ц и я экосистем ельников южной тайги. М., 1979. 220 с.

О р л о в А.Я. Влияние почвенных факторов на основные особенности некоторых типов леса южной тайги. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1960, т. 65, вып. 3, с. 116-132.

Орлов М.М. Лесоустройство. Л., 1927, т. 1, с. 428-430; т. 2, с. 326 с.; 1928, т. 3, 348 с.

Основные положения организации и развития лесного хозяйства Коми АССР / Сост. Н.А. Шишкин, Е.Г. Тюрин, Вологда, 1980, 239 с.

Паршеви́ков А.Н. Смена пород в еловых лесах средней тайги и ее влияние на почвы. - Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1957, вып. 9, с. 115-132.

Патацкас А.И. Применение функции Шарлье для исследования закономерностей строения насаждений. - Изв. Вышш. учеб. завед. Лесн. журн., 1964, № 6, с. 7-11.

(Патацкас А.). Patackas A. Pasiskirstymu vieningumo desnis medynose. - Liet. zemes ukio, akad. mokiolo darbai, 1965, 12, N 3, S. 14-21.

Питикни А.И. Оптимальная структура ельников Карпат. - В кн.: Формирование эталонных насаждений. Ч. 2. Каунас; Гирионис, 1979, с. 19-22.

Поле Ф.Р. О лесах северной России. - Тр. по лесн. опыту, делу, 1906, вып. 4, с. 76-131.

Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975, 176 с.

Продуктивность и стабильность лесных экосистем: (Тез. докл. к Междунар. симпози., 16-18 авг. 1982 г., Тбилиси, СССР). Красноярск, 1982, 177 с.

Проскураков М.А. Анализ структуры древостоев ели Шренка: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Алма-Ата, 1973, 53 с.

Протопопов В.В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск, 1975, 328 с.

Пути повышения продуктивности лесов Прикамья. - Тр. Перм. лесн. опыт. станции, 1975, вып. 1, с. 1-214.

Пьявченко Н.И. Условия заболачивания еловых лесов и гарей по наблюдениям в Великолукской и Вологодской областях. - Тр. Ин-та леса АН СССР, 1955, т. 31, с. 1-280.

Пьявченко Н.И. Типы заболачивания лесов в бассейне Северной Двины. - Тр. Ин-та леса АН СССР, 1957, т. 36, с. 5-56.

Рази́н Г.С., Шарко В.П., Ибатуллин А.Г. и др. Таблица сумм площадей сечений и запасов еловых древостоев Пермской области. - Реф. инф. „Лесн. хоз-во“, 1968, № 8, с. 11-12.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956, 472 с.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М., 1965, 253 с.

Рожков А. Из удельных северных лесов. - Лесн. журн., 1904, вып. 3-4, с. 649-706.

Рожков А. К устройству северных лесов. - Лесн. журн., 1911, вып. 1-2, с. 159-183.

Розенберг В.А. Пихтово-еловые леса южного Сихотэ-Алиня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1955, 17 с.

Ролдугин И.И. Антропогенная и восстановительная динамика еловых лесов Северного Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1983, 208 с.

Свалов Н.Н. Непрерывное лесопользование в неосвоенных лесах. - Лесн. хоз-во, 1961, № 12, с. 27-31.

единица при изучении строения древостоев в статике и динамике. - В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967, с. 117-125.

Семечкин И.В. Динамика возрастной структуры древостоев и методы ее изучения. - В кн.: Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970, т. 1, с. 422-446.

Сениов С.Н. К теории рубок ухода. - В кн.: Сборник научно-исследовательских работ по лесному хозяйству. М., 1971, вып. 13, с. 121-127.

Синельников Р.Г. Рост, строение и возрастная структура еловых насаждений Кировской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1959. 22 с.

Системные исследования: Ежегодник 1970 г. М., 1970. 207 с.

Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М., 1971. 364 с.

Смирнов Н.В., Дуни-Барковский И.В. Курс теории вероятности и математической статистики. М., 1969. 511 с.

Смолоногов Е.П. Лесовосстановительные мероприятия в елово-пихтовых лесах защитной полосы реки Уфы. - В кн.: Сб. тр. по лесн. хоз-ву. Свердловск, 1956, вып. 3, с. 58-67.

Соколов В.Е. Введение в проблему временной организации биологических систем в свете современных задач экологии. - В кн.: Теоретические и прикладные аспекты анализа временной организации биосистем. М., 1976, с. 5-10.

Соколов И.А. О некоторых сравнительно-генетических понятиях и терминах в почвоведении. - Почвоведение, 1967, № 10, с. 144-146.

Соколов С.Я. Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества. - В кн.: Лесоведение и лесоводство. Л., 1926, вып. 3, с. 135-154.

Соколов С.Я. Лесные растительные ассоциации и торфяники Осинорощинской дачи Парголово-ского учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института. - В кн.: Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского лесного института. М., 1928, с. 95-164.

Соколов С.Я. К вопросу о классификации типов еловых лесов. - В кн.: Очерки по фитоценологии и фитогеографии. М., 1929, с. 205-255.

Соколов С.Я., Связева О.А. География древесных растений СССР. М.; Л., 1965. 264 с.

Соколовский В. Типологический очерк лесов Архангельской губернии по данным разных исследований и личным наблюдениям. - Лесн. журн., 1908, вып. 8, с. 985-1032.

Солодько А.С. Строение ельников Красноярского края. - Изв. Высш. учеб. завед. Лесн. журн., 1967, № 4, с. 23-26.

Сочава В.Б. К фитоценологии темнохвойного леса. - Журн. Рус. ботан. о-ва, 1930, т. 15, № 1-2, с. 7-41.

Сочава В.Б. О генолизе и фитоценологии аянского темнохвойного леса. - Ботан. журн., 1944, т. 29, № 5, с. 205-218.

Сочава В.Б. Классификация растительности и типология фитогеографических фаций. - В кн.: Материалы по классификации растительности Урала. Свердловск, 1959, с. 3-4.

Сочава В.Б. Географические аспекты научного обоснования планомерного освоения тайги. - Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока, 1962, вып. 1, с. 3-11.

Сочава В.Б. Растительные сообщества и динамика природных систем. - Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока, 1968, вып. 20, с. 12-22.

- Сочава В.Б. Учение о геосистемах. Новосибирск, 1975. 318 с.
- Столяров Д.П. Закономерности роста и развития разновозрастных ельников таежной зоны РСФСР и основы организации выборочной формы хозяйства в них: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук, Л., 1975. 54 с.
- Столяров Д.П., Кузнецова В.Г. Организация выборочной формы хозяйства в таежной зоне европейской части СССР: Методические рекомендации, Л., 1973. 97 с.
- Столяров Д.П., Кузнецова В.Г. Изучение динамики текущего прироста в разновозрастных ельниках таежной зоны: Методические рекомендации, Л., 1974. 35 с.
- Столяров Д.П., Кузнецова В.Г. Разновозрастные ельники и ведение хозяйства в них, М., 1979. 168 с.
- Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. ред. В.Г. Карпов, Л., 1973. 311 с.
- Сукачев В.Н. О некоторых основных вопросах типологии леса. - Лесн. хоз-во, 1928а, № 2, с. 36-41; № 3, с. 42-50.
- Сукачев В.Н. Растительные сообщества: (Введение в фитосоциологию), Изд. 4-е, доп. Л.; М., 1928б, 232 с.
- Сукачев В.Н. История растительности СССР во время плейстоцена. - В кн.: Растительность СССР. М.; Л., 1938, т. 1, с. 183-234.
- Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов. - В кн.: Основы лесной биогеоценологии, М., 1964, с. 458-486.
- Сукачев В.Н. Проблемы фитоценологии, Л., 1975. 539 с. (Избр. тр., Т. 3).
- Сукачев В.Н., Зонин С.В. Методические указания к изучению типов леса, Изд. 2-е, М., 1961. 144 с.
- Тарашкевич А.И. Результаты применения рубок с 7 вершков на высоте груди в еловых лесах Севера России. - Тр. по лесн. опыт. делу, 1926, вып. 1 (25), с. 17-51.
- Тарашкевич А.И. Процесс отпада стволов. - Лесн. хоз-во и лесозащита, 1935, № 11, с. 38-41; № 12, с. 42-47.
- Тимофеев Н. О лесах Крайнего Севера: (по личным исследованиям автора, произведенным в 1881 году). - Лесн. журн., 1894, вып. 1, с. 17-45.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических систем: Системный подход в экологии. - В кн.: Системные исследования: Ежегодник 1970 г. М., 1970, с. 80-136.
- Типология вырубок: Библиографический указатель, М., 1974. 52 с.
- Тихонов А.С. Лесоводственные основы различных способов рубки леса для возобновления ели, Л., 1979. 248 с.
- Ткаченко М.Е. Леса Севера. - Тр. по лесн. опыт. делу в России, 1911, вып. 25, с. 215-303.
- Ткаченко М.Е. Первобытные и выборочные леса Севера России. - Лесовод, 1929а, № 10-11, с. 12-31.
- (Ткаченко М.), Tkatchenko M. Urwald und Pflanterwald in Nord-Russland. - In: Proc. Intern. For. Exp. Stat., Stockholm, 1929b, p. 54-83.
- Ткаченко М.Е. Общее лесоводство, Л., 1939. 746 с.
- Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойного леса, М.; Л., 1954. 156 с.
- Третьяков Н.В. Закон единства в строении древостоев, М.; Л., 1927. 113 с.

- Третьяков Н.В. Лесная таксация : (Конспект лекций). Л., ЛТА, 1956. 216 с. Фотопринт.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.; Л., 1952. 853 с.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М., 1965. 458 с.
- Тышкевич Г.Л. Еловые леса Советских Карпат. М., 1962. 173 с.
- Тюрин А.В. Еловые насаждения в северной и северо-восточной России. - Тр. по лесн. опыт. делу в России, 1916, вып. 58, с. 1-79.
- Тюрин А.В. Нормальная производительность насаждений : Всеобщие таблицы хода роста. М.; Л., 1930. 198 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. Пер. с англ. М., 1980. 327 с.
- Урал и Предуралье. М., 1969. 461 с.
- Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В.Г. Карпова. Л., 1983. 318 с.
- Фалалеев Э.Н. Строение пихтовых лесов Сибири. - Лесн. журн., 1960, № 4, с. 16-21.
- Физико-географическое районирование СССР : Характеристика региональных единиц / Под ред. Н.А. Гвоздецкого. М., 1968. 375 с.
- Фильрозе Е.М., Шмелькова Т.М. Динамика роста деревьев и некоторые приемы ее математического описания. - Экология, 1971, № 2, с. 15-26.
- Фирсова В.П. Лесные почвы Свердловской области и их изменения под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Свердловск, 1969. 151 с.
- Фрей Т.Э.-А. Фитоценоз как многомерная стохастическая система. - Тр. Моск. о-ва испытателей природы, 1970, т. 38, с. 237-247.
- Фрей Т.Э.-А. Продуктивность европейских ельников заслуживает согласованного экологического изучения (проект Picea). - В кн.: Биологическая продуктивность ельников : Материалы 1 Всесоюзного совещания РИ-сеа. Тарту, 1971, с. 201-208.
- Хаустов Л.В. Определение возраста ели по виду коры. - Лесн. хоз-во, 1955, № 8, с. 10-14.
- Хильми Г.Ф. Биогеофизическая теория и прогноз самоизреживания леса. М., 1955. 86 с.
- Цепляев В.П. Леса СССР : Хозяйственная характеристика. М., 1961. 456 с.
- Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. - Тр. Геоморфол. ин-та, 1932, вып. 4, с. 1-377.
- Чертов О.Г. Определитель типов гумуса лесных почв. Л., 1974. 15 с.
- Чертов О.Г., Дыренков С.А., Федорчук В.Н. и др. Взаимоотношения ели и сосны в скальных местообитаниях северной части Карельского перешейка. - В кн.: Всесоюзное совещание по биогеоценологии и методам учета первичной продуктивности в еловых лесах : Тез. докл. Петрозаводск, 1973, с. 134-135.
- Чертовской В.Г. Еловые леса европейской части СССР. М., 1978. 176 с.
- Чмыр А.Ф. Биологические основы восстановления еловых лесов южной тайги. Л., 1977. 160 с.
- Чупров Н.П. Рост модальных елово-березовых насаждений Архангельской области. - Лесн. хоз-во, 1964, № 11, с. 14-22.



Шавнин А.Г. Опыт изучения возрастной структуры и строения елово-лихтовых насаждений по данным исследования на свежих вырубках. - Тр. Урал. лесотехн. ин-та, 1959, вып. 16, с. 175-187.

Шавнин А.Г., Дуплишев И.Т. Еловые леса : Возрастное развитие. - В кн.: Леса Дальнего Востока. М., 1969, с. 124-125.

Шварц С.С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии. - Экология, 1972, № 6, с. 13-19.

Шеников А.П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Шиманюк А.П. Опыт изучения северных лесов. М.; Л., 1931. 104 с.

Шиманюк А.П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках. М., 1955. 356 с.

Шиятов С.Г. Возрастная структура и формирование древостоев лиственных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал). - Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1965, вып. 42, с. 81-95.

Шкляев А.С., Балков В.А. Климат Пермской области. Пермь, 1963. 156 с.

Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. 223 с.

Шмитхюзен И. Общая география растительности. Пер. с нем. М., 1966. 310 с.

Шербатенко В.И. Ельники Алтая : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1971. 23 с.

Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л., 1981. 232 с.

Юдин Ю.П. Растительность Вымско-Вычегодской области Коми: [Машинопись]. - Фонды Коми фил. АН СССР, 1934, янв. № 3/9.

Юргенсон Е.И. Ельники Прикамья и проблема их возобновления. Пермь, 1958. 158 с.

Юркевич И.Д., Голод Д.С. Строение еловых древостоев в связи с типами леса. - В кн.: Дендрология и лесоведение. Минск, 1967, с. 34-50.

Юркевич И.Д., Голод Д.С., Парфенов В.И. Типы и ассоциации еловых лесов : (По исследованиям в БССР). Минск, 1971. 351 с.

Яковлев Г.Б. Рост еловых насаждений и формирование их возрастных структур в подзоне южной тайги. - В кн.: Возобновление и формирование лесов на вырубках. М., 1975, с. 71-94.

Яковлев Ф.С., Воронова В.И. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 189 с.

Abstracts of the papers presented at the XII International Botanical Congress, July 3-10, 1975. Leningrad, 1975, vol. 1, p. 1-276; vol. 2, p. 277-603.

Assmann E. Waldetragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. München etc., 1961. 492 S.

Assmann E. Bonitierungssysteme und Ertragsprognose. 2. Intern. Ertragskunde-Tagung. - Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien, 1967, H. 77, S. 45-76.

Assmann E. Zuverlässige Grundlagen für eine bewegliche Planung in der Forstwirtschaft. - Forstwiss. Cbl., 1971, Bd 90, N 3, S. 183-188.

Assmann E., Franz F. Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. München, 1963. 104 S.

A s s m a n n E., Franz F. Verläufige Fichten-  
Ertragstafel für Bayern. Autoren-Referat. - Forstwiss. Cbl.,  
1965, Bd 84, S. 1-68.

B a c k e r F.S. Theory and practice of silviculture.  
New York; London, 1934. 502 p.

B e r t a l a n f f y L., von. General system theory.  
New York, 1973. 311 p.

B l a n k m e i s t e r J. Die Fichtenwirtschaft unter  
forstlichem, ertragskundlichem, landeskulturellem und sozialen  
Aspekt. - Arch. Naturschutz- u. Landschaftsforsch., 1971,  
Bd 11, H. 4, S. 251-272.

B l a n k m e i s t e r J., H e n g s t É. Die Fichte  
im Mittelgebirge. Radebeul, 1971. 287 S.

B r a u n-B l a n q u e t J. Pflanzensoziologie. 3. Aufl.  
Wien; New York, 1964. 865 S.

C o o p e r F. The ecology of fire. - Sci. Amer., 1961,  
vol. 204, N 4, p. 215-241.

C o u s e n s J. An introduction to woodland ecology.  
Edinburgh, 1974. 151 p.

E i s e l t M.G. S c h r ö d e r R. Nadelgehölze. 3.  
Aufl. Radebeul, 1974. 352 S.

E r i k s s o n H. Granens produktion i Sverige. - Rapp.  
och Uppsätser, 1976, N 41, S. 1-291.

F i r b a s F. Pflanzengeographie. - In: Lehrbuch der  
Botanik für Hochschulen. Berlin, 1958.

F i r e in the Northern environment - a symposium / Ed.  
by C.W. Slaughter, R.J. Barney, G.M. Hansen. Portland; Ore-  
gon, 1971. 275 p.

F r ö h l i c h I. Urwaldpraxis. Radebeul; Berlin, 1954.  
200 S.

G e p p J. Die Problematik der standortwidrigen Fichten-  
forste. - Natur und Land, 1975, N 1, S. 182-190.

G r o w t h model for tree and stand simulation / Ed. by  
J. Fries. - Rapp. och Uppsätser, 1974, N 30, S. 1-379.

H a r p e r J.L. Population biology of plants. London etc.,  
1982. 892 p.

H e g e r A. Lehrbuch der forstlichen Vorratspflege. Ra-  
debeul; Berlin, 1955. 204 S.

H e i k i n h e i m o O. Koskiviljelyksen vaikutus Suo-  
men metsäin. Helsinki, 1915. 264 p. (Acta forest. fennica;  
Vol. 4).

H e l k i n h e i m o O. Pohjois-Suomen Kuusimetsien  
hoito. Helsinki, 1922. 215 p. (Metsätiet. koelaitoks. Julk.; Vol. 5).

H e i n s e l m a n n M.L. Forest sites, bog process,  
and peatland types in the glacial lake Agassiz region, Minne-  
sota. - Ecol. Monogr., 1963, vol. 33, p. 327-374.

H o c h t a n n e r G. Waldbauliche Probleme auf labi-  
len Fichtenstandorten. - Allgem. Forstztschr., 1967, Bd 19,  
S. 310-312.

H o l m s g a a r d E. Ertragskundliche Untersuchungen  
in Fichtenbeständen erster und zweiter Generation im dänische  
Jungmörenengebiet. - Tagungsber. Dt. Akad. Landw. Berlin,  
1968, N 84, S. 25-34.

H o r n d a s c h M. Die Standortserkundung und ihre Fortentwicklung. Grundlage der Rationalisierung des Forstbetriebes. Beil. Allgem. Forstztschr., 1970, N 2 (Waldbau der Zukunft), S. 1-30.

I l v e s s a l o J., I l v e s s a l o M. Suomen metsätyyppit metsiköiden luontaisen kehitys - ja puuntuottokyvyn valossa. Helsinki, 1975, 101 p. (Acta forest. fennica; Vol. 144).

J o h a n n K., P o l l a n s c h ü t z J. Der Einfluss der Standraumregulierung auf den Betriebserfolg von Fichtenbetriebsklassen. - Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien, 1980, H. 132, S. 1-115.

K e l t i k a n g a s V. Suomalaisista seinäsammaltyypeistä ja niiden asemasta Cajanderin luokitusjärjestelmässä. Helsinki, 1959, 266 p. (Acta forest. fennica; Vol. 69).

K e n n e l R. Die Konstruktion von Ertragstafeln mit Hilfe von Durchmesserverteilungen und Einheitshöhenkurven. - Forstwiss. Cbl., 1970, Bd 90, N 2, S. 117-128.

K o p p D. Die Waldstandorte des Tieflandes. 2. Lfg., T. 3. Standortsmosaike. Potsdam, 1973, Bd 1, S. 145-320.

L e a k W.B. The 1-shaped probability distribution. - Forest Sci., 1965, N 4, p. 405-409.

L e a k W.B. Sapling stand development: a compound exponential process. - Forest Sci., 1970, vol. 16, N 2, p. 177-182.

L e i b u n d g u t H. Über Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse in Urwälder. - Schweiz. Ztschr. Forstwes., 1959, Bd 110, S. 111-124.

L e i b u n d g u t H. Europäische Urwälder der Bergstufe. Bern; Stuttgart, 1982, 308 S.

L y r H., P o l s t e r H., F i e d l e r H.-J. Gehölzphysiologie. Jena, 1967, 435 S.

M e u s e l H., J ä g e r E., W e i n e r t E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Leipzig, 1965, 583 S.

M i t s c h e r l i c h G. Das Wachstum der Fichte in Europa. - Allgem. Forst- u. Jagtztg., 1963, H. 2-5/6, S. 29-45, 61-71, 93-100, 125-139.

M i t t e i l u n g e n der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien, 77. H., 1967 : 2. Intern. Ertragskunde-Tagung, Wien, 3.-7. Oktober 1966, 1. Bd, S. 1-338; 2. Bd, S. 339-518.

M ö l l e r C.M. Über die Bedingungen für das Erreichen hohen Alter bei Waldbäumen. - Forstwiss. Centralbl., 1957, H. 11/12, S. 115-141.

N e b e W. Über Beziehungen zwischen Klima und Wachstum der Fichte (*Picea abies*) in ihrem europäischen Verbreitungsgebiet. - Arch. Forstwes., 1968, Bd 17, H. 12, S. 1213-1238.

O s u m i Sh. On the frequency distribution of d.b.h. in stands. - Kyoto Prefectural Univ. For., 1961, vol. 15, p. 75-84.

P a s s a r g e H. Zur soziologischen Gliederung mitteleuropäischer Fichtenwälder. - Feddes repert., 1971, Bd 81, H. 8-9, S. 577-604.

P i e l o u E.C. Mathematical ecology. New York etc., 1977, 384 p.

- Prodan M. Forstliche Biometrie, München etc., 1961. 432 S.
- Rubner K. Die Pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues. 5. Aufl. Radebeul; Berlin, 1960. 620 S.
- Saly R. Poznámky k vplyvu smerecin na pody. - Les, 1965, 1, S. 17-25.
- Sarvas R. Der nordische Urwald. - Schweiz. Ztschr. Forstwes., 1959, Bd 3, S. 319-345.
- Schlenker G. Stabile und labile Fichtenstandorte. - Allgem. Forstztschr., 1967, Bd 19, S. 308-310.
- Schmidt-Vogt H. Brotbaum Fichte. - Allgem. Forstztschr., 1967, Bd 19, S. 303.
- Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Hamburg; Berlin, 1977, Bd 1. 677 S.
- Siren G. The development of spruce forest on raw humus sites in Northern Finland and its ecology. Helsinki, 1955. 363 p. (Acta forest. fennica; Vol. 62);
- Speidel G. Die betriebswirtschaftliche Bedeutung Fichte. - Allgem. Forstztschr., 1967, Bd 19, S. 304-307.
- Spurr S.H., Barnes B.V. Forestry ecology. New York etc., 1980. 687 p.
- Stability of spruce forest ecosystems. Intern. Symposium, Okt. 29-Nov. 2, 1979, Brno, CSSR, 1980. 517 p.
- Structure and ecology of the temperate forest ecosystems / Ed. by T. Frey. Tartu, 1981. 154 p.
- Suzuki T. Forest transition as a stochastic process. - Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien, 1971, H. 91, S. 69-83.
- Swierk pospóly Picea abies (L.) Karst. - In: Nasze drewa lesne. Warszawa; Poznan, 1977, t. 5. 565 s.
- Thomasius H. Wald, Landeskultur und Gesellschaft. Dresden, 1973. 439 S.
- Thomasius H. Über ein Verfahren zur Bestimmung von Pflanzenzahlen und Pflanzenverbänden für Aufforstungen mit monopodialen Massenbaumarten. - Wiss. Ztschr. techn. Univ. Dresden, 1974, Bd 23, N 5, S. 1235-1247.
- Viereck L.D., Little E.L. Alaska trees and shrubs. Washington, 1972. 265 p.
- Wagenknecht E., Belitz G. Die Fichte im norddeutsche Flachland. Radebeul; Berlin, 1959. 121 S.
- Weck J. Entwicklungsstufen und Gefügetypen von Baumbeständen. - Forstwiss. Cbl., 1956, Bd 75, H. 3/4, S. 108-124.
- Whittaker R.H. Communities and ecosystems. 2nd ed. New York, 1975. 531 p.
- Wiedemann E. Die Fichte. - Mitt. Forstwirtsch. u. Forstwiss., 1936, S. 1-62; 1937, S. 103-248.
- Wohlfarth E. Vom Waldbau zur Waldpflege. München etc., 1961. 144 S.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение .....	3
1. История исследований таежных ельников .....	9
2. Методы исследований структуры и динамики ельников .....	24
2.1. Районы и объекты .....	24
2.2. Исследования структуры и динамики древостоев .....	26
2.3. Лесотипологические исследования .....	33
3. Общие закономерности структуры и динамики ельников спонтанной тайги .....	37
3.1. Структура древостоев и лесных массивов естественных ельников, их современная динамика .....	40
3.2. Статистический подход к моделированию структуры и динамики ценопопуляций .....	75
3.3. Вероятностная модель динамики абсолютно разновозрастных древостоев .....	91
3.4. О соотношении продуктивности и устойчивости ценопопуляций ели .....	103
4. Структура и динамика растительных сообществ и типов лесных биогеоценозов спонтанной тайги .....	108
4.1. Изменение структурной сложности фитоценозов ельников в ходе эндодинамических смен .....	108
4.2. Спыт комплексного анализа гологенетических смен биогеоценозов .....	119
Заключение .....	151
Литература .....	153