

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЛЕСА И ДРЕВЕСИНЫ им. В. Н. СУКАЧЕВА

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ДРЕВЕСНЫХ ЦЕНОЗОВ

Ответственный редактор
д-р с.-х. наук *Д. М. Киреев*



НОВОСИБИРСК
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1985

64
 Анализ структуры древесных ценозов / Бузыкин А. И., Гавриков В. Л., Секретенко О. П., Хлебопрос Р. Г. — Новосибирск: Наука, 1985.

В монографии описываются формирование древесного ценоза, взаимодействие древостоя и подроста, а также смена поколений хвойных. На базе использования радиальной функции распределения рассматриваются горизонтальная структура одно- и разновозрастного ценоза и эффекты взаимодействия древесных растений. Приводятся феноменологическая и математическая модели смены поколений. В основе их лежат представления о дискриминационном характере взаимоотношений поколений, а также об относительной дискретности актов смены поколений в элементарных структурах ценоза и иерархичности взаимодействия разных поколений.

Книга рассчитана на лесоводов, экологов, биологов, а также преподавателей и студентов лесохозяйственных и биологических факультетов вузов.

*А. И. Бузыкин, В. Л. Гавриков, О. П. Секретенко,
 Р. Г. Хлебопрос*

Рецензенты *И. С. Аброров, Ф. В. Глебов*

ВВЕДЕНИЕ

Обсуждаемые в книге вопросы не новы в том смысле, что имеют достаточно длительную историю исследований, однако до сих пор не нашли принципиального решения. Авторы предприняли попытку рассмотреть именно те аспекты, которые воспринимались как достаточно ясные и само собой разумеющиеся. В действительности же анализ структуры древесных ценозов в пространственно-временном отношении оказался довольно сложной задачей, результаты решения которой на протяжении последнего десятилетия весьма скромны. Одна из причин, по нашему мнению, заключается в том, что одни исследователи представляют задачу познания структуры древесных ценозов легкой, другие — трудной.

Наиболее отчетливо недостаточность знаний о строении и функционировании древесных ценозов как о чередовании поколений выявилась в самом начале поиска подхода и попыток составления не только простейшей математической модели смены поколений, но и феноменологического описания их сукцессий. Прежде всего, в этом разделе лесоведения пока не стали господствующими популяционные представления, слабо обоснованы корректные понятия и дефиниции, фактические данные ввиду недостаточного и одностороннего накопления с большим трудом поддаются минимально удовлетворительной формализации.

На протяжении всей истории исследования древесных ценозов отмечался общий недостаток — в них давалась характеристика либо только взрослых растений, либо только молодых. В тех случаях, когда изучался весь ценоз, обычно пользовались разными методиками для всходов, подроста и других возрастных групп. В результате этого известные данные было трудно состыковать для получения, например, полного возрастного спектра ценопопуляции древесных растений.

Документированный анализ структуры древесных ценозов и его экспериментальная проверка, как признано, значительно осложняется ввиду большой продолжительности жизни древесных растений и существенного удельного веса вероятностно-статистической компоненты в организации и функционировании рассматриваемых ценозов. Это обусловлено адаптивной возможностью

хвойных растений, например, в пределах одновозрастного ценоза иметь различия среди его особей до 3—4 порядков по массе, а также по их численности на протяжении жизни одного поколения. С данных позиций рассмотрена общая схема формирования древесного ценоза, взаимодействие особей в процессе совместного роста и взаимоотношения между материнским древостоем и под-ростом.

Пространственно-временная организация древесного ценоза сложна и имеет много параметров. Основной аспект ее — формирование (обособление) и смена поколений — достаточно полно не обсуждался специально, отсутствовало и понятие поколение древесных растений, адекватное его природе. Смена поколений — атрибут лесообразовательного процесса, нарушение которого сказывается на существовании целостности надорганизменной системы. Поколение на том или ином этапе роста и развития характеризуется определенной численностью во времени. Согласно современным представлениям, колебания численности могут иметь эндо- и экзогенную природу. Анализ литературных материалов и исследование математической модели, описывающей смену поколений в рамках допущений, соответствующих ее природе, позволили обосновать одну из альтернативных гипотез колебательного процесса.

Древостой, элемент леса, ценопопуляция или древесный ценоз в целом являются организованными системами вследствие взаимодействия особей в процессе их роста и развития. В чем проявляется данная организованность, в каких эффектах и структурах, поддающихся объективному выявлению, анализу и оценке? Авторы попытались впервые для решения лесоведческих задач применить метод, основанный на использовании радиальной функции распределения, в частности, для анализа пространственного размещения деревьев, их структур и взаимодействия особей. Такой анализ выполнен в одно- и разновозрастных ценозах по некоторым их параметрам.

Авторы надеются привлечь внимание коллег к исследованию и решению этой чрезвычайно трудной и интересной задачи, имеющей не только частное теоретическое и практическое, но и общепро- биологическое значение.

РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОДРОСТА, ФОРМИРОВАНИЕ И СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ ХВОЙНЫХ

ДРЕВОСТОЙ КАК РЕГУЛЯТОР РОСТА И ЧИСЛЕННОСТИ ПОДРОСТА

Влияние экологических и фитоценологических условий на рост деревьев и древостоев исследовано достаточно широко. Однако проявление эндогенного ритма роста деревьев в ценологических процессах и эффектах мало изучено, хотя именно эндогенная ритмика индивидуумов, слагающих ценоз, обуславливает существенные структурные и функциональные его характеристики. Наша задача заключалась в том, чтобы выяснить ее роль в функционировании ценоза на примере формирования, взаимоотношений и смены поколений хвойных.

Смена поколений древесных растений, часто осложненная в природной обстановке обратимым и необратимым замещением одних эдификаторов другими, в сущности представляет собой непрерывный лесообразовательный процесс. Несмотря на то, что изучение смен поколений имеет довольно длительную историю, многие стороны этого процесса освещены односторонне и недостаточно удовлетворительно объяснены из-за сложности и трудности экспериментальной проверки. И лишь изучение конкурентных взаимоотношений между подростом и древостоем в сфере корневых систем и в надземной сфере, начиная с опытов К. Фрике [Fricke, 1904], основано на специально поставленных экспериментах, в которых учитываются и оцениваются некоторые экологические параметры и реакции растений на их трансформацию.

Наиболее исследованы взаимовлияния между материнским древостоем и подростом. И хотя понятия материнский древостой и подрост характеризуют очень неоднородные объекты с условными границами между ними, такое разграничение традиционно принято и, видимо, необходимо для изучения и описания подобных взаимодействий.

Говоря о взаимодействии, мы тем самым подчеркиваем, что существуют прямые и обратные связи между выделяемыми совокупностями. Но совершенно очевидно, что влияние древостоя на подрост несравнимо по силе с обратным воздействием. На прямые воздействия обращали внимание многие исследователи, о чем накоплен обширный материал.

Наиболее значительных результатов в экспериментальном исследовании взаимных отношений древостоя и подроста добился В. Г. Карпов [1969], показавший сложный характер конкуренции за свет, влагу и питательные вещества почвы и неоднозначный механизм взаимных отношений между растениями в зависимости от экологии и биологии вида, возраста растений и экологических условий существования ценозов. Влияние древостоя на подрост весьма противоречиво, так как, с одной стороны, особенности фито-климата лесных сообществ благоприятно сказываются на выживаемости и росте подроста, а с другой — древостой создает сильную конкуренцию подросту, вызывая его элиминацию или сильное угнетение.

Опубликованные в последнее время материалы [Чертовский, Пигарев, 1975; Веремьева, 1981; Ермолова, 1981] свидетельствуют о существенной роли освещенности в жизнедеятельности подроста. По данным С. С. Веремьевой [1981], ельник полнотой 0,7 обеспечивает уровень освещенности в 1,5—2 раза ниже, чем необходимо для нормального развития подроста. Последний под пологом ели значительно задержан в росте, хотя по возрасту он, как правило, на 10 лет старше елового подроста той же ростовой группы под пологом березы [Веремьева, 1981]. В этом отношении представляют интерес наблюдения В. Г. Чертовского и Ф. Т. Пигарева [1975] за ростом подроста в ельниках разных подзон тайги. В южной тайге он растет несколько лучше в первые годы жизни, но далее ель становится более требовательной к свету и замедляет рост после 30—35 лет. В северных ельниках, где под полог проникает гораздо больше света, подрост хорошо растет и в 70—80 лет [Чертовский, Пигарев, 1975].

Другие исследователи обращали внимание на роль корневой конкуренции в рассматриваемых взаимоотношениях [Карпов, 1969; Рахтеенко, 1973; Лащинский, 1981]. И. Н. Рахтеенко [1973] попытался вскрыть механизм, обуславливающий наличие острой конкуренции между одними видами и отсутствие ее между другими. Им выявлены видоспецифичные циклы в поглощении и выделении минеральных веществ. Совпадение максимумов поглощения может тормозить рост, усиливая конкуренцию [Рахтеенко, 1973]. И. Н. Лащинским [1981, 1982] в экспериментах с подрезанием корней показано существенное значение корневой конкуренции между материнским древостоем и подростом. Заслуживают внимания данные об ингибирующем действии опада сосны на рост ее проростков [Лащинский, 1981]. Однако необходимо учитывать, что такой результат получен в эксперименте, где доля хвои была искусственно увеличена. Недостоверность аллелопатического воздействия подстилки на прорастание семян ели установлена Г. Б. Гортинским [1964].

Как видим, можно привести достаточно много веских аргументов в пользу признания необходимости учитывать конкуренцию как за свет, так и за питательные вещества. Правилеп, видимо, взгляд, обоснованный В. Г. Карповым [1969] и Д. П. Рысиным

[1970], о том, что в различных сообществах роль сдерживания развития подростка выполняет свой фактор, а именно лимитирующий. Улучшение условий по нелимитирующему фактору слабо сказывается на улучшении состояния подростка [Карпов, 1969; Рысин, 1970]. Вполне возможно, что существует некая «очередность лимитирования» факторов. Так, по мнению В. В. Мазинга [1969], свет становится лимитирующим там, где вода и питательные вещества не ограничены.

В изучении начального этапа смен поколений и взаимоотношений древостоя и подростка накоплены значительные фактические данные об оценке численности подростка в древостоях разных пород, типов леса и географических условий. Однако достаточной ясности в причинно-следственных связях рассматриваемых явлений пока нет [Рысин, 1970].

Исследователями уже давно установлено взаимодействие между численностью подростка под пологом древостоя и его полнотой и сомкнутостью и как следствие этого — освещенностью. При этом обычно отмечается, что оптимальная полнота для появления подростка составляет 0,5—0,7. Уменьшение численности подростка с увеличением полноты обычно объясняется недостатком света, а с ее снижением — сильно разрастающейся травянистой растительностью. Следует подчеркнуть, что полнота является косвенным таксационным признаком, не характеризующим биологические и возрастные особенности древостоя. Она может быть одинаковой в древостоях разного возраста и густоты, например в молодом интенсивно растущем древостое и в старом, находящемся в стадии распада. Однако на разных возрастных этапах роль ее в появлении, росте и выживании подростка различна.

В последнее время рядом исследователей в различных географических районах и для разных видов древесных растений установлено, что воздействие материнского древостоя на подросток осуществляется главным образом в почвенной сфере, сфере распространения корневых систем. Это проявляется в конкуренции за влагу, элементы питания (большое значение имеют и корневые выделения), а не только за солнечную радиацию. Накоплены многие факты, свидетельствующие о существенном влиянии материнских деревьев на численность всходов и подростка и их состояние — скорость роста, степень угнетения, морфоструктуру и др. [Aaltonen, 1926; Петренко, 1957; Уткин, 1960; Бузыкин, 1963; и др.].

Отсутствие подростка или его низкая численность и угнетенное состояние в приствольных кругах деревьев, оставленных на вырубках в качестве источников семян, а также депрессия в росте молодняков под влиянием даже редко стоящих семенных деревьев, особенно на мелких и олиготрофных почвах, позволяют считать древостой вероятным регулятором численности подростка и его состояния под своим пологом, т. е. регулятором смены поколений деревьев в естественных условиях. Следовательно, есть веские основания определить интегральный прямой показатель условий возникновения и роста нового поколения под пологом древостоя.

К такому показателю целесообразно отнести густоту древостоя в том или ином возрасте. В конечном счете именно через густоту древостоев-эдификаторов перераспределяются ресурсы среды, приходящиеся на одну особь в системе «фитоценоз — экотоп», определяется степень напряженности взаимных отношений и влияний как между деревьями материнского древостоя, так и между древостоем и подростом [Бузыкин, 1965]. Приспособительные реакции и численность подроста регулируются совокупностью прямых и обратных связей в системе «древостой — подрост» в соответствии с условиями светового, воздушного и водного режимов, конкуренцией в сфере корневых систем за элементы питания и влагу, аллелопатическими воздействиями со стороны взрослых деревьев и травяно-кустарничкового покрова и другими факторами существования, определяемыми густотой древостоя в соответствующем возрасте.

Как известно, густота древостоя в известной мере является функцией возраста. Возраст древостоя и соответствующая ему густота в определенных экологических условиях, ценотические особенности, свойственные каждому возрастному этапу, обуславливают такие конкурентные взаимоотношения между древостоем и подростом, которые определяют то или иное количество подроста под пологом в разном возрасте древостоя и при различной его густоте (рис. 1).

Молодой и густой древостой в период интенсивного роста и накопления органической массы наиболее полно осваивает почвенную толщу и извлекает из нее наибольшее количество влаги и элементов питания. В сочетании с низкой освещенностью и сильным аллелопатическим воздействием это приводит к тому, что под молодняками и жердняками хвойных численность подроста обычно очень мала, так как подрост отмирает на этапе всходов или в первые годы жизни или находится в крайне угнетенном состоянии. К тому же в указанном возрасте еще очень низка репродуктивная способность древостоев. Под пологом таких древостоев подавлен и травяно-кустарничковый покров.

С увеличением возраста происходит естественное изреживание древостоя, снижение его текущего прироста, усиление под пологом как освещенности, так и распада органических остатков в процессе биологического круговорота веществ. В связи с изреживанием улучшаются эдафические условия существования каждой особи, ослабевает степень конкурентного давления со стороны древостоя и под его пологом увеличивается не только численность подроста, но и время его жизни.

В древостоях, находящихся в стадии распада, освобождающаяся экологическая ниша по мере выпадения отдельных деревьев способствует возобновлению и усиленному росту нового поколения и выходу его в верхний полог. При этом получают значительное развитие многие виды из травяно-кустарничкового покрова, способные в той или иной степени сдерживать появление подроста. В разреженных древостоях травянистые растения проходят пол-

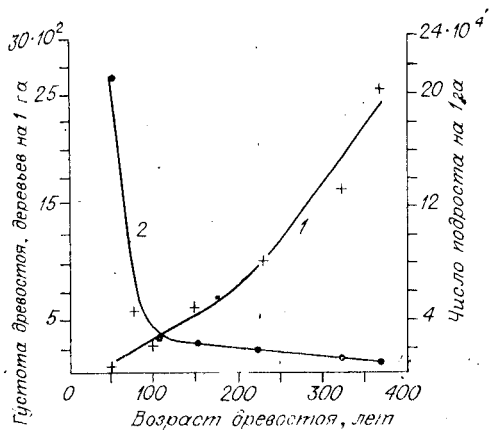


Рис. 1. Численность подроста под пологом древостоев разной густоты и возраста (сосняк ксерофитно-низкотравный на песчаных отложениях Баргузинской впадины).
1 — численность подроста; 2 — густота древостоя.

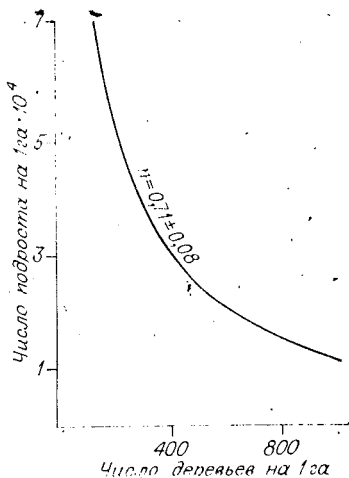


Рис. 2. Численность подроста под пологом 120—140-летних древостоев разной густоты (сосняк ольховниково-рододендровый, Восточное Прибайкалье).
Кривая отражает корреляционное отношение.

ный цикл развития, включая репродуктивную фазу, в густых же древостоях их жизненный цикл ограничивается ростом вегетативных органов. Можно считать, что появление, выживаемость и рост подроста находятся в прямой зависимости от густоты и возраста материнского древостоя. Если связь численности подроста с густотой и возрастом древостоя довольно четко обнаруживается в одно-возрастных материнских древостоях (рис. 2, 3), то в разновозрастных подобия зависимость вуалируется сложным воздействием на подрост обособленных и не обособленных на площади деревьев разных поколений и возрастных групп.

В возобновительных процессах под пологом древостоя и смегах поколений таежных лесов особенно велика роль низовых пожаров. Они влияют на смену поколений не однозначно: с одной стороны, уничтожают имеющийся подрост, с другой — минерализуют поверхность почвы, освобождают связанные в органической массе зольные элементы и азот, в некоторой степени разреживают древостой и тем самым создают условия для массового появления подроста, характерного в светлохвойных лесах. Какой бы высокой ни была численность подроста в таких древостоях, ее, вероятно, следует считать временным результатом благоприятно складывающихся условий. В конечном итоге именно механизм регулирования численности и адаптационные возможности подроста определяют то предельное число особей и максимальное время их жизни, которое «допускает» древостой под своим пологом при тех или иных ресурсах среды.



Рис. 3. Численность подроста под пологом 130-летних древостоев разной густоты (сосняк бруснично-зеленомошный, Среднее Приангарье, по Бузыкину [1981]).

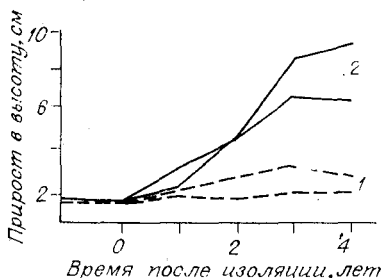


Рис. 4. Прирост вертикального побега подроста сосны под пологом древостоя (сосняк рододендрово-зеленомошный и разнотравно-зеленомошный, Среднее Приангарье, по Бузыкину [1981]).

1 — контроль; 2 — изолированный от корневых систем взрослых деревьев подрост.

Подрост древесных растений под пологом — один из лабильных элементов структурной организации биогеоценоза. Появляясь непрерывно или «вспышками» и таким образом отмирая, он представляет собой в конкретных типах леса тот относительно стабильный резерв, индивиды которого в процессе борьбы за существование постепенно или в короткий срок сменяют материнские поколения. При этом в естественных лесах сам древостой-эдификатор посредством механизма прямых и обратных связей выступает в качестве регулятора смены поколений.

На улучшение ценотической обстановки крайне угнетенный подрост «чутко» реагирует увеличением фотосинтетического аппарата и прироста, а также перестройкой своей морфоструктуры. Например, в опыте с изоляцией естественно возникшего подроста сосны от корневой конкуренции взрослых деревьев подрост характеризовался своеобразной «торчковой» жизненной формой и сильным угнетением: высота 7-летней сосны составляла 9 см, 16-летней — 23 см, длина хвоя — 2—3 см, мутовки и боковые побеги отсутствовали. В условиях одного и того же фитолимата и радиационного режима устранение корневой конкуренции и других воздействий в почвенной сфере со стороны взрослых деревьев привело к существенному усилению прироста подростка, изолированного от их корневой системы (рис. 4). Длина хвоя увеличилась в 1,5—2,5 раза.

Механизм приспособления подростка к подпологовой обстановке проявляется в тенденции к накоплению азотсодержащих соединений в отдельных органах растений, замедлению утилизации низкомолекулярных углеводов и аминокислот в процессе биосинтеза полимерных соединений. Происходит перестройка ферментных систем: увеличение активности инвертазы можно рассматривать как приспособительную реакцию на неблагоприятные условия, обеспечивающую максимальное использование транспортных и запас

ных олигосахаров для создания фонда мономеров, используемых в ростовых процессах. При этом резко падает активность протеиназы, нарушается белковый обмен и функционирование систем регуляции роста [Судачкова, 1973].

В процессе энергетической и хроматической адаптации подрост использует даже то незначительное количество света, которое проникает через полог древостоя. Судя по накоплению зеленых и желтых пигментов в тканях угнетенного подростка, адаптивные изменения метаболизма имеют компенсаторный характер. Ослабление света восполняется увеличением синтеза пигментов, недостаток углеводов влечет за собой ослабление фотосинтеза — более экономичным расходом их в процессе дыхания и т. д. Подрост чрезвычайно слабо фотосинтезирует, в то же время механизм обратной связи обеспечивает и слабый расход энергии на дыхание. В конечном счете замедленный фото- и биосинтез в процессе морфогенеза способен поддерживать лишь минимальный объем фотосинтетического аппарата у подростка и, следовательно, крайне ограниченный рост его [Чернышев, 1967].

После ослабления или устранения неблагоприятных факторов весьма угнетенный подрост обычно способен к образованию нормальной морфоструктуры и смене материнского древостоя.

ПОКОЛЕНИЕ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

При рассмотрении некоторых аспектов смены поколений и взаимоотношений подростка и древостоя целесообразно уточнить, что имеется в виду, когда речь идет о поколениях древесных растений, так как нет полного и обоснованного определения понятия «поколение древесных растений». Поколение определяется как совокупность деревьев, однородная в генетическом, возрастном, морфологическом, экологическом и фитоценотическом отношениях [Семечкин, 1967]. Аналогично этому поколение понимается как статистическая однородная совокупность деревьев внутри насаждения, обусловленная возрастной и генетической однородностью [Лебков, 1967]. С точки зрения статистической однородности В. Ф. Лебков считает абсолютно разновозрастной древостой одним, хотя и очень неоднородным, поколением. На наш взгляд, представление о поколении должно включать существенно важный временной интервал, позволяющий не только формально, а главным образом содержательно отделять одно поколение от другого. Поэтому совершенно очевидно, что абсолютно разновозрастной древостой нельзя рассматривать как одно поколение, так как объективно он представлен несколькими совместно существующими поколениями.

В соответствии с общепринятой в русском языке дефиницией поколение древостоя представляет собой совокупность одновременно появившихся деревьев. За одновременность возникновения древостоя в лесной таксации в настоящее время принимается вре-

менной интервал, не выходящий за рамки 20 лет для хвойных, а также твердолистных и 10 лет — для мягколистных и являющийся, таким образом, признаком одновозрастности древостоя. Для отдельных долгоживущих древесных пород указанный интервал увеличен до 40 лет. И хотя принимать в качестве критерия деления древостоя на поколения различия в возрасте совокупностей деревьев, выходящие за указанные рамки, нет достаточных оснований, такое содержание понятия «поколение» принято в качестве рабочего многими исследователями [Дыренков, 1971; Столяров, Кузнецова, 1973; Тихонов, 1979; и др.]. Для практических целей названный критерий является, видимо, удобной формализацией. Формализованность поколения в этом виде помогает успешно моделировать динамику древостоев [Дыренков, Горювая, 1980]. Но нужно отметить, что биологический смысл указанного критерия неясен. Обоснования его встречаются редко и базируются на многовершинности и волнообразности распределения деревьев по ступеням толщины, на периодичности в приросте, в возобновлении. Так, Б. А. Иванкевич (1927) [цит. Колесников, 1956] сообщал о 40-летней периодичности в возобновлении дальневосточных кедровых лесов. И. В. Семечкин [1967] выделял поколения по волнообразному возрастному распределению.

Вместе с тем уже давно отмечается недостаточность трактовки поколений как только возрастных совокупностей. Так, И. В. Семечкин [1967а, б], полагая, что возраст деревьев не является единственным и определяющим в выделении естественных временных групп, рассматривал насаждения как экологически неоднородную совокупность, где поколения формируются в процессе полного использования определенной экологической ниши.

Применение только одного критерия абсолютного возраста деревьев оправдано тогда, когда можно пренебречь неравномерностью развития особей внутри насаждения, так как растения одинакового абсолютного возраста различаются «собственным возрастом», определяемым скоростью прохождения онтогенетических стадий [Титов, 1978]. Заметим, что скорость прохождения стадий находится под контролем в том числе и экологической среды.

Такой подход с точки зрения общности экологической ниши получил признание в фитоценологии. Например, Т. А. Работнов, рассматривая значение разнообразия возрастных состояний для ценопопуляции, пишет: «По сути дела, каждой возрастной группе особей (всходы, ювенильные, имматурные, взрослые, сенильные) соответствует особая, свойственная ей экологическая ниша» [1978, с. 168]. Ю. А. Злобин [1976], отмечая экологическую обособленность подроста, предлагал рассматривать его как субценопопуляцию.

Безусловно, отнесение группы особей к той или иной экологической нише само по себе является сложной проблемой из-за изменения со временем статуса возрастных групп «всходы → ...сенильные особи», в том числе и вследствие недостаточной разработанности концепции ниши. Однако в первом приближении, видимо,

можно использовать размеры индивидов как оценку принадлежности к общей экологической нише. Иногда делаются попытки выделять поколения по точкам в координатах возраст — размер [Козин, 1981]. В. Н. Габеев [1976] делит древостой на условные поколения, пользуясь исключительно средними показателями высот и диаметров.

В связи с рассматриваемыми вопросами определенный интерес представляет учение Н. В. Третьякова [Третьяков и др., 1952] об элементах леса — неделимых частях сложных совокупностей — древостоев. Короче говоря, элемент леса по Н. В. Третьякову это совокупность, однородная по происхождению (порословое, семенное) и развитию (например, задержанная или не задержанная в росте). Деревья одного возраста могут находиться в разных ярусах вследствие неоднородности в развитии и тогда они, естественно, относятся к разным элементам леса [Третьяков и др., 1952]. Таким образом, им вводилась важная характеристика — результат развития, который будет разным в разной среде. Некоторые авторы понятие элемента леса использовали как эквивалентное понятие поколение. Так, И. И. Лащипский [1981] делит древостой на три элемента леса (поколения): 1) материнские деревья; 2) основное поколение; 3) тонкомер. Внутри отдельных поколений амплитуда возрастных колебаний составляет от 12 до 65 лет.

Наряду с изложенными точками зрения, необходимо сказать, что общебиологический взгляд на поколения состоит в признании их преемственности. Поколение в данном случае рассматривается как совокупность особей одного вида, живущих примерно в одно и то же время и генетически связанных с предшествующими и последующими совокупностями. В то же время под поколением понимают отдельную особь, если ее рассматривают по отношению к предкам и потомкам [Жукова, 1983]. Этот взгляд коевенно отражен Г. Е. Коминым [1964], который в определении термина указывал, что поколения возникают в результате одной из смен лесообразовательного процесса. Однако у растений как прикрепленных организмов возможен еще один вариант преемственности — пространственная. Например, отмечается, что в лесах, не подвергающихся стихийным бедствиям, молодое поколение обычно селится на месте отмерших или отмирающих деревьев [Мелехов, 1975]. Таким образом, по крайней мере в указанных условиях, видимо, имеет место и «наследование» пространства.

Итак, можно сформулировать предельные варианты подходов к содержанию понятия поколение: 1) временной (возрастной) показатель; 2) общность экологической ниши, которая может быть оценена с помощью морфометрических показателей; 3) генетическая преемственность; 4) пространственная преемственность.

Первые два подхода имеют уже довольно длинную историю и здесь достаточно подробно освещены. Заметим лишь, что применение их каждого в отдельности может успешно служить некоторым частным и практическим целям, но абсолютизация одного из них вряд ли способна обеспечить существенные позитивные

результаты в решении пространственно-временной дифференциации ценопопуляций древесных растений на поколения.

Гораздо меньше распространен третий подход — генетическая преемственность поколений. В частности, он связан с попытками использовать понятие семьи [Придня, 1976, 1981]. Семья, согласно цитируемому автору, есть субценопопуляционная структура, которая имеет свою площадь в пределах популяции и представляет собой совокупность близкородственных индивидов, состоящую из родителей и всех генераций потомства. Одним из оснований использования этого понятия служит утверждение, что близко расположенные семена являются потомками одного дерева с большей вероятностью, чем разных деревьев [Придня, 1976]. Однако это может и не иметь отношения к образованию групп деревьев, в которые могут делать вклад несколько родителей, из-за большой дальности разлета семян. И неудивительно, что, как считает М. В. Придня [1976, 1981], термин семья не получил признания, так как его принятие заставляет отвлечься от многих реальностей, выдвигая только один признак — генетическое родство. И хотя названный автор дает описание нескольких семей по 1000—1500 особей, вероятно, у него нет данных о том, что они являются семьями в строгом смысле слова.

В свете изложенного важно рассмотреть аспект пространственной преемственности поколений. Н. И. Казимиров [1971] дает следующую схему динамики возрастных групп в пространстве в процессе превращения одновозрастного насаждения в абсолютно-разновозрастное. На участке леса, занятом одновозрастным древостоем первого поколения, в результате распада образуются «окна». По различным причинам они возникают не одновременно, а с интервалом (до 80—100 лет) и, следовательно, группы относительно одновозрастных деревьев, появляющиеся на их месте, различаются между собой по среднему возрасту. Так создается мозаика пространственно обособленных одновозрастных групп, совокупность которых «порождает» второе относительно разновозрастное поколение. Тот же механизм приводит к смене второго поколения последующими, и с той поры, когда исчезает территориальная обособленность возрастных групп, древостой становится абсолютно-разновозрастным [Казимиров, 1971]. Как нетрудно заметить, внешняя сторона лесообразовательного процесса представляется в виде измельчения мозаики возрастных групп, т. е. площадь, на которой одновременно происходит смена поколений, становится все меньше. Дальнейшая ее судьба в данной схеме не ясна, т. е. непонятно, какой масштаб пространства функционирует в акте смен поколений на конечных стадиях превращения одновозрастного древостоя в абсолютно-разновозрастный.

По наблюдениям многих исследователей [Колесников, 1956; Работнов, 1969; Мелехов, 1975], отмечается контагиозный характер размещения подроста под пологом хвойных лесов. При определенных условиях наблюдается группирование и других возрастных групп [Lorimer, 1980; Проскураков, 1982; Лацциский, 1982].

Например, М. А. Проскуряков [1981, 1982] по материалам изучения пространственного размещения деревьев в горных темнохвойных лесах строит схему динамики их на основе так называемых элементарных групп. Автор отмечает, что элементарными группами в природе реализуются по большей части участки экологических ниш, освобождающиеся в результате отпада деревьев старшего поколения. Также важно отметить, что в схеме М. А. Проскурякова [1981] элементарные группы отражают возрастную цикличность формирования участков древостоя.

Обособление возрастных групп в пространстве, возникающее вследствие случайности пространственного распределения факторов, определяющих выживание зачатков, и «наследование места» при смене поколений наводят на мысль о существовании относительно константных компонентов, где происходят элементарные акты смены поколений. Поскольку речь идет о закономерностях внутреннего взаимодействия древесных растений в популяции, подразумевается отсутствие внешних разрушающих катастрофических воздействий.

Рассмотрим биологические основы выделенности этих компонентов. Деревья в лесу функционируют, оказывая естественно друг на друга существенное влияние. Так как агентами воздействия являются индивиды, распределенные в пространстве, с этой точки зрения популяция представляет некоторое поле взаимовлияний. Вместе с тем деревья в силу разных причин различаются по способности воздействовать на соседей, и «...если мы признаем, что напряженность взаимовлияний в разных точках неодинакова ...и что существуют деревья с большим влиянием на соседей, то можно ожидать существования морфологически различимых реальных естественных совокупностей, связанных непосредственными взаимовлияниями...» [Ицатов, 1967, с. 104—105]. Ранее В. С. Ипатовым [1966] было введено понятие о «ценоячейке» как элементарной единице общественной жизни растений, связанных индивидуальными непосредственными пищевыми взаимодействиями.

Несмотря на то что термин «ценоячейка» уже используется в частных исследованиях [Злобин, 1980] и даже вошел в учебники [Работнов, 1978], наблюдается неоднозначность в понимании его содержания и места в представлениях о фитоценозе. Так, В. И. Василевич [1975], исходя из того факта, что связи ближайших деревьев между собой сильнее, чем между более отдаленными, ставит под сомнение фитоценоз как реальность.

Возражая против этого, К. А. Куркин и А. Р. Матвеев [1981] указывают, что ценоячейка является всего лишь ареалом средообразующего действия эдификатора вместе с размещенными в нем мелкими особями ассектаторов и относится скорее к организменному уровню, нежели к ценопопulationsкому. Согласиться со сведением ценоячейки к уровню организма трудно. Упомянутые авторы, рассматривая вопрос об элементах ценопопуляций, отмечают как один из подходов к его решению системно-ценотический. Этот подход исследует системные взаимодействия особей, которые выделяются

как источники средообразующего действия [Куркин, Матвеев, 1981].

Выше отмечалось, что эндогенное развитие ценопопуляций деревьев направлено в сторону абсолютной разновозрастности, в которой они пребывают в отсутствие разрушений неопределенно долгое время. Иначе говоря, проявляется системное качество популяции — ее непрерывность, — порожденное сменой поколений [Куркин, Матвеев, 1982]. Но ценопопуляция в конечном счете складывается из индивидов, принципиально ограниченных в пространстве и времени своими размерами и продолжительностью жизни. Таким образом, между ценопопуляцией и индивидом, вероятно, можно выделить некоторый уровень, где смена особей была бы разделима на элементарные процессы. Следовательно, возникает вопрос о материальном носителе этих элементарных процессов. Некоторые авторы [Бузыкин, Хлебопрос, 1981] предполагают, что ценоячейка и есть та элементарная площадь, где разворачивается процесс смены поколений и его элементарные акты в разновозрастных древостоях. И та дискретность поколений, которая исчезает в схемах динамики разновозрастных лесов, видимо, остается на уровне ценоячейки.

И. С. Мелехов [1975] отмечал, что пространственная неравномерность возобновления леса означает и неравномерность в смысле времени. Таким образом, можно полагать, что в популяциях вблизи стационарности разнообразие состояний ценоячеек в пространстве есть разнообразие их состояний во времени.

При характеристике ценоячейки В. С. Ипатов [1966] указал на такое ее свойство, как возрастную (имеется в виду во времени) изменчивость, первопричиной которой служат изменения самих носителей взаимодействий. Важное следствие этого — то, что ценоячейка как группа организмов обладает, с одной стороны, свойством отдельного организма — «онтогенетической» изменчивостью, а так как эта группа является «единицей общественной жизни», то она должна обладать и другим свойством — самовоспроизводимостью, т. е. свойством, присущим уже ценопопуляции как системе. Значит, ценоячейка есть некий переходный уровень между организменным уровнем организации и надорганизменным ценопопуляционным.

Попытаемся охарактеризовать внутреннюю организацию ценоячейки. Некоторые литературные сведения позволяют предположить, что ведущее звено ценоячейки — группа индивидов. «Естественный лес живет, отмирает и возобновляется группами, незначительными по площади, которые вовсе не улавливаются ни таксационным описанием, ни планом...» (Богушевский, 1912) [цит. Дыренков, 1971, с. 106]. М. А. Проскуряков [1982] приходит к выводу о существовании в хвойном лесу «элементарных групп», объединенных общностью взаимодействий в период быстрого роста. Вместе с тем ясно, что групповой характер ценоячейки для всего многообразия явлений — частный случай, так как ведущим звеном на протяжении большей части существования ценоячейки мо-

жет быть и одно взрослое дерево. Более того, В. С. Ипатов [1966, 1967] и М. А. Проскуряков [1982] понимают содержание термина именно так.

В качестве первого шага остановимся на анализе групповой организации. Деревья в группах имеют общую судьбу, другими словами, как-то синхронизированы по отношению друг к другу. Каковы же возможные механизмы, вызывающие синхронизацию и десинхронизацию в развитии ценопопуляции? Прежде всего, какие явления в природе есть следствия той или иной степени синхронизации? На одном полюсе, по-видимому, находятся одновозрастные древостои, возникающие по разным причинам (посадки, быстрое возобновление гарей без смены пород и пр.). Синхронность возраста задана изначально, и в таком древостое индивиды находятся приблизительно на одной стадии развития. Примером крайней рассинхронизированности, вероятно, служат абсолютно разновозрастные древостои, в которых наблюдается полный спектр возрастных и других состояний.

Крайние случаи формирования абсолютно одно- и разновозрастных древесных ценозов в естественных условиях, вероятно, редки. Основную массу составляют промежуточные варианты. Именно поэтому и возникает вопрос о причинах синхронизации и десинхронизации ценопопуляций. По отношению к ценопопуляции их можно разделить на внешние и внутренние факторы.

Внешние

А. Синхронизирующие:

- а) биотические (массовое поражение вредителями);
- б) абиотические (массовый ветровал, засухи, пожары);
- в) антропогенные (сплошные рубки, посадки, эмиссии и др.);

Б. Десинхронизирующие:

- а) биотические («точечное» поражение вредителями и болезнями);
- б) абиотические (единичный ветровал);
- в) антропогенные (несплошные рубки);

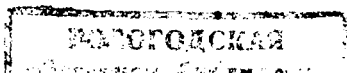
Внутренние

А. Синхронизирующие (избирательная элиминация в процессе изреживания);

Б. Десинхронизирующие (единичный отпад вследствие старости).

Приведенная классификация факторов пространственно-временной динамики ценопопуляции соответствует изложенным в книге «Основы лесной биогеоценологии» [1964] классификациям взаимодействий между растениями в фитоценозе и причин динамики биогеоценозов. Так, внутренние синхронизирующие взаимодействия приблизительно соответствуют косвенным трансбиотическим, внешние синхронизирующие (а, б, в) — локальным катастрофическим сукцессиям биогеоценозов.

В связи с определением поколений как синхронизированных преемственных групп особей необходимо указать на некоторые не-



достатки термина «ценоячейка», Они обусловлены тем, что корень «цено» подчеркивает внутреннюю природу ячейки, где происходит взаимодействие особей. Однако внешние синхронизирующие факторы являются более мощными в определении особенно масштаба синхронизации, чем фитоценотические, действие которых лишь накладывается на действие первых. Масштаб может быть таков, что крайние особи ценоячейки не будут взаимодействовать друг с другом, но будут иметь общую судьбу при посредстве внешнего синхронизатора. Можно предположить, что именно эти режимы воздействия приводят к возникновению многовершинных возрастных распределений, описанных, например, И. В. Семечкиным [1967], Г. Е. Коминым [1968, 1982]. В данном смысле выделение поколений по таким распределениям вполне оправдано для подобных случаев. Концепция же ценоячейки распространяет эту возможность дальше — на предельные случаи распределений, когда они являются убывающими функциями и не содержат пиков.

Редчайший пример синхронизации групп деревьев описан Д. Спругелом [Sprugel, 1976]. Пихта бальзамическая формирует почти чистые древостой около верхней границы леса, которые характеризуются так называемым волно-возобновлением. Так обозначается тип естественного разрушения, когда смертность концентрируется в длинных лентах, движущихся в направлении господствующих ветров. Весь древостой представляет собой ленты относительно одновозрастных деревьев, в которых со временем реализуется циклический процесс от возобновления через последующие зрелость и отпад к новому возобновлению. Согласно развиваемым нами представлениям, подобные ленты обладают всеми свойствами, которыми, по предположению, описывается ценоячейка как компромисс синхронизирующих и десинхронизирующих воздействий.

Далее, необходимо указать, что в случае, описанном Д. Спругелом, может наблюдаться стабильное возрастное распределение. Для этого необходимо проследить за соответствующими изменениями на участке, равном, по меньшей мере, пространственной длине волны. Множество его ячеек, являясь каждая в отдельности осциллятором с периодом, равным продолжительности жизни особи, при наложении даст искомую непрерывность ряда возрастов, а в силу относительного постоянства повторения проходимых стадий — относительное постоянство всех показателей, в том числе и возрастного распределения. Данный процесс, видимо, сходен с возникновением ряби на воде при слабом ветре, которая, хотя и существует, но не меняет среднего уровня.

Стабильное возрастное распределение подробно обсуждается в главе 3.

ФОРМИРОВАНИЕ И СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ ХВОЙНЫХ

Рассматривая формирование и смену поколений, можно полагать, что поколения как череда совокупностей деревьев должны отделяться одно от другого промежутком времени, по крайней мере

равным возрасту начала интенсивной репродукции данных совокупностей. Однако для древостой, вступившего в этап репродукции, существует только потенциальная возможность образовывать новое, или дочернее, поколение под своим пологом. Она еще должна реализоваться при соответствующих условиях. Способность древостая производить семена — необходимое, но не исчерпывающее условие появления следующего поколения.

Естественный путь реализации потенциальной возможности состоит в том, чтобы семена превратились во всходы, всходы в подрост, подрост путем формирования II яруса или отдельными особями в процессе своего роста и развития внедрился в основной (материнский) полог древостая и таким образом сменил его. С временным обособлением, вероятно, не может быть не связано и пространственное обособление деревьев в силу их взаимодействия в процессе формирования и смены поколений. К этому вопросу вернемся ниже.

Возраст начала интенсивной репродукции у разных видов древесных растений не одинаков. К тому же в пределах вида он существенно зависит от лесорастительных условий, структуры ценоза, фауны и многих других факторов. Репродуктивная способность отдельных особей, например сосны, проявляется довольно рано — в 10—20 лет на вырубках и в посадках. Начало интенсивного плодоношения сосны в древостаях наступает в 50—70 лет, для редкостойных древостоев и отдельно стоящих деревьев оно отодвигается на более ранний возраст. К 150—200 годам оно достигает максимума и удерживается на высоком уровне до глубокой старости. Все это свидетельствует о том, что одно исходное поколение хвойных может образовать несколько последующих поколений. По данным ряда исследователей, интенсивность плодоношения деревьев в ценозе в онтогенезе может быть охарактеризована двумя типами кривых, отражающих основную тенденцию плодоношения в зависимости от возраста, если пренебречь стохастичностью процесса колебания урожайности (рис. 5).

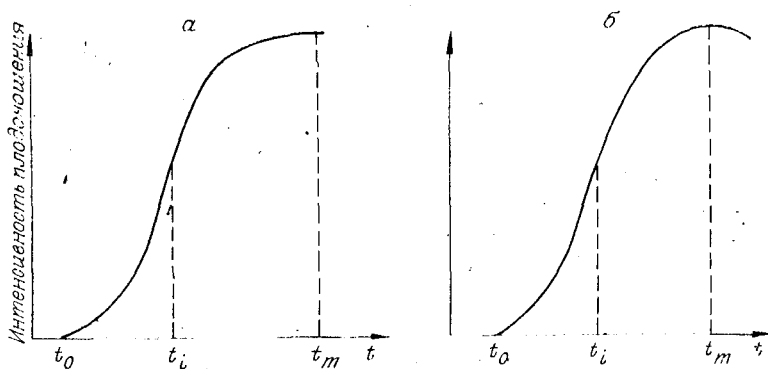


Рис. 5. Изменение интенсивности плодоношения древостоев с возрастом.

Кривые: *a* — S-образная; *b* — колоколообразная.

В первом случае (рис. 5, а) с определенного возраста плодоношение достигает насыщения и удерживается на этом уровне до глубокой старости (до распада древостоя). Результаты изучения плодоношения сосняков [Трусов, 1939; Азиев, 1959; Молчанов, 1967] и лиственничняков [Поздняков, 1975] свидетельствуют о том, что изменение интенсивности плодоношения с возрастом может аппроксимироваться S-образной кривой. Она характеризуется временем начала плодоношения t_0 , временем наиболее быстрого увеличения продуктивности семян t_i и временем максимальной продуктивности, или продуктивностью насыщения t_m , свойственной зрелому древостою. Очевидно, в таких древостоях обильно плодоносят до глубокой старости (до отмирания). Сохранение высокого уровня семенной производительности древостоя с возрастом в данном случае обеспечивается благодаря возрастающей репродуктивной способности остающихся деревьев и быстрому пополнению ценоза молодыми плодоносящими индивидуумами. В частности, неоднократно отмечалась высокая репродуктивная способность сосны обыкновенной в старом возрасте в разных частях ее ареала [Лигачев, 1962; Правдин, 1963; Молчанов, 1967; и др.].

Во втором случае (рис. 5, б) связь интенсивности плодоношения с возрастом, согласно исследованиям В. А. Поварницына [1944], А. И. Ирошниковой [1963], А. И. Ирошниковой и др. [1963], Т. П. Некрасовой [1972], может аппроксимироваться колоколообразной кривой с характерным максимумом. Для кедровых древостоев названные авторы установили апогей плодоношения в 170—220 лет. Причиной колоколообразной формы кривой плодоношения служит, с одной стороны, отпад деревьев или частичный распад древостоев к старости, когда при все еще высокой репродуктивной способности оставшихся особей общая семенная производительность снижается из-за убыли числа деревьев, с другой — снижение интенсивности плодоношения деревьев к старости.

Рассмотренные типы кривых характеризуют основные черты онтогенеза плодоношения хвойных. Отметим, что S-образная форма кривой — предельный случай широкого колокола, когда временной интервал высокой репродуктивной способности соизмерим с предельным временем жизни деревьев.

Можно считать, что репродуктивная способность древостоев — один из основных пусковых механизмов формирования и регуляции густоты древесных ценозов и смены поколений. Начало плодоношения, время быстрого возрастания его интенсивности и время максимального плодоношения детерминированы генетическим фондом популяции, экологическими условиями, структурой ценоза и подвержены неизбежным для этого процесса флуктуациям.

Один из существенных признаков формирования древостоев — превращение совокупностей древесных растений в процессе заселения и освоения территории из открытых растительных группировок в закрытые по густоте древесные ценозы с относительно полным использованием ресурсов среды. Если в широком по-

нимании формирование насаждений представляет собой последовательное прохождение ими в своем онтогенезе ряда возрастных этапов и характерных состояний, то в узком смысле процесс формирования по существу завершается по достижении ценозом состояния относительной закрытости, оцениваемой максимальной численностью основного эдификатора.

В зависимости от экологических и биологических факторов, а также хозяйственной деятельности (древесной породы, лесорастительных условий, обеспеченности площади семенами, характера субстрата, воспринимающего семени, способа и технологии рубок главного пользования и лесовосстановительных мероприятий и др.) продолжительность состояния открытости может быть различной. В лиственных и смешанных ценозах, в которых хвойная часть формируется в процессе восстановительной смены, состояние закрытости в начале достигается породами-первопоселенцами, так как при сформировавшейся и уже закрытой лиственной части продолжается формирование хвойной части ценоза. В любом случае время перехода открытых группировок в закрытые ценозы определяются темпом нарастания численности древесных растений.

Переход открытых группировок древесных растений в относительно закрытый ценоз знаменует важнейший качественный и количественный рубеж в жизни древостоя. Он свидетельствует о максимальной численности деревьев. Дальнейший рост и развитие ценоза сопровождается уменьшением его густоты в процессе естественного изреживания.

Несмотря на многочисленные исследования процессов возобновления, формирования и изреживания древостоев, фактические данные для получения полных кривых изменения численности от появления до распада древостоев (поколений) весьма ограничены или они характеризуют отдельные участки онтоценогенетической кривой густоты древостоев. Однако можно представить схематически такую обобщенную онтоценогенетическую кривую, основываясь на экспериментальных данных [Тюрин, 1931; Бузыкин, 1963; Козловский, Павлов, 1967; Казимиров, 1971; Кофман, Кузьминчев, 1981; и др.].

Точка максимума на кривой численности деревьев в процессе формирования ценоза разделяет ценоз на два существенно различающихся состояния, когда нарастание численности сменяется ее снижением при естественном изреживании (рис. 6). Максимальная густота — это критическое состояние ценоза, дальнейший рост которого включает механизм регулирования численности деревьев в сторону ее снижения. Эффективность действия механизма регуляции численности осложняется широкими генотипическими и адаптационными возможностями хвойных, о которых косвенно свидетельствуют различия по массе растений в одновозрастном ценозе до 3—4 порядков. Вероятно, в этом заключается одна из основных причин того, что естественные механизмы регуляции неоднозначно приводят численность ценоза в соответствие с экологическими условиями и ресурсами среды.

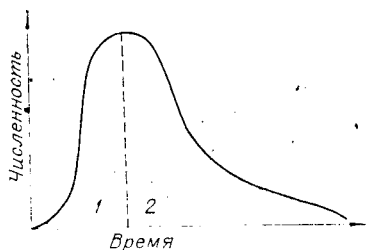


Рис. 6. Изменение численности поколения одновозрастного древостоя.

1 — заселение площади и превращение открытых группировок в закрытый ценоз; 2 — естественное изреживание древостоя.

В условиях крайнего ценотического угнетения, особенно под пологом древостоев, свойственная хвойному подросту жизненная форма с ярко выраженной ортотропностью и моноподиальным типом ветвления редуцируется либо в торчковую, либо в стелющуюся. Они наблюдаются в пессимальных условиях существования, обычно на полярном или вертикальном пределе распространения древесной растительности. Понятно, что причины таких реакций в том и другом случае различны, однако результирующая их морфоструктура древесных растений оказывается схожей. Разница состоит в том, что фитоценотические причины, приводящие к изменению жизненной формы, в каждый конкретный период реализуются не на всем ценозе, а на отдельных группах особей, иногда довольно многочисленных. Внешние же экологические причины отражаются в целом на ценозе или растительных группировках.

Внутриценотическая дифференциация морфоструктуры древесных растений в определенной мере соотносится с экологической дифференциацией морфоструктуры в границах ареала вида. Однако независимо от причин и факторов — экологических, фитоценологических и других — морфоструктурные изменения древесных растений оказываются однотипными и детерминированы их нормой реакции.

Можно представить, что в древесных ценозах в процессе их роста и развития функционируют как бы два альтернативных процесса или механизма регуляции густоты ценоза и морфоструктуры древесных растений. Один из них регулирует численность и стремится привести ее в соответствие с ресурсами среды и емкостью биологического круговорота. Поскольку в основе этого механизма лежат экологические факторы, то он в сущности является экологически детерминированным. Другой процесс направлен на стабилизацию численности и поддержание ее на высоком уровне за счет приспособительных реакций особей к складывающейся фитоценотической ситуации. Основу механизма ответных реакций растений на давление внешней и фитоценотической среды составляют физиолого-биохимические процессы, т. е. они детерминированы биологически (эволюционно и генетически). Так как эти механизмы связаны процессом роста ценоза и контролируются средой, их разделение в известной степени условно. По существу они представляют разные стороны одного процесса регуляции

представляющих относительно замкнутые ценозы, в которых достаточно полно используются ресурсы среды или их незаменимые составляющие, исключается поселение новых особей или происходит их элиминация или блокирование роста. Благодаря этому возникает определенная временная дискретность поколений, являющаяся специфической особенностью каждой элементарной ячейки в пределах контура древесного ценоза. Элементарная ячейка древесного ценоза есть такая его часть с занимаемым ею пространством, в которой непосредственно проявляются взаимодействия особей, вызывающие ценотические эффекты. Естественно, что в процессе роста и развития ценоза параметры элементарных ячеек не остаются постоянными. Это определение согласуется с представлением об элементарной ячейке ценотической жизни растений, обоснованным В. С. Ипатьевым [1966] и отражающим существенные стороны структурной и функциональной организации лесного биогеоценоза. Ценоячейка по сути, очевидно, есть та система, в рамках которой происходят элементарные акты смены поколений. Использование ценоячейки как первичной структурно-функциональной единицы оказывается весьма полезным для анализа процессов формирования и смены поколений.

В совокупности или множестве ценоячеек, составляющих контур, существенно больший, чем у элементарной ячейки, в силу генетических, микроэкологических и других причин наблюдаются сдвиги времени элементарных актов смены поколений (смены поколений в элементарных ячейках ценоза). Последнее служит формой существования древесных ценозов с непрерывным возрастным спектром, т. е. абсолютно-разновозрастных. Из-за большой продолжительности жизни деревьев одно поколение может быть представлено детьми, внуками и т. д. одних и тех же родителей.

Заселение территории является стохастическим процессом. Его можно описать пуассоновскими функциями распределения древесных растений по площади. В процессе роста число деревьев на единице площади изменяется во времени не монотонно, и их распределение перестает быть пуассоновским. Корректное описание динамики кривых распределения деревьев по площади предполагает такой масштаб (размер) учетных площадок, который адекватен размеру элементарной ячейки ценоза в соответствующем возрасте. Отсутствие достоверных данных о соотношении размеров учетных площадок и элементарных ячеек ценоза в различном возрасте не дает возможности проанализировать динамику кривых распределения числа деревьев на учетных площадках. В связи с этим целесообразно использовать для анализа формирования ценоза и смены поколений кривые распределения площадей, приходящихся на одно дерево (площадей питания).

Лесообразовательный процесс представляет собой динамическое единство поселения и естественного отпада растений. Если бы вероятность элиминации особей не зависела от размера площадей питания и взаимодействия деревьев в ценозе, т. е. естественное изреживание носило стохастический характер, то эффект изрежива-

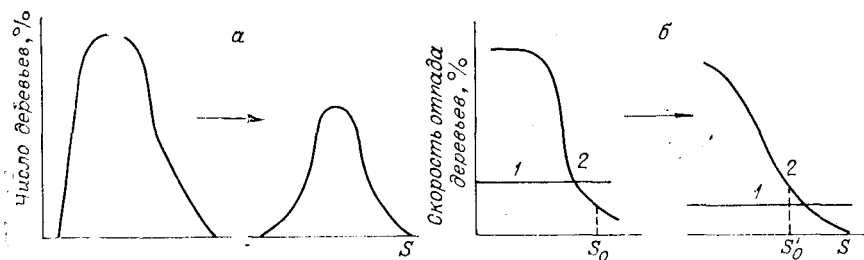


Рис. 7. Распределение деревьев по площадям питания (а) и формы естественного изреживания (б).

1 — стохастическая; 2 — дискриминационная.

S_0 и S'_0 — точки, в которых резко возрастает скорость отмирания деревьев из-за ограничения площади питания.

ния сводился бы к перемещению кривых распределения с возрастом вправо при сохранении их подобия. Стохастическая форма отпада в той или иной мере имеет место в любом ценозе и характерна для разреженных группировок древесных растений. Поскольку кривые распределения не только перемещаются, но и трансформируются с возрастом, это свидетельствует о существовании в общем процессе естественного изреживания помимо стохастической еще и дискриминационной формы элиминирования угнетенных деревьев преимущественно с малыми площадями питания (рис. 7). Дискриминационная форма отпада отражает конкурентные взаимоотношения деревьев в процессе роста. Точка S_0 , в которой резко возрастает скорость отпада, соответствует предельным возможностям адаптации деревьев к ограничению пространства роста и ресурсов среды на различных этапах роста древостоя.

Любая форма отпада в естественных условиях является селективной и в этом смысле детерминированной. Стохастический отпад инвариантен в отношении деревьев с разными площадями питания в отличие от дискриминационного, который на определенном возрастном этапе направлен преимущественно на элиминацию угнетенных и отставших в росте деревьев с малыми площадями питания в элементарных ячейках ценоза.

Дифференциация форм отпада характерна не только во времени (возрастом), но и в структурном отношении. В любом ценозе в его господствующей части основной формой отпада будет стохастическая, среди угнетенных деревьев — дискриминационная. Дискриминационная форма отпада среди господствующих деревьев проявляется слабо, но все же детерминирует переход их в угнетенные.

При быстром и медленном заселении территории роль стохастичности и дискриминаций в отпадае на разных этапах формирования, роста и развития поколений древесных растений оказывается неодинаковой, что приводит в конечном итоге к различию в кривых распределения (рис. 8). На начальном этапе медленного роста

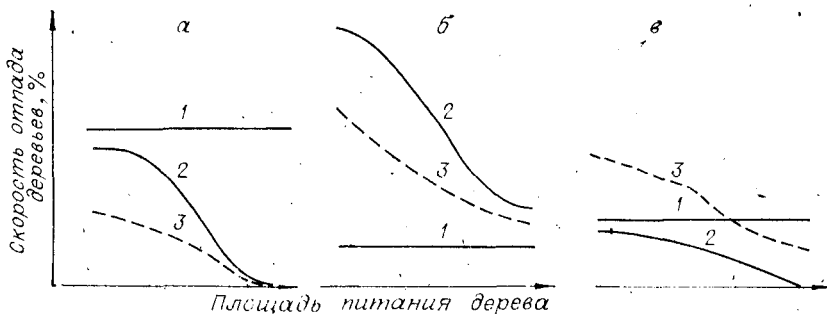


Рис. 8. Соотношение формы естественного изреживания на разных этапах роста древостоя.

a — начальный период медленного роста; *б* — период быстрого роста; *в* — второй период медленного роста. Формы отпада: 1 — стохастическая; 2 — дискриминационная при быстром заселении территории; 3 — то же, при медленном заселении.

древостоя характерная черта в естественном изреживании — преобладание стохастической формы. В период быстрого роста в наиболее сомкнутой части древесного ценоза при малых площадях питания превалирует дискриминационная форма отпада. Во втором периоде медленного роста снова усиливается стохастическая форма естественного изреживания. Таким образом, за время жизни поколения древостоя не только роль, но и размеры стохастического и дискриминационного отпадов не остаются постоянными на разных этапах роста.

При быстром заселении описанная ситуация оказывается верной для всей освоенной деревьями территории. Ко времени наступления второго периода медленного роста начинается формирование второго поколения. При этом дискриминационная форма изреживания уступает ведущую роль стохастической. Кривая распределения деревьев по площадям питания в данной ситуации дифференцируется на две, соответствующие I и II поколениям с большими и малыми площадями питания. Между ними образуется разрыв, свидетельствующий о дискретном характере освоения территории деревьями разных поколений. За время начального медленного и время быстрого роста второго поколения его кривая распределения приблизится к кривой распределения первого поколения и совместится с ней, а со времени медленного роста второго поколения появится третье поколение древесных растений с малыми площадями питания и т. д. Однако всегда наблюдающаяся случайность в отпаде и поселении деревьев уже со второго поколения начинает размывать дискретность границ между поколениями, что и приводит к формированию ценоза с непрерывным возрастным спектром.

При медленном заселении территории с самого начала формируется разновозрастный древостой с непрерывным возрастным спектром деревьев. Формирование поколений удобнее рассматривать, начиная со времени заселения не покрытой лесом площади.

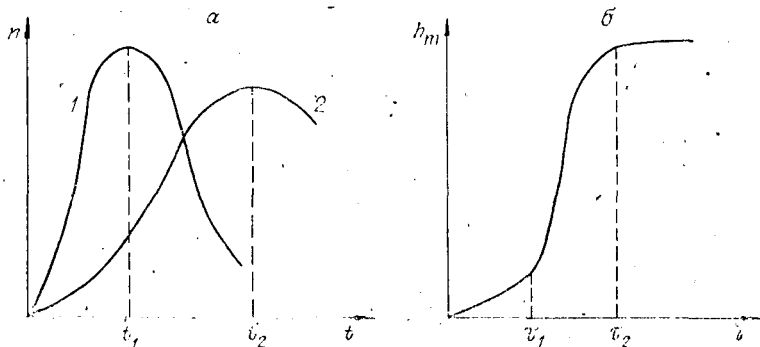


Рис. 9. Изменение численности древесных растений.
 а — в процессе формирования ценоза; б — рост деревьев. Заселение террито-
 рии: 1 — быстрое; 2 — медленное.

Освоение территории в зависимости от ее размера, обеспеченности семенами и других причин отличается разной длительностью. При наиболее благоприятных условиях (высокая численность семян, вероятность их прорастания и образования всходов, благоприятный субстрат для последующего роста и т. п.) территория осваивается быстро, практически за несколько лет; в менее благоприятных условиях этот процесс может растянуться на продолжительное время (рис. 9).

Период заселения полностью завершается за время t_1 или t_2 , т. е. в точке максимума числа деревьев, после которого отпад превышает поселение. Точка максимума представляет собой время перехода растительной группировки из относительно открытой в относительно закрытую. При приближении к точке t_1 или t_2 начальный темп поселения быстро убывает и фактически прекращается при достижении этих характерных точек. Отрезки времени t_1 или t_2 есть дисперсии возраста деревьев одного поколения.

Необходимо подчеркнуть, что речь идет о ситуациях, когда у точки максимума численности формирующийся ценоз в процессе роста относительно полно использует ресурсы среды. То обстоятельство, что в точках $t_{1,2}$ молодой ценоз фактически полностью осваивает экотоп и детерминирует, с одной стороны, поселение новых особей, а с другой — все убыстряющийся отпад индивидов, поселившихся в период $t_{1,2}$, в конечном счете маркирует возрастной интервал деревьев одного поколения. В результате превращения открытой растительной группировки в относительно закрытую древесный ценоз претерпевает качественные изменения, обусловленные эндогенным ритмом (темпом) роста деревьев в плотной ценопопуляции.

В случае быстрого заселения территории, когда число ежегодно поселяющихся деревьев n_0 сравнительно велико и $t_1 < \tau_1$, к моменту начала быстрого роста число деревьев достигает максимума. Поэтому при таком освоении территории в период быстрого роста

деревьев новое подселение прекращается, а уже сформировавшийся ценоз интенсивно изреживается. В растительных древесных группировках после их смыкания и превращения в относительно закрытые ценозы в качестве регулятора смены поколений выступает сам эдификатор, что особенно заметно в период быстрого роста. В таких ценозах начало плодоношения отодвигается на более поздний срок и уменьшается его интенсивность, а появившиеся всходы и подрост на ювенильном этапе подвергаются почти полной элиминации и блокированию роста вследствие острой конкуренции за ресурсы внешней и фитоценотической среды и из-за других неблагоприятных прижизненных воздействий деревьев-эдификаторов. Указанное обстоятельство означает резкое усиление дискриминации в отпаде и поселении.

Исследования, выполненные разными авторами и в различное время, показали существенное влияние густоты ценоза (площадей питания деревьев) на численность подроста и его состояние — степень угнетения, темп роста, морфоструктуру и др. Даже в приствольных кругах (сфере распространения корневых систем) деревьев, оставленных на вырубках в качестве источников семян, подрост или отсутствует, или малочислен и угнетен. Обычно наблюдается депрессия в росте молодняков под воздействием даже редко стоящих деревьев, особенно в олиготрофных экотопах. Это создает определенную мозаичность в проявлении ценологических эффектов при взаимодействии поколений. Типична конусовидная форма вертикального профиля высотно-возрастной структуры подроста в «окнах» древостоев. Там, где доминирует стохастическая форма изреживания, на месте отпавших деревьев и образовавшихся «окон» интенсивно возникает или усиливает темп роста ранее появившийся подрост, идущий на смену существующему поколению.

Влияние старшего поколения на молодое (подрост) неоднозначно и по существу сложно. С одной стороны, оно служит источником семян и основой формирования молодого поколения, с другой — старшее поколение, особенно в период быстрого роста, создает такие условия существования для подроста, при которых происходит его элиминация или сильное угнетение. Только отмирание деревьев старшего поколения позволяет подросту претендовать на его смену. Интенсивное появление подроста характерно для второго периода медленного роста древостоя. По мере старения древостоя, снижения его густоты, прироста и конкурентного давления увеличиваются численность, темп роста и возраст, до которого доживает подрост. В этом и состоит сущность прямой связи между старшим поколением и молодым.

В обратной связи влияние подроста на предыдущее поколение заключается в поддержании численности древесного ценоза для достаточно полного освоения экотопа. Особенность обратной связи между поколениями в древесной ценопопуляции такова, что она не направлена на элиминацию деревьев старшего поколения. Подрост относится к наиболее лабильному элементу структурной и

функциональной организации древесного ценоза, который первым реагирует существенным образом на изменение не только экологической, но и фитоценотической обстановки, обусловленной эндогенным ритмом роста деревьев, и обладает малым временем релаксации, т. е. малым временем достижения равновесного состояния. Следует еще раз обратить внимание на то, что областью рассматриваемых взаимодействий служат ячейки или близкие к ним по организации структуры.

Пространственно-возрастная структура ценоза складывается в результате чередования доминирования стохастического и дискриминационного процессов отпада и поселения древесных растений, приводящих к появлению на определенном этапе роста и развития элементарных ценотических ячеек. Элементарные акты смены поколений и их временная дискретность в ячейках детерминированы дискриминационным процессом. Стохастический процесс определяет дисперсию возраста поколения деревьев в совокупности элементарных ячеек и пространственное распределение ячеек в ценозе.

Таким образом, при быстром заселении территории дисперсия возраста внутри одного поколения примерно равна начальному периоду медленного роста деревьев τ_1 , а временной интервал, разделяющий соседние поколения, соизмерим с периодом быстрого роста τ_2 . Следовательно, весь период формирования первого поколения (T) фактически связан с эндогенным ритмом роста и развития деревьев и представляет собой сумму периодов начального медленного и быстрого роста, т. е. $T \approx \tau_1 + \tau_2$.

Обсудим вариант медленного и продолжительного заселения территории, когда n_0 мало и $t_2 > \tau_1 + \tau_2$. При этом время начала плодоношения оказывается меньше начального периода медленного роста, потому что в разреженном древостое плодоношение наступает значительно раньше, чем в сомкнутом. Ко времени полного освоения территории образуется разновозрастный древостой с неразличимыми во временном отношении поколениями. Моделью такого древостоя традиционно считается совокупность числа одновозрастных древостоев, или элементов леса, по Н. В. Третьякову [Третьяков и др., 1952].

Анализируемая ситуация свойственна группировкам древесных растений, находящихся в состоянии открытости для поселения новых особей в течение времени, выходящего за границы периодов начального медленного и быстрого роста ($\tau_1 + \tau_2$). По мере смыкания открытых группировок образуются элементарные ячейки ценоза. В конечном счете это приводит (так же как и при быстром заселении), хотя и с запозданием, к формированию плотного, относительно закрытого древесного ценоза, сложного в генеалогическом отношении (в него включаются первопоселенцы и их потомки).

Вследствие определенной непрерывности и растянутости поселения древесных растений первое поколение (первопоселенцы) не отделено от последующего временным интервалом, если тра-

нно рассматривать всю совокупность только во временном (во времени) отношении. Таким образом, в случае медленного заселения территории и образования изначально разновозрастного ценоза при использовании только временных характеристик формально утрачивается дискретность формирования поколений. Однако анализ совокупности деревьев в разновозрастном ценозе не только во времени, но и в пространстве в пределах элементарных ячеек ценоза позволяет вновь обнаружить утраченную дискретность.

Так как есть время t_1 и время t_2 , то это приводит к тому, что в разновозрастном лесу при всей стохастичности возрастной структуры деревьев существуют детерминированные интервалы возрастов в пределах элементарных ячеек ценоза. Отсюда разновозрастный ценоз, вообще говоря, не является механической смесью или совокупностью разновозрастных участков различных по возрасту древостоев. Наличие выделенных в элементарных ячейках ценоза поколений определяет пространственно-возрастную структуру ценоза в целом. Совокупность деревьев, рассматриваемая во временном отношении, может напоминать смесь деревьев разных возрастов, если исследователь не учитывает одновременно и пространственную структуру ценоза.

При отсутствии информации о пространственной структуре невозможно адекватно описать реальный ценоз. Несмотря на многолетнее изучение возрастной структуры и динамики древостоев и полученные интересные сведения о характере размещения деревьев в пространстве, практически не сделан корректный анализ пространственно-временной структуры не только ценозов, но и древостоев. Такой анализ должен учитывать взаимосвязи элементарных актов смены поколений и распределения в пространстве деревьев разных возрастов и поколений. Причина здесь заключается, вероятно, в том, что недостаточно четко обоснована дискретность в смене поколений (динамике поколений) и ее локализация в элементарных ячейках ценоза, а также не сформулировано адекватное природе явления понятие о поколении древесных растений, хотя для этого имелись все необходимые предпосылки [Семечкин, 1970; Казимиров, 1971]. Наиболее существенный вклад в выявление и обоснование дискретности смены поколений внес Н. И. Казимиров, выполнивший фундаментальные исследования эндогенного развития еловых ценозов.

Таким образом, рассмотренные два предельных случая различаются тем, что в одном из них время, за которое образуется относительно закрытый ценоз, меньше времени формирования поколений, т. е. $t_1 < T$, а в другом, наоборот, $t_2 > T$. Поколения появляются в любом ценозе, но если анализировать только временной аспект, то в первом случае поколения, отделены друг от друга по времени возникновения, т. е. они дискретны, а во втором — они как бы непрерывно переходят друг в друга во времени, и формально между ними нет четких временных границ.

При быстром заселении территории, когда $t_1 < T_1$, древостой оказывается фактически дифференцированным во времени на по-

коления, т. е. временная дискретность ценоза прослеживается на площадях, много больших элементарной ячейки. При медленном освоении территории, когда $t_2 > T$, возрастная дискретность поколений проявляется лишь в пределах элементарных ячеек, а ценоз не дифференцирован на дискретные поколения, хотя и здесь число поколений следует определять как отношение предельного возраста наиболее старых деревьев к временному интервалу T .

Независимо от скорости заселения территории в асимптотике формируется абсолютно равновозрастный ценоз, состоящий из совокупности элементарных ячеек. Каждая из них характеризуется элементарными актами смены поколений и своей возрастной структурой, если лесообразовательный процесс не прерывался экзогенными воздействиями.



ГЛАВА 2

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ОДНОВОЗРАСТНЫХ ЦЕНОЗОВ

Взаимодействие древесных растений в процессе совместного роста и развития при некоторой густоте организует совокупность их в определенное единство — древесный ценоз. Поскольку и размеры деревьев, и густота древостоя изменяются во времени, то и ценоз в целом самонастраивается адекватно этому. Темп роста деревьев и густота формирующегося или уже сформированного ценоза в значительной степени детерминированы самим биогеоценозом. В свою очередь, структура фитоценоза и в целом биогеоценопотический процесс существенно зависят от истории формирования и густоты эдификатора, которые в известной мере выступают относительно независимыми факторами и могут сказываться на протяжении жизни нескольких поколений [Казимиров, 1974; Бузыкин, Хлебопрос, 1984]. В рамках биогеоценотической системы с прямыми и обратными связями представляет интерес анализ некоторых элементов структуры и функционирования древесного ценоза. Под структурой древесного ценоза в данном случае понимается размещение деревьев по отношению друг к другу и зависимость их размеров от взаимного расположения.

Пространственное размещение организмов в экологии и фитоценологии чаще всего изучается с помощью методов, в основе которых лежит подсчет числа особей на учетных площадках или измерение расстояний между ними. Полученные величины используются или для проверки соответствия распределения самих этих величин или функций от них теоретическим распределениям, или для вычисления каких-либо индексов, значения которых позволяют судить о характере размещения особей [Грейг-Смит, 1967;

Василевич, 1969; Ярошенко, 1971, 1974; Романовский, Смуров, 1975; Быков, 1976; Миркин, Розенберг, 1978; и др.]. Иногда для набора точек, означающих координаты особей, проводят разбиение плоскости на мозаику полигонов Вороного — Дирихле и затем исследуют распределение разных параметров (площади, периметра или числа сторон полигонов, длин сторон, величин углов) на соответствие распределениям, получающимся при случайном размещении точек [Vincent e. a., 1976; Tanemura, Hasegawa, 1980; Галицкий, 1981]. В результате таких исследований обычно наблюдаемое распределение организмов относят к одному из трех типов: случайному, групповому (агрегированному, контагиозному) или равномерному (разреженному, регулярному).

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ РАЗМЕЩЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ НА ПЛОЩАДИ

В физике структура жидкостей и аморфных тел (пространственное размещение атомов в них) описывается с помощью радиальной функции распределения. Она характеризует вероятность обнаружения одного объекта на заданном расстоянии от другого [Коваленко, Фишер, 1972; Скрышевский, 1980; Займан, 1982]. Применение такого же подхода в экологии дает определенные преимущества в сравнении с общепринятыми, так как получаемая радиальная функция для распределения любого вида обладает характерными параметрами, имеющими биологический смысл. Помимо типа размещения по кривой радиальной функции распределения могут быть определены и эти параметры [Бузыкин и др., 1983].

Нами описывается способ построения радиальной функции распределения по известным координатам объектов и анализируются эти функции, полученные для древостоев и различных модельных размещений.

Метод радиальных функций. По математическим аспектам метода радиальных функций имеется обширная литература, посвященная в основном пространственному размещению атомов и молекул различных физических объектов. Здесь изложение ведется аналогично приведенному А. Ф. Скрышевским (1980: гл. 1, § 2), но после преобразования рассуждений и формул для двумерного случая.

Пусть система из N одинаковых объектов занимает площадь S . Выберем на ней два элемента площади ΔS_1 и ΔS_2 , фиксируемые векторами R_1 и R_2 , проведенными из некоторой точки. Если взаимное расположение объектов хаотическое (строго независимое), то вероятность того, что объект 1 находится в элементе площади ΔS_1 , а объект 2 в то же время в ΔS_2 , из-за независимости их положений равна произведению вероятностей отдельных событий, т. е.

$$P(R_1, R_2) = (\Delta S_1/S) \cdot (\Delta S_2/S). \quad (1)$$

Хаотическое распределение встречается там, где взаимодействия объектов настолько слабы, что ими можно пренебречь (это общеизвестно), либо там, где все взаимодействия уравнивают друг друга. Подобные случаи редки. Как правило, приходится иметь дело с системами, где необходимо учитывать взаимодействие элементов. Таким образом, необходимо предполагать, что вероятность нахождения интересующего нас объекта в какой-либо точке площади тем или иным образом зависит от того, в какой точке находимся другой объект. Такая вероятная связь между расположением объектов количественно описывается некоторой функцией $g(R_1, R_2)$. Тогда формула (1) может быть представлена в виде

$$P(R_1, R_2) = g(R_1, R_2) \cdot \frac{\Delta S_1}{S} \cdot \frac{\Delta S_2}{S}. \quad (2)$$

Допустим, имеем изотропную систему, т. е. такую, свойства которой не зависят от направления наблюдения за их проявлением. Тогда функция g зависит только от взаимного расстояния между парой рассматриваемых объектов R . Имеет смысл выразить равенство (2) в другой форме — через R . Для этого совместим начало координат с центром объекта 1 и опишем вокруг него две окружности радиуса R и $R + dR$, где dR оказывает очень малую добавку к R . Так как площадь круга радиуса r равна πr^2 , то площадь кольца между окружностями с радиусами R и $R + dR$ равна $\pi(R + dR)^2 - \pi R^2 = \pi(2RdR + (dR)^2)$. Пренебрегая $(dR)^2$ как величиной второго порядка малости имеем площадь кольца $2\pi R dR$.

Вероятность обнаружения объекта 2 в кольце на расстоянии от R до $R + dR$ от объекта 1 равна (сравните (2)) $P(R) = g(R)[(2\pi R dR)/S]$.

Положим, имеется площадь, ограничиваемая радиусом R_0 с центром в объекте 1. Поскольку оба рассматриваемых объекта располагаются внутри указанной площади, то объект 2 обязательно обнаружится на некотором расстоянии R в интервале от 0 до R_0 . Иначе говоря, просуммировав все значения $P(R)$ из этого интервала, мы должны получить единицу, что будет означать 100%-ную вероятность наступления события (нахождение объекта 2). Математически это выглядит как интегрирование $P(R)$ от 0 до R_0 :

$$\int_0^{R_0} P(R) dR = \int_0^{R_0} g(R) 2\pi R dR = 1. \quad (3)$$

Соотношение (3) называется условием нормировки.

Функция $g(R)$ есть радиальная функция распределения. Ее значения определяют вероятность обнаружения какого-либо объекта на расстоянии R от фиксированного объекта.

Предположим, что в кольце $2\pi R dR$ находится dn объектов (символ d снова означает очень маленькое число). Тогда число объектов в единице площади данного кольца определится формулой

$$\rho = dn/(2\pi R dR). \quad (4)$$

При случайном распределении, когда вероятность нахождения объектов в любой точке постоянна, следует ожидать, что и плотность ρ будет в среднем одной и той же независимо от R . Неслучайное распределение характеризуется тем, что ρ зависит от R . Тогда

$$dn = \rho(R)2\pi R dR. \quad (5)$$

Интеграл $\int_0^{R_0} 2\pi R \rho(R) dR$ равен числу объектов на площади S , за исключением фиксированного. Если данное число постоянно, то

$$\int_0^{R_0} 2\pi R \rho(R) dR = N - 1. \quad (6)$$

Сопоставляя функции (3) и (6), найдем зависимость между $g(R)$ и $\rho(R)$. Это необходимо потому, что $g(R)$ нам неизвестна заранее, а $\rho(R)$, как правило, можно измерить. Итак, пренебрегая единицей в правой части (6) и внося константы под знаки интегралов, имеем

$$\int_0^{R_0} \frac{1}{S} g(R) 2\pi R dR = \int_0^{R_0} \frac{1}{N} 2\pi R \rho(R) dR = 1.$$

Приравнивая подынтегральные выражения и производя соответствующие сокращения, приходим к соотношению

$$|g(R) = (S/N) \cdot \rho(R) = (1/\rho_{\text{ср}}) \cdot \rho(R), \quad (7)$$

где $\rho_{\text{ср}}$ — среднее число объектов на единице площади. Согласно этому соотношению значения $g(R)$ равны отношению истинного количества объектов на единице площади к средней плотности.

С помощью метода радиальных функций получают наглядное представление понятия ближнего и дальнего порядка, используемые в физике. Ближний порядок означает расположение по типу решетки около фиксированного объекта только некоторого числа ближайших соседей, дальний — расположение всех имеющихся объектов в определенной последовательности с образованием единой решетки.

Для случайного размещения объектов радиальная функция распределения представляет собой горизонтальную прямую (рис. 10, а), которая отражает тот факт, что для объектов не существует «предпочитаемых» или «избегаемых» расстояний.

В случае группового размещения на малых расстояниях функция имеет наибольшие значения, дальше (если группы расположены случайно) она убывает и приближается к горизонтальной прямой. Расстояние, на котором это происходит, позволяет определить характерный размер группы l (рис. 10, б), если границы групп четкие. Когда выраженных ограниченных групп нет, а на-

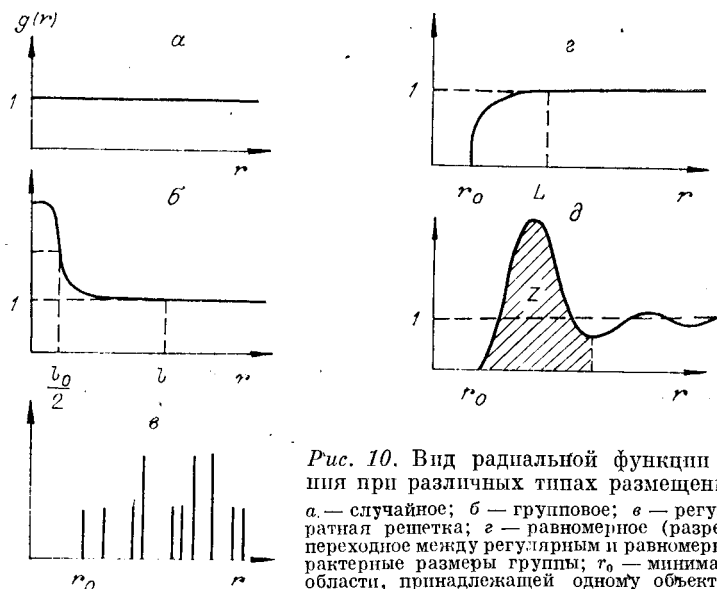


Рис. 10. Вид радиальной функции распределения при различных типах размещения объектов. а — случайное; б — групповое; в — регулярное, квадратная решетка; г — равномерное (разреженное), д — переходное между регулярным и равномерным; l, l_0 — характерные размеры группы; r_0 — минимальный размер области, принадлежащей одному объекту; L — радиус взаимодействия; Z — координационное число.

блюдаются только загущенные и разреженные участки, можно также оценить характерный радиус действия группирования l_0 , например, как удвоенное расстояние, где разность между максимальным значением радиальной функции распределения и единицей уменьшается вдвое (рис. 10, б). Поскольку заранее, как правило, нельзя сказать, какой вид имеют группы, полезными могут оказаться и тот, и другой размеры.

Противоположным отклонением является размещение более равномерное, чем случайное. В экологической литературе такой тип размещения часто называют регулярным. Конечно, равномернее было бы называть регулярным предельный случай равномерного размещения, когда объекты располагаются в определенной последовательности, образуя единую решетку с периодически (регулярно) повторяющимися ячейками. Радиальная функция распределения структур такого рода показана на рис. 10, в. Она имеет вид набора узких закономерно повторяющихся пиков, по их положению можно восстановить структуру решетки.

Если отклонение от случайности в размещении проявляется только в том, что вокруг каждого объекта существует область, в которой вероятность встретить другой объект мала, то, видимо, такой тип размещения следует называть равномерным (разреженным). Тогда радиальная функция распределения (рис. 10, г) на малых расстояниях мала, а с увеличением расстояния приближается к горизонтальной прямой.

Возможна также промежуточная между двумя случаями ситуация, когда вокруг каждого объекта правильным образом располагается лишь определенное число ближайших соседей (в

физике тогда говорят о ближнем порядке). Радиальная функция Распределения при этом имеет несколько максимумов (или хотя бы один), которые по мере увеличения расстояния сглаживаются и функция приближается к горизонтальной прямой (рис. 10, ∂).

По виду кривой для всех систем объектов с размещением более равномерным, чем случайное, можно говорить о следующих характеристиках структуры (см. рис. 10):

а) если на малых расстояниях радиальная функция распределения обращается в нуль и отлична от него только лишь с расстояния r_0 , это значит, что имеется некоторое минимальное пространство размером r_0 , занимаемое одним объектом;

б) можно определить средний размер области, где проявляется взаимодействие соседних объектов, по расстоянию L , на котором радиальная функция распределения становится близкой к единице;

в) если функция имеет хотя бы один максимум, можно оценить среднее количество соседей у каждого объекта. Площадь под первым пиком равна $Z = \int_{\text{первый пик}} g(r) 2\pi r dr$. Z называется координа-

ционным числом структуры и может рассматриваться как число ближайших соседей. Последнее зависит от первоначального типа решетки, для квадратной $Z = 4$, для треугольной $Z = 6$ [Скрышевский, 1980; Займап, 1982].

Для построения гистограммы радиальной функции распределения использовалось выражение (7); т. е. определялась относительная плотность объектов в тонких кольцах постепенно увеличивающегося радиуса. Вычисления проводились с помощью ЭВМ. Подробное описание программы и ее текст на языке ФОРТРАН-4 приведены в приложении. Принципиальная схема работы программы следующая: центр системы концентрических колец совмещается последовательно с центром каждой особи (рис. 11) и подсчитывается суммарное количество других индивидов в каждом кольце. После перебора всех индивидов получаем последовательность N_i — число особей в кольце с номером i . Затем также последовательно вычисляются суммарные площади колец S_i , причем площадь той части кольца, которая выходит за пределы пробной площади, исключается (см. рис. 11). Тогда радиальная функция распределения имеет вид $g_i = (N_i/S_i) \cdot (S/N)$, где S — величина пробной площади; N — число особей.

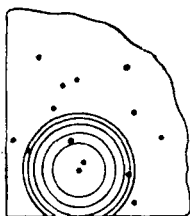


Рис. 11. Схема разбивки пробной площади на концентрические кольцевые площадки.

Из-за ограниченности общего количества особей колебания суммарного их числа в кольце определенного радиуса существенны. Поскольку величина колебаний определяется количеством индивидов в кольце, то, чтобы она не зависела от расстояния, следует выбирать площади колец с одинаковым средним числом особей в них. При случайном распределении это будут кольца равной площади, а их внешний радиус будет изменяться как $R_0 \sqrt{i}$. (R_0 — радиус первой круговой площадки, i — номер кольца).

Таким образом, гистограмма радиальной функции распределения на малых расстояниях менее подробна, чем на больших, хотя информация о взаимном расположении особей на малых расстояниях наиболее интересна. При случайном распределении R_0 можно оценить заранее, построив обычным образом доверительный интервал для математического ожидания \bar{x} числа особей в кольце и задавая его относительную величину (см., например, [Гришин, 1975]). Распределение числа кольцевых площадок по числу особей на них при случайном их размещении является распределением Пуассона, но при достаточно большом числе наблюдений можно пользоваться процедурой построения доверительного интервала для нормального распределения. Среднее число индивидов на площадке радиусом R_0 равно

$$\bar{n} = (N/S) \pi R_0^2, \quad (8)$$

среднее квадратическое отклонение $\sigma = \sqrt{\bar{n}}$. Интервал $(\bar{n} - (Z_{P,N} \cdot \sigma) / \sqrt{\bar{N}}, \bar{n} + (Z_{P,N} \cdot \sigma) / \sqrt{\bar{N}})$ при заданной доверительной вероятности P является доверительным для оценки \bar{x} . $Z_{P,N}$ определяется по таблице Стьюдента в соответствии с доверительной вероятностью P и числом степеней свободы $N - 1$. Так как \bar{n} и σ зависят от R_0 , можно определить такой радиус R_0 , чтобы отношение расстояния между границей интервала и средним \bar{n} к величине среднего \bar{n} составляло определенную величину α :

$$(Z_{P,N} \sqrt{\bar{n}}) / \sqrt{\bar{N}} \cdot 1 / \bar{n} = \alpha.$$

Подставив в последнее равенство вместо \bar{n} выражение (8), получим

$$R_0 = (Z_{P,N}) / (\sqrt{\bar{N}} \pi \cdot \alpha) \cdot R,$$

где через R обозначено среднее расстояние между особями ($R = \sqrt{S/N}$). Например, при доверительной вероятности $P = 0,95$, $\alpha = 0,1$, числе особей $N = 600$ получим $R_0 \approx 0,4 R$, а среднее расстояние R приходится на пятое кольцо. При случайном распределении 95% точек гистограммы будут лежать внутри полосы (0,9—1,1).

Естественным пределом применимости метода является случай, когда на расстоянии, меньшем, чем среднее между деревьями, имеется всего одно кольцо. При тех же параметрах этому соответствует число особей $N < 270$. Нужно отметить, что среднее рас-

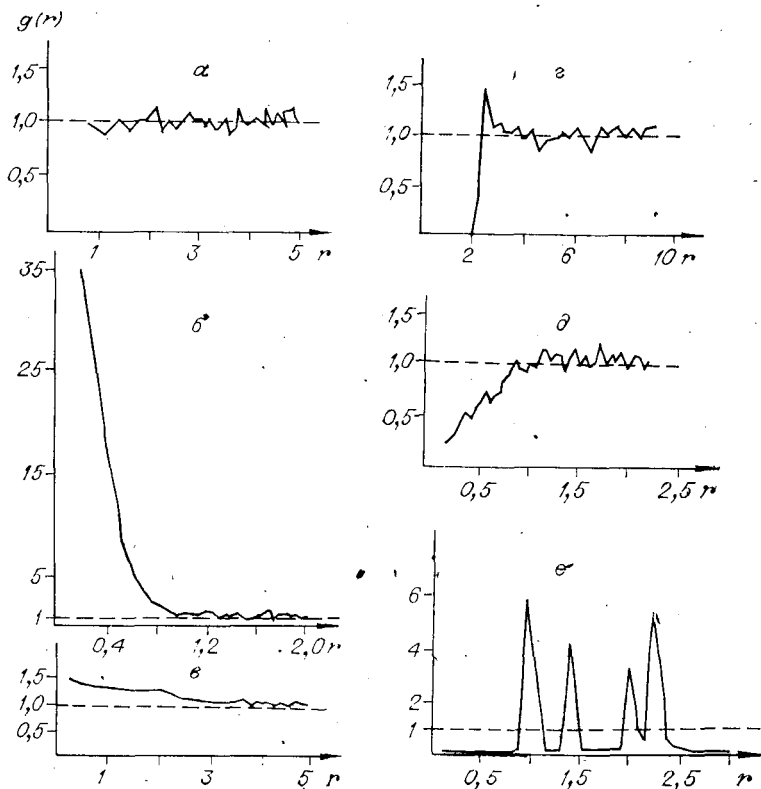


Рис. 12. Радиальные функции распределения модельных размещений.

a — случайное; *б* — групповое с параметрами $\sigma = 0,2$, $\bar{n} = 10$; *в* — то же, с параметрами $\sigma = 1,0$, $\bar{n} = 2$; *г* — равномерное с параметром $\alpha = 1$; *д* — регулярное с параметром $A = 1$; *е* — то же, с параметром $A = 0,1$.

стояние между соседними, реально взаимодействующими особями не совпадает с R и различно для тех или иных типов размещения. Для равномерного оно, очевидно, ближе к R , чем для группового, а расстояния между соседями в плотных группах могут быть немного меньше R , так что гистограмма радиальной функции более подробно отражает область вокруг каждой особи для равномерного распределения, но более точна на малых расстояниях для группового.

В качестве иллюстрации рассмотрим примеры использования радиальной функции на модельных размещениях.

1. Случайное размещение имитировалось путем задания для каждой точки двух независимых случайных равномерно распределенных в квадрате координат. Гистограмма радиальной функции, приведенная на рис. 12, *a*, представляет собой прямую линию со случайным «шумом».

2. Для моделирования группового размещения использовалось распределение Томаса, при котором координаты центров групп имеют случайное распределение, точки в группах находятся в соответствии с круговым нормальным распределением, с задаваемой дисперсией σ^2 , число точек в группах n имеет распределение Пуассона [Diggle e. a., 1976] с параметрами $\sigma = 0,2$, $\bar{n} = 10$ и $\sigma = 1,0$, $\bar{n} = 2$.

В первом случае образуются отдельные мелкие компактные группы с большим числом точек в них, во втором — большое число почти слившихся групп по 2—3 точки. Гистограммы хорошо показывают это различие: первая принимает большие значения вблизи нуля и скорее приближается к единице (рис. 12, б, в).

3. Равномерное распределение имитировалось путем последовательного помещения в квадрат 100×100 кругов заданного радиуса $a = 1$. Координаты центра каждого круга определялись двумя независимыми случайными переменными. Если круг пересекался с уже имеющимися, далее он не принимался во внимание. Радиальная функция распределения (рис. 12, г) позволяет оценить радиус площади, отведенной под каждую точку $r_0 \approx 1$.

4. Моделью регулярного размещения служила квадратная решетка со стороной $l = 1$, причем каждая точка помещалась не точно в узел решетки, а случайным образом в квадрат со стороной A , центром которого был узел решетки. Радиальные функции распределения таких размещений с параметрами $A = 0,1 \cdot l$ и $A = l$ (рис. 12, д, е) различны. Первая имеет явно выраженные повторяющиеся пики, что указывает на регулярность размещения. Вычисленное по гистограмме координационное число $Z = 3,9$, что примерно равно числу соседей для квадратной решетки, расстояние до первого пика $L \approx l$. Радиальная функция второго распределения имеет вид, характерный для равномерного размещения в результате того, что при $A = l$ вся плоскость разбивается на квадраты. В каждый из них случайно помещается точка, поэтому первоначальная решетка полностью исчезает.

Отличительные особенности древостоя в сравнении с системой атомов: с одной стороны, явная изменчивость деревьев по всем параметрам и очень большая величина интервалов, в которых они варьируют, с другой — непрерывность изменения этих параметров. Поскольку характер и сила взаимодействия деревьев зависит, например, от их размеров, то очевидно, если в древостое выделить несколько однородных в каком-то смысле совокупностей деревьев, типы их пространственных размещений могут не совпадать. Кроме того, следует выяснить, как располагаются деревья одной совокупности по отношению к особям других совокупностей.

Аналогично радиальной функции распределения вводится парциальная радиальная функция [Займан, 1982], которая характеризует вероятность встречи объекта из одной совокупности как функцию расстояния от объекта, принадлежащего другой совокупности. Порядок вычисления парциальной функции тот же, что описанный выше для радиальной функции, только за центр систе-

мы кольцевых площадок или концентрических колец принимается последовательно каждое дерево из одной группы, а в кольцевых площадках подсчитывается число деревьев из другой группы или совокупности.

Другой способ учета параметров деревьев состоит в вычислении в кольцевых площадках каждого радиуса средних значений этих параметров. Будем далее называть такие зависимости радиальными функциями среднего параметра. Например, если бы обнаружилось уменьшение значений радиальной функции распределения среднего диаметра на малых расстояниях, это свидетельствовало бы о том, что близко друг от друга растут, как правило, более тонкие деревья.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ

Нами предпринята попытка обнаружить эффект взаимодействия деревьев друг с другом в самой структуре древесного ценоза и оценить его на основе анализа пространственного размещения деревьев посредством радиальных функций распределения. Исследовались древостой разного возраста сосняка рододендроновобрусничного, сформировавшиеся на слабодерновой среднеподзолистой супесчаной почве, и одновозрастный древостой березняка разнотравного на старонахотной дерново-лесной суглинистой почве (в Иркутском Приангарье, Пангуйский лесхоз) (табл. 1).

Исходная информация для решения поставленной задачи представляла собой планы размещения деревьев (оснований стволов) и проекций крон, полученные в результате картирования пробных площадей на основе сетки квадратов размером от 1×1 до 5×5 м в зависимости от возраста и густоты древостоя. У каждого дерева измеряли в натуре диаметр, высоту и протяженность кроны. Параметры горизонтальных проекций крон по частям света опреде-

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев на пробных площадях

Возраст, лет	Густота, экз. на 1 га	Средние		Сумма площадей сечений, м ² /га	Сомкнутость полога
		высота, м	диаметр, см		
<i>Сосняк рододендроновобрусничный</i>					
25	16 890	5,7	4,4	22,5	0,64
55	4 560	12,8	10,7	40,6	0,54
90	1 530	18,7	17,9	38,4	0,44
<i>Березняк разнотравный</i>					
35	3 930	14,0	9,4	27,4	0,66

Таблица 2. Распределение деревьев по числу соседей

Число соседей	Число деревьев	% от общего числа деревьев
4	9	2,0
5	60	13,1
6	126	27,6
7	124	27,1
8	84	18,4
9	31	6,8
10	16	3,5
11	5	1,1
12	2	0,4
Итого ...	457	100,0

для кроностром Белова, возраст — рубкой 100 модельных деревьев на пробной площади. На каждой пробной площади произрастало 400—600 деревьев. Пробные площади в сосновых древостоях относились к одному естественному ряду.

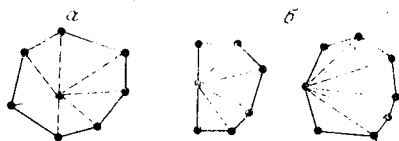
Наличие в пространственной структуре древостоя каких-либо микроструктурных образований или так называемого «ближнего порядка», отражающих результат воздействия соседних деревьев друг с другом, обнаружило бы себя пиком или провалом на расстоянии, близком к среднему между деревьями (рис. 10, б, г, д). Эффекты сгущения (группирования) или разреженного (равномерного) расположения деревьев в микроструктурах приводят к изменению функции распределения в области малых расстояний: сгущение увеличивает вероятность расположения точек на расстояниях, близких к характерным размерам микрогруппировок, а разрежение уменьшает вероятность расположения деревьев на расстояниях меньше среднего расстояния между деревьями (рис. 10, б, г).

Чтобы придать микроструктурному образованию (микрогруппировкам, сгущениям), о котором идет речь, определенный смысл, оно должно быть оценено одновременно характерным линейным размером и числом деревьев в нем. В одном предельном случае, когда линейный размер образования меньше среднего расстояния между деревьями в ценозе, а число деревьев в нем меньше 6—7 (наиболее вероятное число соседей при пуассоновском распределении), такое образование мы называем микрогущением, или биогруппой. В другом предельном случае, когда характерный размер структурного образования больше среднего расстояния между деревьями в ценозе и число деревьев в нем много больше 6—7, тогда структура представляет собой куртину деревьев.

На примере 55-летнего сосняка нами установлено практически одинаковое наиболее вероятное число соседей, равное 6 и 7 (27,6 и 27,1% общего числа деревьев), в среднем оно составляет 7 (табл. 2). Более 90% деревьев имеют от 5 до 8 соседей.

Число соседей дерева мы определили по числу углов многоугольника, внутри контура которого или в одном из его углов располагалось данное дерево. Для этой цели на плане размещения последовательно для каждого дерева его соседи соединялись прямыми линиями отрезками в замкнутый контур — многоугольник. Общее условие определения числа соседей по многоугольникам, в вершинах углов которых они располагались: многоугольники должны быть непременно выпуклыми, а линии, являющиеся расстоянием до соседей, не пересекаться (рис. 13). Установленное

Рис. 13. Размещение деревьев-соседей.
а — наиболее распространенное, б — мало распространенное (периферия «окоя», граница участка и др.).



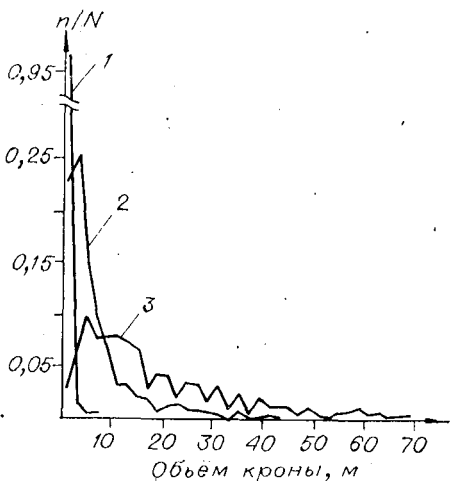
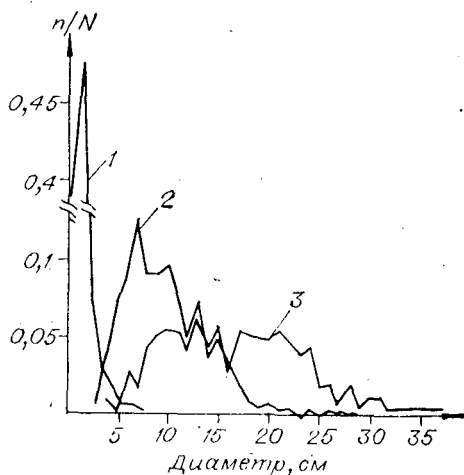
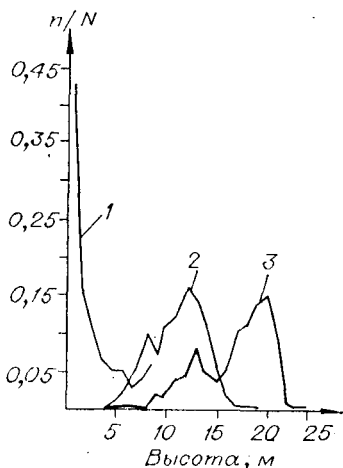


Рис. 14. Распределение деревьев по высоте, диаметру ствола и объему кроны.

Возраст древостоя, лет: 1 — 25; 2 — 55; 3 — 90; N — число деревьев пробной площади; n — число деревьев в ступенях высоты, диаметра ствола и объема кроны.

таким образом число соседей, по существу, аналогично тому, как оно определяется В. В. Кузьмичевым [1970] по системе треугольников с наиболее короткими и непересекающимися сторонами.

В работе Винсента с соавторами [Vincent *et al.*, 1976] предложен корректный вариант методики для изучения горизонтальной структуры древостоя. Ими показано, что при пуассоновском распределении деревьев по площади наиболее вероятное число соседей составляет шесть. Ранее такое же среднее число соседей определил В. В. Кузьмичев [1970].

Нами изучалось распределение всех деревьев без какого-либо разделения их по морфологическим показателям. Представляло бы интерес построение функции распределения для деревьев, одинаковых по каким-либо параметрам, но, к сожалению, на наших пробных площадях их было недостаточно.

Построенные гистограммы функций распределения числа деревьев по высоте, диаметру и объему кроны (рис. 14) показывают, что увеличение средних величин с возрастом на фоне естественного изреживания превышает средний прирост древостоя по указан-

ным параметрам. Полученные результаты отражают существенное изменение с возрастом вида функций распределения деревьев по этим параметрам. Причина деформации функций распределения — преимущественный отпад угнетенных маломерных деревьев. Этот процесс внешне проявляется в качественном изменении функций распределения от экспоненциальной формы к колоколообразной. Из приведенных данных видно, что функция распределения числа деревьев по объему кроны изменяет свою форму значительно медленнее, чем аналогичные распределения их по диаметру и высоте. Как известно, быстрее всего с возрастом изменяется кривая распределения числа деревьев по высоте, несколько медленнее — по диаметру. Еще в 90-летнем возрасте на гистограмме обнаруживается длинный «хвост» деревьев, имеющих повышенный объем кроны (см. рис. 14). Такое запаздывание возникает вследствие лабильности крон и обусловлено малым временем релаксации их по сравнению со временем жизни дерева, что в конечном счете и проявляется в замедленной смене формы гистограммы.

Естественное изреживание, вероятно, может привести к изменению характера распределения оснований стволов деревьев и их крон на плоскости. Заранее следует ожидать несовпадения типов размещения на площади оснований стволов и центров крон. Связано это с тем, что при взаимодействии деревьев кроны могут смещаться за короткий но сравнению со временем жизни дерева период относительно оснований стволов и указанные смещения могут быть порядка средних расстояний между деревьями. Рассматриваемый процесс на определенной стадии роста древостоя приводит к расталкиванию крон и более равномерному их распределению по площади, к рассредоточению случайно образовавшихся сгустков в размещении деревьев и зарастанию просветов в пологе.

Для каждой пробной площади были построены по две радиальные функции распределения. В одном случае центром считались координаты оснований стволов, в другом — центра кроны. Координаты центра кроны определялись как координаты точки пересечения перпендикуляров к серединам двух перпендикулярных диаметров кроны. Таким же образом была построена радиальная функция распределения средних диаметра деревьев на высоте 1,3 м, высоты и объема кроны. Для этого в каждой совокупности одинаковых кольцевых площадок вместо средней густоты вычислялись средние для диаметра, высоты и объема кроны.

На рис. 15 изображена динамическая последовательность гистограмм радиальных функций распределения оснований стволов и центров крон. Она позволяет проследить в древостоях разного возраста эффекты, обусловленные взаимодействием деревьев. С возрастом соснового древостоя от 25 до 90 лет радиальная функция распределения оснований стволов характеризует переход от группирования или обособления микрогрупп к пуассоновскому распределению.

Характерный размер микрогруппы в молодняке меньше среднего расстояния между деревьями в ценозе, а наиболее вероятное

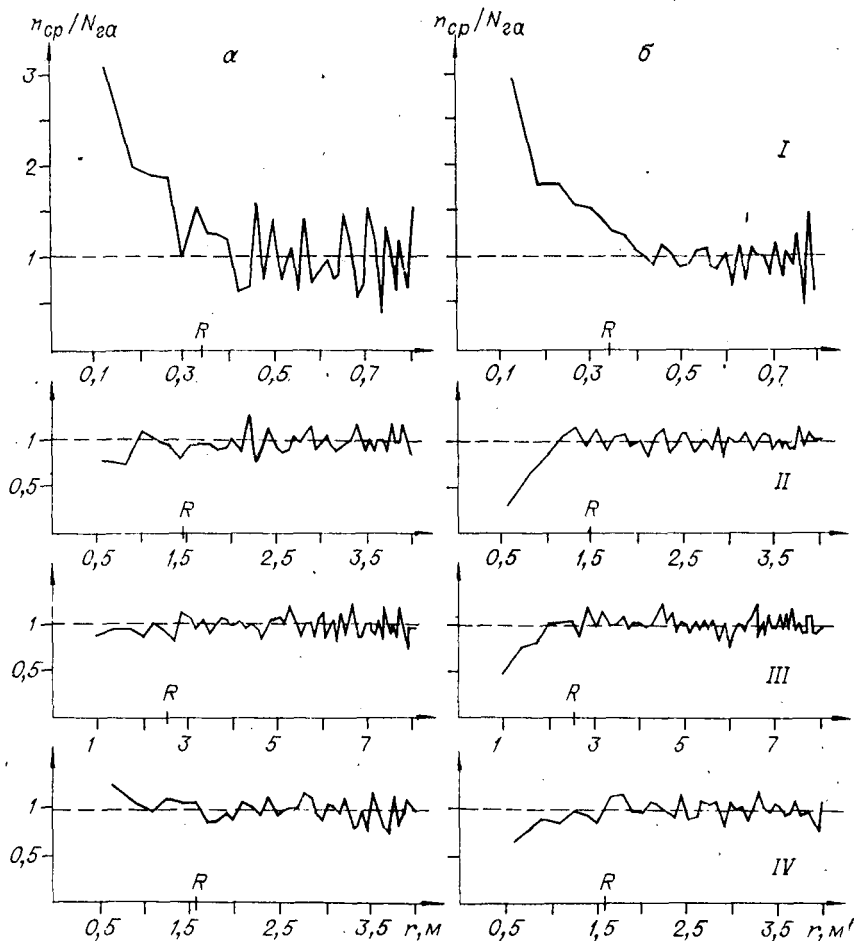


Рис. 15. Гистограммы радиальных функций распределения оснований стволов (а) и центров крон (б).

Сосновые древостопы, лет: I — 25, II — 55, III — 90; IV — 35-летний березняк; n_{cp} — среднее число деревьев на единице площади в кольцевых площадках; $N_{га}$ — густота древостоя; r — расстояние от дерева, принимаемого за центр кольцевой площадки, R — среднее расстояние между деревьями.

число деревьев в микрогруппе, как видно из гистограммы, равно 2—3. Таким образом, притяжение (сгущение) деревьев в молодняке проявляется в образовании большого числа микрогрупп.

Эффект обособления деревьев в микрогруппы в молодняке связан, во-первых, с благоприятными микроучастками для поселения и роста группировок сосны из-за экологической гетерогенности заселяемой территории. Эффект должен прослеживаться до того возраста, когда среднее расстояние между деревьями превысит размеры неоднородности в микроструктуре территории. Во-вторых, эффект группирования обусловлен положительным влия-

нием микрогрупп на рост составляющих их растений сосны в стадии молодняков, когда конкуренция между деревьями намного слабее, чем с другими видами растений, и происходит становление фитоценотической среды. В рамках применяемого нами подхода нельзя выявить, какой из этих двух механизмов ведущий.

Мы сравнили вид радиальных функций распределений деревьев (оснований стволов и центров крон) на рис. 15 с такими же функциями модельных объектов с упорядоченной макро- и микроструктурой на рис. 10 и 12. Оказалось, что в исследованных древостоях отсутствуют как регулярная структура в размещении деревьев (дальний порядок), так и нерегулярно повторяющиеся микроструктуры определенных геометрических размеров (ближний порядок).

По мере роста и отпада древостоя совершается стохастизация в размещении деревьев, приводящая к пуассоновскому распределению оснований стволов по площади. Этот процесс происходит в условиях, когда взаимодействие между деревьями велико и носит пелинейный характер. При этом время исчезновения корреляций в размещении двух последовательно взаимодействующих деревьев при естественном отпаде много меньше продолжительности жизни поколения древостоя. В сосняках с 25 до 55 лет идет интенсивный отпад, в результате которого число деревьев уменьшилось в 4 раза и сформировалась горизонтальная структура с пуассоновским распределением деревьев на площади. То обстоятельство, что и в 90 лет распределение оснований деревьев по площади представляет собой пуассоновское, свидетельствует о том, что в целом за указанный период отпад носил случайный по площади характер, т. е. вероятность элиминации дерева зависела не от того, произрастало ли оно в микрогруппах или между ними, а только от размерных параметров дерева, по существу отпад имел дискриминационную форму. Обнаруженная здесь независимость отпада в микрогруппах от расстояний до ближайших соседей в них есть интегральное свойство древостоев в возрасте от 25 до 90 лет, а конкретная реализация отпада может быть представлена стадиями, различающимися по характеру зависимости от густоты. Для выявления последних (если они имеются) требуются более детальные наблюдения на объектах с большим, чем в данном варианте, числом деревьев.

По мере роста сосновых древостоев формирование крон и изреживание приводят к тому, что проявляющийся в распределении крон молодняков эффект притяжения деревьев переходит во взрослых сосняках в эффект расталкивания центров крон. Он полностью обусловлен сравнительно быстрым смещением крон относительно ствола в сторону возникающих при отпаде пустот и отмечается после интенсивного отпада, когда время, за которое число деревьев в древостое уменьшается вдвое, становится равным или больше времени нарастания крон. Средние смещения центров крон относительно оснований стволов оказались почти на порядок меньше средних расстояний между деревьями:

Возраст древостоя, лет	Среднее расстояние между деревьями, м	Среднее смещение центра кроны, м
------------------------	---------------------------------------	----------------------------------

Сосняк рододендрово-брусничный

25	0,34	0,05
55	1,48	0,32
90	2,54	0,61

Березняк разнотравный

35	1,60	0,65
----	------	------

На структуру полога, габитус и размещение крон в пологе, вероятно, значительное влияние оказывают ветровые нагрузки, вызывающие раскачивание деревьев. Однако подобная роль ветра пока еще слабо исследована. По данным С. В. Белова [1983], деревья высотой 18—25 м имеют период колебаний стволов 5—7 с и за год в равнинных условиях испытывают $1,73 \cdot 10^6$ циклов колебаний; ветви как более короткие и легкие характеризуются пе-

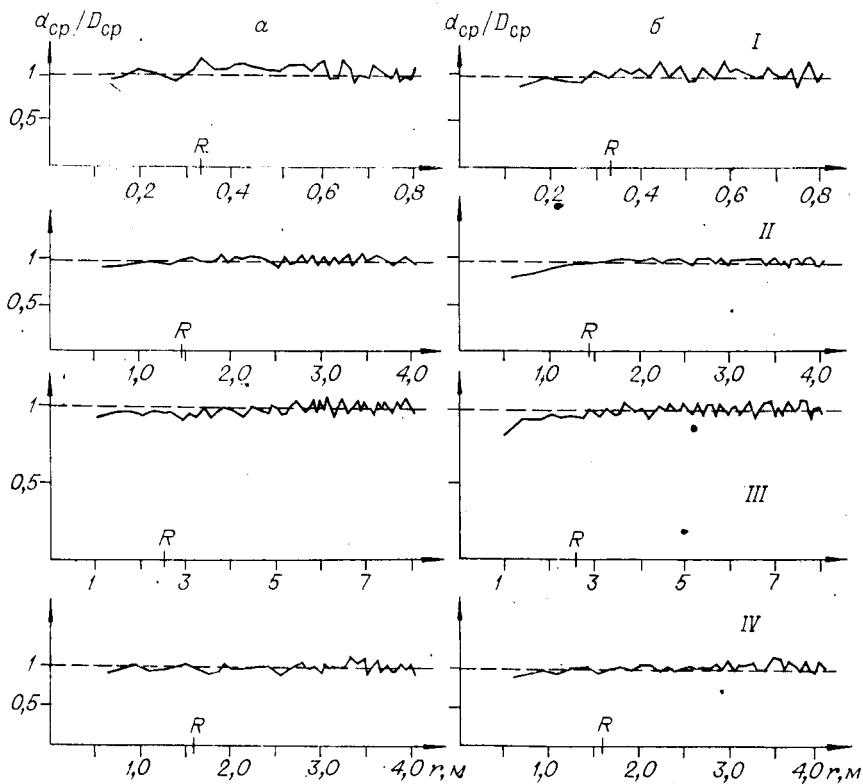


Рис. 16. Изменение среднего диаметра деревьев с увеличением расстояния до них от фиксированного дерева, усредненное по всем деревьям пробной площади.

a — по основаниям стволов; *б* — по центрам крон; d_{cp} — средний диаметр дерева в кольцевой площадке, D_{cp} — то же, на пробной площадке. Остальные обозначения те же, что и на рис. 15.

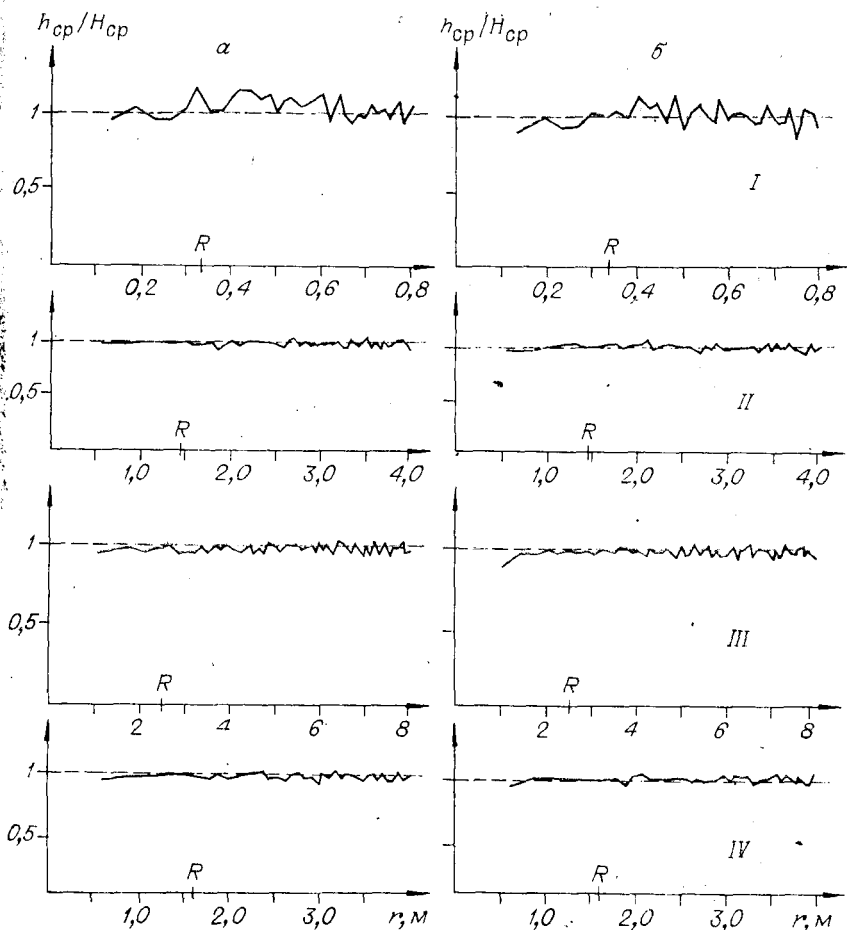


Рис. 17. Изменение средней высоты деревьев с увеличением расстояния до них от фиксированного дерева, усредненное по всем деревьям пробной площадки.

a — по основаниям стволов; *б* — по центрам крон; h_{cp} — средняя высота дерева в кольцевой площадке; H_{cp} — то же, на пробной площадке. Остальные обозначения те же, что и на рис. 15.

риодом колебаний, равным 2—3 с и за год совершают $3,6 \cdot 10^6$ циклов колебаний. Колебательные движения стволов и ветвей при соприкосновении в процессе трения, охлестывания и ошмыгивания вызывают ветровую редукцию периферийной части кроны и ее элементов. Вероятно, это обстоятельство способствует существенному снижению сомкнутости полога древостоев (табл. 3) и более равномерному распределению крон в пологе по сравнению с основаниями стволов.

Интерес представляет оценка особенностей взаимодействия деревьев через их размеры в зависимости от густоты и взаимного

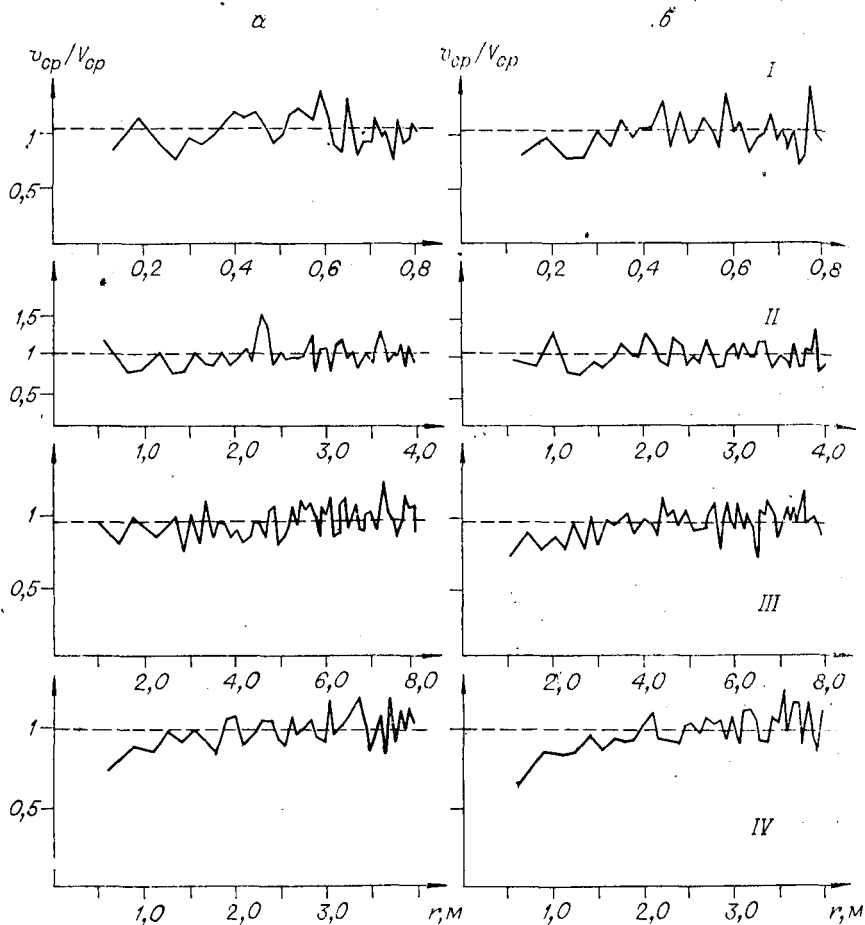


Рис. 18. Изменение среднего объема кроны деревьев с увеличением расстояния до них от фиксированного дерева, усредненное по всем деревьям пробной площадки.

a — по основаниям стволов; *б* — по центрам кроны; v_{cp} — средний объем кроны дерева в кольцевой площадке, V_{cp} — то же, на пробной площадке; I — $V_{cp} = 2,5 \text{ м}^3$, II — $V_{cp} = 8 \text{ м}^3$, III — $V_{cp} = 29 \text{ м}^3$, IV — $V_{cp} = 17 \text{ м}^3$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 15.

расположения деревьев. В исследованиях обнаружена неадекватность распределения оснований стволов и соответствующих им центров кроны по площади. Поэтому целесообразно сравнить радиальные функции распределения средних для диаметра, высоты и объема кроны, оцененных по основаниям стволов, с радиальными функциями распределения этих же параметров деревьев, определенных по центрам кроны.

В первом случае в молодяке и более взрослых древостоях средние параметры дерева одинаковы для растущих на меньшем

Т а б л и ц а 3. Характеристика полога древостоев, % от площади

Возраст, лет	Неперекрывающиеся кроны	Двойное перекрытие крон	Тройное перекрытие	Четырехкратное перекрытие	Сомкнутость полога
<i>Сосняк рододендроново-брусничный</i>					
25	44,0	17,3	2,2	0,3	63,8
55	46,4	6,9	0,6	—	53,9
90	40,5	3,3	0,1	—	43,9
<i>Березняк разнотравный</i>					
35	43,2	19,7	3,3	0,3	66,5

и большем расстояниях, чем средние между деревьями (рис. 16—18). Во втором случае взаимодействие деревьев во взрослых ценозах приводит к небольшому уменьшению средних размеров особей, расположенных ближе друг к другу, чем средние расстояния между ними. Наиболее отчетливо эта тенденция прослеживается на гистограммах, характеризующих средний диаметр дерева (см. рис. 16), который заметно не изменяется в зависимости от расстояний между соседями. Между тем вероятность обнаружить в молодняках соседнее дерево на расстоянии меньше среднего в несколько раз превышает случайную вероятность (см. рис. 15, Г). Таким образом, эффект обособления деревьев молодняков в микрогруппы (агрегирование, или группирование) значительно сильнее, чем детерминирование биогеоценозом размерных характеристик дерева.

ВЫВОДЫ

1. Размещение особей естественно формирующихся древостоев по площади представляет собой нерегулярную макроструктуру множества индивидуальных микрообразований, варьирующихся по размерам и форме. Гистограммы, характеризующие распределение оснований стволов и центров крон, убедительно показывают, что взаимодействие пород друг с другом не приводит к возникновению каких-либо регулярных (периодически повторяющихся) структур в размещении деревьев. Иными словами, в этом смысле отсутствует регулярная макроструктура в горизонтальном строении древостоев. Из вида гистограмм следует также, что не обнаружено и каких-либо повторяющихся микроструктурных образований типа определенного по форме и размерам многоугольника или его элемента.

2. С возрастом древостоя распределение оснований стволов по площади, которое в молодняках является групповым, все более приближается к случайному. В целом за время формирования древостоя зависимость вероятности отпада для каждого дерева от расстояния до его ближайших соседей, или густоты окружения, не-

существенна, по крайней мере, намного меньше, чем обычно принято считать. В молодняке основания стволов и центры крон имеют такое горизонтальное размещение, при котором плотность (среднее число деревьев на единицу площади) сгущений и разрежений различаются больше, чем при случайном распределении. Характер размещения микрогрупп деревьев и разрежений, очевидно, является следствием микроэкологической и фитоценотической форм естественного изреживания (отбора).

3. Характер распределения центров крон с возрастом изменяется от группового в молодняках через случайное к относительно равномерно разреженному. Таким образом, в процессе роста и развития древостоя выделяется определенная фаза, описываемая пуассоновским распределением. Во взрослых древостоях из-за смещения центров крон относительно оснований стволов возникает качественное различие их распределений по площади. Особенности формирования, роста и взаимодействия крон трансформируют пуассоновское распределение деревьев по основаниям стволов в относительно более равномерное размещение горизонтальных проекций крон на плоскости.

4. Средние размеры деревьев в пределах микрообразований на исследованных нами пробных участках слабо варьируют в зависимости от того, находятся ли соседние деревья ближе или дальше среднего расстояния между ними, т. е. в микросгущениях или микроразрежениях. Таким образом, экологическое взаимодействие деревьев в биогеоценозе гораздо ярче проявляется в горизонтальной структуре одновозрастного древостоя, чем во взаимном расположении деревьев, различающихся размерами. В этой связи можно предположить, что существенный вклад в размерную дифференциацию деревьев в ценозе вносит их генетическая гетерогенность по росту.

5. Метод изучения размещения деревьев по площади и взаимодействия их в процессе роста, основанный на использовании радиальной функции распределения, оказался информативным, простым и адекватным природе исследованных объектов.



ГЛАВА 3

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ЦЕНОЗОВ

ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА В ПОПУЛЯЦИЯХ ДЕРЕВЬЕВ

При изучении сложных надорганизменных систем — биоценозов, биогеоценозов — одним из главных является популяционный подход, названный в экологии растений ценопопуляционным [Работнов, 1982]. В последнее время в связи с усилением общей

биогеоценотической направленности изучения живой природы значение таких работ возрастает, так как понять законы, управляющие биогеоценозом, можно только на основе познания функционирования его элементов (популяций) [Шварц, 1971].

Важное свойство ценопопуляции — ее возрастная неоднородность. Возраст — это только одна из многих существенных характеристик, присущих организмам, иногда даже второстепенная по сравнению, например, с размерами, особенно у растений [White, 1980]. Однако как биологическое время показатель возраста уникален среди других именно тем, что имеет привязку к абсолютному времени и, значит, оставляет исследователю надежду реконструкции процессов, наблюдавшихся в некотором прошлом. Важность такой реконструкции трудно переоценить. Виды растений, имеющие в своем морфологическом строении трудно читаемые признаки возраста, осложняют сбор массовых данных по характеристике возрастной неоднородности ценопопуляций. И это, естественно, есть основное препятствие на пути развития подобных исследований. Следовательно, нужно максимально использовать те случаи, когда трудности определения возраста сравнительно легко преодолимы. К ним относятся ценопопуляции древесных растений.

Прежде всего обратим внимание на терминологию, получившую распространение в тех науках, где объектами исследования являются древесные ценозы и древесная растительность. Обычно неоднородность возрастных состояний именуется «возрастным составом», «возрастным строением», «возрастной структурой». Однако применение к одному и тому же явлению разных терминов демонстрирует либо синонимичку этих понятий, либо отсутствие необходимо строгих их определений.

При изучении ценопопуляций древесных растений и лесных экосистем конструктивнее использовать терминологию, применяемую для систем вообще, что особенно важно, когда комплексные работы в таких сложных лесных объектах ведутся специалистами разных профилей. Вероятно, это будет способствовать преодолению узости частных исследований и выходу в теоретических обобщениях на уровень общебиологического учения о популяциях как важному условию успешного развития экологии растений [Любарский, 1982].

Итак, термин «состав» выражает часто качественный признак, попросту список разнообразия элементов; по отношению к возрастной неоднородности популяции растений это есть разнообразие особей разных возрастных состояний. В лесоведении «состав» используется как комплексный (качественный и количественный) показатель, например состав древостоя. Термин «строение» используется в лесоведении для обозначения частотного распределения различных морфометрических показателей (строение по диаметрам, высотам и т. д.). Возрастное строение иногда именуется возрастными спектрами [Титов, 1979], но суть та же — частотное распределение. Таким образом, «строение» — количественная пред-

ставленность особой разных возрастных состояний. Под «структурой» понимается совокупность пространственно-временных соотношений между элементами объекта, совокупность устойчивых связей объекта. Структуру определяет способ связи между элементами. Строго говоря, выявление и познание структуры обычно есть та конечная цель, ради которой предпринимается то или иное исследование.

Популяционный подход с присущей ему терминологией, развиваемый в течение долгого времени в основном различными школами зоологов, встретил в экологии растений значительные трудности, обусловленные в том числе проблематичностью определения границ популяции. Было предложено считать популяцией растений совокупность особей в рамках конкретного фитоценоза [Работнов, 1978]. Однако с такой же степенью обоснованности можно было бы предположить, что популяция и фитоценоз не совпадают по границам [Придия, 1976]. Поиск пространственных границ представляется хорологической задачей, она, вероятно, соотносится с пониманием популяционных процессов.

Популяционный уровень входит в иерархию других уровней организации живой материи. Одной из объективных основ выделения иерархии уровней, видимо, является наличие «специфической функции» уровня организации [Плотников, 1979], которая отсутствует на нижележащем уровне и вместе с которой данный уровень включается в вышестоящие. Например, по мнению В. В. Плотникова [1979], специфическая функция биологического сообщества (биоценоза) — заполнение путем размножения особей доступного экологического пространства в соответствии с имеющимися ресурсами среды. На популяционном уровне впервые реализуется своя специфическая функция — смена поколений, или «круговорот» индивидов, на основе которого формируются системные качества: непрерывность и способность к увеличению численности [Куркин, Матвеев, 1982]. Таким образом, слову «популяция» будет соответствовать *явление популяционного уровня организации, принадлежность к которому устанавливается по выполнению специфической функции.*

Совокупность деревьев с высокими степенями возрастной неоднородности именуют, как правило, разновозрастными, с низкими — одновозрастными. Отметим, что многие лесоводы придерживались той точки зрения, что разновозрастность закономерна для природы лесов [Свалов, 1963; Фалалеев, 1963; Шанин, 1965; Верхунов, 1970; Дыренков, 1971]. Поскольку в природе наблюдается широкое разнообразие различных степеней одно- и разновозрастности, то, естественно, первоначально исследователи пытались упорядочить это посредством классификации. Так А. С. Матвеев-Мотин [1960] различает пять градаций: абсолютно разновозрастные древостои, условно-разновозрастные, условно-одновозрастные, одновозрастные, абсолютно-одновозрастные. И. В. Семечкин [1963] при выделении различных типов возрастного строения пользуется коэффициентами изменчивости возраста,

диаметра, высоты. В его классификации четыре типа древостоев: разновозрастные, условно-разновозрастные, условно-одновозрастные, одновозрастные. С. С. Пашии [1965] на основе выделяемости так называемых поколений и их числа различает древостой одновозрастные, сравнительно одновозрастные, разновозрастные, исключительно-разновозрастные. С. С. Зябченко [1982] на основе коэффициентов изменчивости выделяет три типа древостоев по возрастному строению: разновозрастные, относительно-разновозрастные, условно-одновозрастные.

В зарубежной (англо-американской) лесоведческой и экологической литературе [Leak, 1975; Hett, Loucks, 1976; Lorimer, 1980; Ross e. a., 1982; Knowles, Grant, 1983] различают одновозрастные (even-aged) и разновозрастные (uneven-aged) древостой. Кроме того, в ней используется термин all-aged для обозначения совокупностей деревьев крайней степени разновозрастности, содержащей полный спектр возрастных состояний. Такое грубое деление, по-видимому, объясняется тем, что в этих работах, как правило, степень возрастной неоднородности детализируется с помощью возрастных частотных распределений. Последние, вероятно, являются наиболее наглядными количественными картинками, которые дают представление о составе и строении совокупности деревьев по возрасту.

В отечественной литературе в качестве примера классификации древостоев с использованием возрастных распределений можно привести публикацию Г. Е. Комина [1964]. Она отличается от других тем, что автор использовал прямой метод определения возраста дерева путем подсчета годовичных колец на гшиокотиле, отыскиваемом на расколоте пне, у которого их наибольшее число. Он различает абсолютно-одновозрастные, относительно-одновозрастные, ступенчато-разновозрастные, циклично-разновозрастные, относительно-разновозрастные и абсолютно-разновозрастные древостой [Комин, 1964]. Большинство работ, посвященных выявлению возрастной неоднородности, имеют общую черту: как правило, ученые зашмаются в основном более взрослой частью древесной ценопопуляции, ограничиваемой определенной крупностью особей.

Выявление полных возрастных спектров — один из основных инструментов обширных исследований ценопопуляций многолетних растений, выполненных школами Т. А. Работнова и А. А. Уранова. Подобные работы в лесоведении исключительно редки, например [Day, 1972].

Каким бы необходимым и полезным ни являлся этап качественной классификации возрастного разнообразия древесных ценозов, по-видимому, он не может быть целью исследования. Все классификации разрабатываются при изучении разных объектов и несмотря на это, очевидно, хорошо охватывают многообразие строения лесов. Главное же, видимо, не в нюансах того или иного названия, а в том, что различные типы возрастных строений и составов разных ценопопуляций существуют. Уже это свидетель-

ствуется о временной изменчивости древостоев. Объективно можно констатировать только различия между предельными вариантами возрастной неоднородности. И если мы признаем, что разновозрастность постепенно и плавно переходит в разновозрастность, образуя непрерывный ряд, следовательно, разбиение этого непрерывного ряда на то или иное количество типов в большой мере зависит от субъективного подхода ученого и целей исследований. Множество классификаций, в частности, объясняется обилием точек зрения на необходимые критерии.

Любая классификация основана на некоторой стабильности признаков объектов классификации. Однако не все типы распределений принципиально могут быть стабильны во времени. Более того, большинство типов заведомо нестабильно. Следовательно, основное внимание надо уделить изучению изменения возрастных распределений во времени, так как только на основе понимания временной динамики можно успешно продвинуться в познании законов функционирования объекта. Как пример работы, содержащей попытку описания динамики возрастных распределений, можно привести исследование еловых лесов Карелии Н. И. Казимировым [1971]. Автор выстраивает в ряд возрастные распределения, где они объединены отношениями динамической сходимости. И поскольку мы не в состоянии проследить во времени процесс развития объекта, все возрастные распределения можно объединить в ряд, сделав лишь некоторое допущение. Н. И. Казимиров [1971] принимает следующую гипотезу. Начальным этапом развития является древостой с высокой степенью разновозрастности, а завершающим — этап «выработавшегося» биогеоценоза (по В. Н. Сукачеву). Последнему свойственна высшая степень разновозрастности, промежуточные варианты представляют плавные переходы между крайними состояниями. При этом таксационные показатели непрерывно меняются и стабилизируются на завершающей стадии [Казимиров, 1971].

Таким образом, следующий этап в изучении возрастной динамики популяций древесных растений — переход от осознания разнообразия возрастных распределений и их отличий к попыткам вскрыть ход и причины изменения частных вариантов.

Обширные исследования динамики возрастных спектров ценопопуляций многолетних растений проведены школой А. А. Уранова. В частности, при классификации ценопопуляций по возрастным спектрам отмечались так называемые дефинитивные ценопопуляции. Они достигли равновесия со средой и имеют стабильный возрастной спектр, испытывающий лишь флуктуации [Уранов. Смирнова, 1969]. В этом заключается важный методологический принцип, согласно которому источником развития ценопопуляций является отсутствие равновесия между свойствами ценопопуляции как целого и свойствами среды. Далее развитие идет в сторону достижения равновесия и, отсюда, в относительно стабильной среде ценопопуляция со временем достигает относительной стабильности.

Динамика лесов посвящено большое количество публикаций, видимо, потому, что именно изучение изменений во времени имеет наибольшее теоретическое и практическое значение. С проблемами динамики связаны самые общие утверждения о закономерности явления разновозрастности лесов [Свалов, 1963; Фалалеев, 1963; Верхунов, 1970]. В частности, отсюда следует, что по крайней мере на определенном отрезке времени разновозрастность должна закономерно возрастать, так как в естественных условиях имеются случаи возникновения древостоев с высокой степенью разновозрастности, например в результате катастроф. В случае же отсутствия больших разрушений разновозрастность, по меньшей мере, сохраняется [Betters, Woods, 1981]. Некоторые исследователи прямо указывают степень, которой достигнет разновозрастность в отсутствие лесоразрушающих факторов, — абсолютную разновозрастность [Сидельников, 1982].

При наличии различных разрушений древостоев, не принимающих форму катастроф, реализуются различные формы их динамики. В числе важнейших природных факторов, определяющих изменения кедровых лесов Дальнего Востока, Б. П. Колесников [1956] называет ветровалы и непериодические засухи. Он предполагает, что на динамику лесов могут влиять циклические изменения климата, обусловленные изменениями солнечной активности. Есть сведения о том, что характер разновозрастности, например сосняков, определяется пожарами [Побединский, 1965; Верхунов, 1970, 1974], которые могут вызвать и осциллирующую возрастную динамику [Санников, 1981]. На европейском Севере низовые пожары мало влияют на ход эндогенного развития сосновых лесов, здесь они способствуют созданию благоприятных условий для возникновения новых поколений сосны. В подобных условиях за 600-летний период сосняки формируют климаксные (устойчивые) ценозы [Зябченко, 1982].

Для более глубокого анализа возрастных спектров и реконструкции адекватных им процессов, происходивших в некотором прошлом, необходимы соответствующие наблюдения. Такая реконструкция может быть осуществлена в результате дендрохронологических наблюдений. Например, по дендрохронологическим материалам Е. К. Козин [1982] делает предположение о возможных причинах массовых распадов древостоев в лесах Дальнего Востока. Согласно его данным, распады индуцируются засухами, связанными, в свою очередь, с колебаниями солнечной активности, имеющей период около 25 лет [Козин, 1982]. Однако, если речь идет об изучении популяционных явлений, то более непосредственным методом, по-видимому, будет использование возрастных распределений. Как отмечал Н. С. Нестеров [1960], степень наличной разновозрастности насаждения есть оставшийся от прошлого живой след хода возобновления насаждения. Более того, используя возрастные распределения и знание биологии входящих видов, можно определить сукцессионный статус ценозов [Day, 1972]. Возрастные распределения применяются как для

оценки того, что в прошлом данный древостой подвергался крупномасштабным флуктуациям [Lorimer, 1980; Knowles, Grant, 1983], так и для установления конкретной периодичности в развитии [Комин, 1982].

В результате изучения заболоченного ельника Г. Е. Комин [1982] получил возрастное распределение, которое в полулогарифмических координатах имеет вид более или менее регулярных пиков. В этом примере возрастное распределение, несмотря на изломанность, было все же непрерывным. Но имеются данные, что мощные внешние воздействия способны разорвать распределение на дискретные части, которые и были обнаружены С. Г. Шиятовым [1981] в популяции лиственницы на полярном и вертикальном пределах ее распространения. Подобная же картина наблюдается при определенном режиме пожаров [Carleton, 1982].

Почти все перечисленные работы, касающиеся возрастной динамики, исходят из того положения, что именно внешние по отношению к популяции разрушающие воздействия играют роль возмущений некоторого постоянства, достигаемого популяцией в отсутствие этих воздействий. В ряде работ рассматривается роль пирогенных факторов в динамике лесов. Поскольку огонь представляет собой внешний абиогенный фактор, вполне логично поставить его в данном смысле в один ряд с климатическими факторами. Цикличность фитоценозов, индуцированная изменениями климата, при возрастных сменах выражается в колебаниях численности и возрастного состава, причем амплитуда колебаний увеличивается от районов с оптимальными гидротермическими режимами к границам толерантности [Комин, 1981].

Имеются примеры математического моделирования, результаты которых согласуются с вышеприведенными выводами. Так, С. А. Дыренковым и Е. Н. Горовой [1980] популяция деревьев моделировалась с помощью марковских цепей. Машинными экспериментами установлено, что при отсутствии внешних факторов строение системы стабилизируется за конечное число шагов, достигая абсолютной разновозрастности, причем на фоне общей стабильности имеются флуктуации [Дыренков, Горовая, 1980].

Между тем в некоторых публикациях источниками периодической динамики так или иначе называются эндогенные взаимодействия. Ряд авторов связывает периодическую динамику с конкурентными взаимодействиями внутри популяции древесных растений. По Э. П. Фалалееву [1964, 1982], их неравномерное распределение по возрастным классам вызывает впоследствии неравномерный отпад старших классов и, следовательно, неравномерное последующее возобновление. Таким образом, согласно автору [Фалалеев, 1964], древостой, оставаясь разновозрастным, испытывает периодические изменения в возрастном распределении, запасах и других таксационных показателях. Сходный механизм динамики предлагает Е. К. Козин [1981], который рассматривает так называемый «отрыв» древостоя от подроста вследствие высокой плотности первого, в результате чего подрост подавляется и его

развитие задерживается. Есть примеры использования возрастных распределений, когда волновой вид интерпретируется как периодичность в возобновлении, причем авторы считают, что такая динамика присуща внутренней природе леса [Hett, Loucks, 1976]. Опираясь на подобные работы, некоторые авторы, специализирующиеся на модельных объектах, сходным образом разъясняют периодические решения, найденные при исследовании моделей [Луданов, Дзедзюля, 1972; Корзухин, 1980].

В связи с существованием двух точек зрения необходимо остановиться на методико-методологической стороне этого расхождения, поскольку данное обстоятельство имеет важное значение для понимания изучаемых процессов. Прежде всего, попробуем рассмотреть возможные предельные случаи динамики, чтобы ориентироваться в многообразии явлений. В наиболее общем случае можно выделить два предельных случая возрастной динамики: стационарность и нестационарность. Стационарность есть строгая неизменность каких бы то ни было характеристик системы во времени, соответственно нестационарность есть та или иная форма временной изменчивости. Далее, любой нестационарный процесс в принципе разложим на три составляющие: тренд — изменение во времени средней величины; периодическая составляющая — такая форма колебаний, когда имеет место доминирующая частота; наконец, случайный «шум» (флуктуации) — тоже в принципе составляющая периодической природы, но содержащая все возможные частоты. Смысл флуктуаций состоит в том, что последующие состояния системы невозможно предсказать по предыдущим. С помощью наложения друг на друга указанных предельных случаев в различных комбинациях оцениваются все варианты интересующей нас динамики. Например, по данным П. П. Свалова [1963], динамике запасов в иструнутых рубкой древостоях присущи колебания около некоторого среднего уровня. Таким образом, в качестве одной составляющей имеем стационарный процесс (так как средняя не меняется). Идентификация другой составляющей является проблемой, так как отличить флуктуации от колебаний достоверно можно специальными математическими методами. Также очевидна недостаточность качественных утверждений о том, что при самопроизвольном развитии популяция деревьев увеличивает свою разновозрастность до некоторого уровня, поскольку в рамках данного качества можно показать существование количественных, в том числе и периодических, изменений, как, например, в работе Э. П. Фалалеева [1982].

Обратимся теперь к другому вопросу: что же представляет собой стабильное возрастное распределение, которое как предельный случай динамики здесь эквивалентно стационарности. Важно осознать то, что стабильное возрастное распределение есть всегда строго убывающая функция, чему может быть дано математическое доказательство [Caswell, 1982]. Сказанное можно проиллюстрировать рис. 19. Существование точек a_2 , b_2 свидетельствует о том, что некоторое время тому назад обязательно имелись точки a_1 , b_1 ,

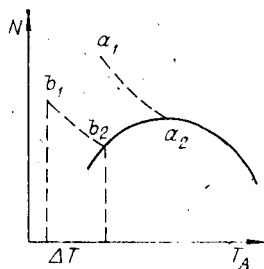


Рис. 19. Возможная кривая распределения численностей деревьев по возрастам.

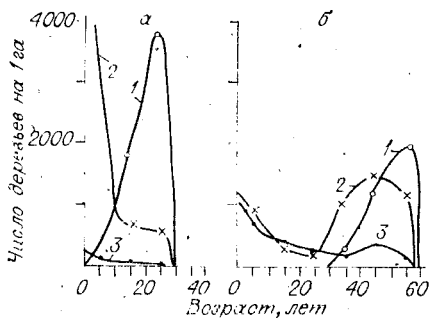
$\alpha_1, \alpha_2, b_1, b_2$ — точки гипотетических универсальных кривых, ΔT — некоторый интервал времени, T_A — ось «биологического времени» (возраст).

ибо число особей в группе данного возраста со временем может только убывать. Невероятно, чтобы численность группы данного возраста увеличивалась со временем иным способом, чем посредством иммиграции, что, понятно, неприемлемо для прикрепленных организмов. Таким образом, распределение, которое не представляет собой монотонно убывающую функцию, заведомо нестационарно.

Наглядный пример подобной интерпретации содержится в упомянутой работе Г. Е. Комина [1982]. Уже сам вид возрастного распределения с его минимумами и максимумами дал возможность автору судить об изменчивости и сделать обоснованные предположения о конкретной ее форме. Старение групп деревьев внешне выражается в движении максимумов и минимумов на возрастном распределении вдоль оси возраста. Таким образом, в зависимости от того, имеет ли место максимум или минимум численности самых старших деревьев, можно выделить две хорошо различающиеся стадии. Это и сделал автор, отнеся изучаемое им насаждение к разряду циклично-разновозрастных. С другой стороны, сам по себе вид распределения, сходный с убывающей функцией, не означает, что достигнуто стационарное состояние, так как для него необходима неподвижность во времени.

В этой связи обратимся к работе Дж. Хетта и О. Лукса [Hett, Loucks, 1976], где дается формулировка так называемого «временно-специфического» подхода при изучении популяций долгоживущих организмов. Согласно этому надо предположить, что возрастные классы, обнаруженные в выборке, совпадают с теми классами, которые получились бы, если бы отдельные группы были прослежены в течение продолжительности их жизни. Первое предположение, которое необходимо принять, — незначительность или равенство процессов эмиграции и иммиграции; второе — константность возрастного распределения на протяжении временного отрезка, равного продолжительности жизни деревьев. Авторами [Hett, Loucks, 1976] также отмечается, что «временно-специфический» подход оправдан, пока выбранная совокупность имеет полное возрастное распределение популяции и не испытывает значительных изменений среды. Однако здесь существенным ограничителем, как мы видели, выступает вид возрастного распределения, которое предполагается константным. В указанной работе авторы вы-

Рис. 20. Возрастное строение молодого сосново-ельного посадения. а — после пожара через 29 лет; б — то же, через 56 лет (по Day, 1972). 1 — сосна, 2 — пихта; 3 — ель.



шли за границу применимости «временно-специфического» подхода, так как за постоянное возрастное распределение принята функция, содержащая периодическую составляющую и не являющуюся монотонно убывающей.

В исследовании Р. Дэй [Day, 1972] стабильность возрастного распределения подтверждается на показательном материале. Автору удалось убедительно связать возрастные распределения видов деревьев с ходом послепожарной сукцессии (рис. 20). При анализе данных можно указать на два важных момента. В отсутствие возобновления пик на распределении с течением времени сдвигается вдоль абсциссы и уменьшается вплоть до исчезновения (см. рис. 20). При обильном возобновлении колоколообразное распределение заменяется со временем так называемым обратным J-образным, которое считается классическим для разновозрастных лесов [Betters, Woods, 1981].

С учетом изложенного можно точно сформулировать вопрос, ответ на который разделяет упомянутые альтернативные точки зрения: достигается ли в ходе самопроизвольного развития популяции стационарное состояние, если «да», то почему, если «нет», то какова природа нестационарности? Прежде всего ответим, что в реальных (не идеальных) системах всегда есть флуктуации, так что о них будем упоминать только в случаях специальной необходимости. Средние величины различных характеристик (численности, запаса и т. д.) с вступлением сукцессии в заключительную стадию, видимо, стабилизируются. Таким образом, когда речь пойдет о нестационарности состояния популяции, в виду будут иметься периодические изменения.

В литературе имеются примеры описания с помощью методов математического моделирования возможных внутренних механизмов, приводящих к автоколебаниям возрастного распределения популяции деревьев [Луданов, Дзедзюля, 1972; Корзухин, 1980].

Нужно отметить то большое положительное влияние, которое оказывают подобные пионерные математико-теоретические работы на развитие лесоведения. Рассмотрение сложных вопросов средствами математического моделирования весьма полезно, так как способствует формализации обсуждаемых явлений и уменьшению синонимичности и нечеткости в терминологии. Далее, если принять во внимание, что словесные описания процессов в природе есть не что иное, как словесные модели их, то модели, записанные языком математики обладают определенным преимуществом:

они позволяют объективно проследить их поведение за любые промежутки времени.

В качестве математической модели, учитывающей взаимодействие возрастных групп древесных растений в популяции (конкуренцию), М. Д. Корзухин [1980] предлагает следующую систему уравнений:

$$\begin{cases} \dot{u} = \rho w - \gamma(w)u - fu, \\ \dot{v} = \alpha fu - pv - qv, \\ \dot{w} = \beta qv - hw, \end{cases} \quad (4)$$

где $u = s_1/s_0 \cdot x$; $v = s_2/s_0 \cdot y$; $w = s_3/s_0 \cdot z$; x, y, z — абсолютные численности младшей, средней и старшей возрастных групп соответственно; s_1, s_2, s_3 — площади проекций особей разных возрастных групп; s_0 — общая площадь, занятая популяцией; $\alpha = s_2/s_1$, $\beta = s_3/s_2$, ρ — коэффициент размножения; $\gamma(w)$ — функция угнетения (отпада); f, q — коэффициенты перехода в следующую возрастную группу; p — коэффициент смертности средней возрастной группы; h — то же, старшей.

В результате исследования системы (1) автором обнаружено два типа поведения модели: 1) устойчивое при достаточно слабом воздействии старшей возрастной группы на младшую, 2) периодические колебания при достаточно жесткой элиминации старшими деревьями младших. На этом основании М. Д. Корзухин делает вывод о том, что им найден внутренний механизм, объясняющий колебания численности возрастных групп, изложенные в литературе. Сущность механизма, описанного М. Д. Корзухиным, подробно рассматривается далее.

Модель (1) обладает рядом достоинств. Прежде всего привлекает разбиение всей ценопопуляции на три возрастные группы, которое имеет в своей основе глубокий биологический смысл. Уже давно замечено, что в жизни древесного растения выделяются периоды первоначального медленного, быстрого и второго медленного роста. Таким образом, совокупности древесных растений, объединенные по признакам принадлежности к этим периодам, различаются между собой функционально в силу разных потребностей деревьев, находящихся в разных периодах роста. Например, быстрый рост обуславливает повышенную потребность в питательных веществах, свете, пространстве роста. Модель (1), с одной стороны, допускает достаточную подробную детализацию, с другой — она достаточно обща, что делает возможным качественное исследование.

Недостаточно обосновано в системе (1) предположение, что смертность (угнетение) младшей возрастной группы зависит в основном от плотности старшей. При этом совершенно не учитывается роль средней группы, наиболее конкурентно активной, в связи с чем требуется уточнение модели (1).

Опыт экологических исследований показывает, что самые сильные взаимодействия наблюдаются между экологически наиболее

близкими группами организмов. А более близкие в возрастном отношении особи, вероятно, также находятся ближе и в экологическом. С учетом сказанного угнетение младшей возрастной группы в основном зависит от плотности средней. Вклад в смертность младшей группы делает также и старшая. Смертность средней возрастной группы зависит от ее собственной плотности (изреживания) и от плотности старшей. Отпад старших особей скорее всего не зависит от плотности, так как она отрегулирована изреживанием на более ранних этапах роста.

Сохраняя прежние обозначения, имеем:

$$\begin{cases} \dot{u} = \rho w - \gamma(v, w)u - fu; \\ \dot{v} = \alpha fu - P(v, w)v - qv; \\ \dot{w} = \beta qv - hw. \end{cases} \quad (2)$$

Соотношения между равновесными значениями переменных задаются равенствами

$$w^* = \frac{\beta q}{h} v^*; \quad v^* = \frac{\alpha f}{P(v^*, w^*) + q} u^*; \quad u^* = \frac{\rho}{\gamma(v^*, w^*) + f} w^*. \quad (3)$$

Отсюда соотношение между коэффициентами и равновесными значениями функций γ и P имеет вид

$$\alpha f \rho \beta q = (P(v^*, w^*) + q)(\gamma(v^*, w^*) + f)h. \quad (4)$$

Производные $\partial\gamma/\partial v$, $\partial\gamma/\partial w$, $\partial P/\partial v$ и $\partial P/\partial w$ больше нуля. Устойчивость тривиального равновесия $(0, 0, 0)$ задается корнями характеристического многочлена:

$$\begin{aligned} \lambda^3 + (\gamma(0, 0) + f + P(0, 0) + q + h)\lambda^2 + [(\gamma(0, 0) + f)(P(0, 0) + q) + (\gamma(0, 0) + f)h + (P(0, 0) + q)h]\lambda + [(\gamma(0, 0) + f)(P(0, 0) + q)h - \alpha f \rho \beta q] = 0. \end{aligned}$$

Многочлен $\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0$ называется устойчивым, если корни его $\lambda_{1,2,3}$ имеют отрицательные действительные части. Согласно правилу знаков Декарта, для этого необходимо, чтобы коэффициенты при λ^3 , λ^2 , λ и свободный член a_0 были положительны. Так как коэффициенты f , q , h , ρ , α , β по смыслу положительны, коэффициенты при λ^2 и λ также всегда положительны. Допустим, свободный член также положителен. Потеря устойчивости многочленом $\lambda^3 + a_2\lambda^2 + a_1\lambda + a_0$ может происходить двумя путями: когда $a_2 \cdot a_1$ становится меньше a_0 и когда a_0 оказывается равным нулю. Для простоты интерпретации положим $\gamma(0, 0) = 0$ и $P(0, 0) = 0$, хотя в действительности при отсутствии v и w смертность u равна плотностно-независимому отпаду. Тогда, поскольку $(f + q + h) \times (fq + fh + qh) > fqh - \alpha f \rho \beta q$, условие устойчивости $(0, 0, 0)$ согласно критерию Рауса — Гурвица выглядит как $fqh - \alpha f \rho \beta q > 0$ или $\alpha \beta \rho < h$, которое можно интерпретировать следующим образом. В системе (2) коэффициент раз-

множения ρ , как видно, характеризует «вход», а коэффициент смертности h — «выход». Таким образом, если «выход» превышает некоторое значение «входа», величины численностей w , v и u стремятся к нулю.

Устойчивость нетривиального равновесия задается корнями характеристического многочлена:

$$\lambda^3 + \left[\left(\gamma(v^*, w^*) + f + \frac{\partial P}{\partial v} v^* + P(v^*, w^*) + q + h \right) \lambda^2 + \left[\left(\frac{\partial P}{\partial v} v^* + P(v^*, w^*) + q \right) h + \left(\gamma(v^*, w^*) + f \right) h + \left(\gamma(v^*, w^*) + f \right) \left(\frac{\partial P}{\partial v} v^* + P(v^*, w^*) + q \right) + \alpha f \frac{\partial \gamma}{\partial v} u^* + \beta q \frac{\partial P}{\partial w} v^* \right] \lambda + \left[\gamma(v^*, w^*) + f \right] \left(\frac{\partial P}{\partial v} v^* + P(v^*, w^*) + q \right) h - \alpha f \beta q \rho + \alpha f \beta q \frac{\partial \gamma}{\partial w} u^* + \alpha f h \frac{\partial \gamma}{\partial v} u^* + \left(\gamma(v^*, w^*) + f \right) \frac{\partial P}{\partial w} v^* \cdot \beta q \right]. \quad (5)$$

Поскольку коэффициенты при λ^2 и λ положительны по смыслу входящих слагаемых, а свободный член положителен в силу (4), то корни (5) всегда имеют отрицательные действительные части. Таким образом, нетривиальное равновесие есть устойчивая точка. Условие потери устойчивости с возникновением устойчивого предельного цикла выглядит, как $a_2 \cdot a_1 < a_0$. Отметим, что a_1 и a_2 при их перемножении дают все, за исключением $\alpha f \beta q \frac{\partial \gamma}{\partial w} u^*$; положительные члены, что содержится в a_0 , плюс еще некоторое количество положительных членов. Из (5) следует, что возможность возникновения периодического режима связана с соотношением величин $\beta q \frac{\partial \gamma}{\partial w}$ из a_0 и $\left(\gamma(v^*, w^*) + f + \frac{\partial P}{\partial v} v^* + P(v^*, w^*) + q \right) \frac{\partial \gamma}{\partial v}$ из $a_1 \cdot a_2$. Итак, при

$$\frac{\partial \gamma}{\partial w} \frac{\partial \gamma}{\partial v} \leq \frac{\gamma(v^*, w^*) + \frac{\partial P}{\partial v} v^* + P(v^*, w^*) + q}{\beta q} \quad (6)$$

в системе (2) невозможен так называемый «мягкий» режим возбуждения колебаний. Он предполагает обратимое плавное рождение цикла из неподвижной точки, причем амплитуда колебаний изменяется также плавно и обратимо. При обратном соотношении дробей в (6) начинается «зона неопределенности», в которой при должной зависимости параметров возможно «мягкое» возбуждение колебаний.

Однако в динамических системах принципиально может быть и «жесткий» режим возбуждения колебаний. В этом случае появление устойчивого цикла происходит вдали от точки равновесия, не теряющей своей устойчивости. Теперь, если система выводится из состояния равновесия так, что попадает в область притяжения

устойчивого предельного цикла, то амплитуда колебаний изменяется скачком от нуля до некоторого конечного значения. Попробуем оценить возможность такого режима в системе (2), для этого уменьшим число уравнений следующим образом. Считая u «быстрой» переменной и выражая ее через условие равновесия (3), имеем

$$\begin{cases} \dot{v} = \alpha f \frac{\rho w}{\gamma(v, w) + f} - P(v, w)v - qv \equiv \tilde{P}, \\ \dot{w} = \beta qv - hw \equiv \tilde{Q}. \end{cases} \quad (7)$$

Как легко показать, в (7) во всем фазовом пространстве выполняется критерий Бенедиксона, т. е. сумма $\tilde{P}'_v + \tilde{Q}'_w$ не меняет знак и не равна тождественно нулю. Это означает, что на всей плоскости (v, w) не существует замкнутых контуров, полностью составленных из траекторий, в том числе и предельных циклов.

Попробуем представить возникновение колебаний возрастного распределения популяции деревьев в «мягком» и «жестком» режимах.

Пусть имеется популяция, где выполняются условия взаимодействия модели (1), т. е. смертность особей младших возрастов зависит только от воздействия на них старших. Средняя группа в данном случае пассивна и фактически играет роль индифферентного накопителя численности. В реальности это могло бы выглядеть так, что от старших зависит присутствие вблизи них молодых особей. До тех пор, пока старшие деревья допускают существование под ними молодых, реализуется устойчивое равновесие (оно присутствует в модели (1) при достаточно слабом воздействии старших особей на младших, что и отмечено ее автором.)

Теперь представим степень подавления старшими деревьями самых молодых достаточно сильной, чтобы вблизи старших молодые не появлялись. Если раньше с ходом смен поколений молодые деревца, растущие под старшими, приходили им на смену (и это было залогом стационарности), то в данной ситуации необходимо сначала почти полный отпад старших, чтобы здесь стали развиваться молодые особи. Таким образом, в процессе смен поколений возникает запаздывание, т. е. разрыв между численностями убывающих из данной возрастной группы особей и приходящих им на смену, что и приводит к колебательному режиму. И чем сильнее угнетение старшими младших, тем больше разрыв между численностями, тем больше амплитуда колебаний численностей возрастных групп, что в математической теории динамических систем соответствует «мягкому» режиму возбуждения колебаний. Значит, в модели (1) конкурентные отношения играют роль возбудителя колебаний, так как колебания возникают при увеличении остроты конкуренции.

Итак, сущность описываемого механизма периодической динамики возрастных групп состоит в том, что при достаточно сильном угнетении самой младшей группы со стороны старшей заполнение

старшей деревьями младших возрастов происходит только после сильного уменьшения ее численности вследствие распада. Такое допущение представляется не вполне реальным, поскольку еще задолго до распада старого поколения под его пологом обычно формируется молодое. Указанное допущение может быть оправдано только применительно к среднему поколению, как наиболее сильному конкуренту, исключающему поселение под своим пологом молодых особей.

В отличие от модели (1) в модели (2) рассматриваются в основном прямые взаимодействия между поколениями. Исследования многих авторов (см. главу 1) дают основания полагать реальным выполнение условия (6), т. е. самая младшая возрастная группа испытывает много большую конкуренцию, угнетение и элиминацию со стороны средней возрастной группы, чем со стороны старшей. Например, известно, что под пологом сомкнутых активно растущих молодняков не поселяются не только сеянцы древесных, но и подавлена жизнедеятельность травянистых форм. В то же время под пологом более старых древостоев, окончивших быстрый рост, регулярно возникает самосев. И хотя в неблагоприятные годы он может почти полностью отпадать, сам факт его наличия не вызывает сомнений. Иначе говоря, старшая возрастная группа вносит гораздо больший вклад в появление самосева, чем в его элиминацию.

Таким образом, в реальных лесных системах, по-видимому, доминирует следующая форма взаимоотношений возрастных групп. Более старое поколение конкурентно подавляет более молодое, но численность первой группы непосредственно зависит от численности второй. Например, средняя возрастная группа конкурентно подавляет младшую, но так как младшие деревья есть резерв численности средних, то численность средней группы непосредственно зависит от численности младшей. В этом случае, по данным исследования, при любой остроте конкуренции не происходит запаздывания, так как в результате прямых взаимодействий возрастные группы устанавливают взаимосбалансированную численность, а значит, не возникает их колебаний.

Более того, если искусственно создать внешний периодический режим, то при прекращении воздействия колебания затухнут по той же причине, по какой они не могут возникнуть в модели (2) — из-за прямых взаимодействий соседних возрастных групп. Например, в результате некоторого нарушения (скажем, низового пожара) были полностью уничтожены младшая и средняя возрастные группы деревьев. Несмотря на высокую численность старшего поколения, здесь будет наблюдаться возобновление, а по мере уменьшения числа старших деревьев начнет формироваться и средняя группа. И опять в результате прямых взаимодействий за некоторое время в процессе смен поколений возрастные группы установят взаимосбалансированную численность.

Принципиально достаточно сильное внешнее однократное воздействие может привести к иному механизму возбуждения колеба-

ний численности возрастных групп. Если в результате такого внешнего толчка численности группы начали бы испытывать периодические изменения (молодые особи появлялись бы только после полного отпада старших), то реализовался бы так называемый «жесткий» режим колебаний. Однако, как показало исследование, «жесткого» режима также нет в поведении модели (2). Кроме того, в лесоведческой литературе нам не известны данные, когда однократное сильное внешнее воздействие на лесной ценоз приводило бы к дальнейшим незатухающим колебаниям численности возрастных групп, т. е. и с лесоведческой точки зрения такая форма динамики представляется маловероятной.

Существует еще одно направление уточнения модели (1). Оно связано с формой воздействия старшей возрастной группы на среднюю и младшую. Напомним, что угнетение (смертность) средних записывается в модели (2) как функция $P(v, w)$. Некоторое сомнение вызывает включение w в список ее аргументов. Если существует средняя, наиболее конкурентно активная и хорошо растущая группа, то это, как правило, связано с отсутствием (малым количеством) старших деревьев или их сильным ослаблением по каким-то причинам (например, повреждение вредными насекомыми, гнилью). Смысл же воздействия старшей возрастной группы на среднюю заключается в установлении барьера для младших при переходе в среднюю группу. Это записывается как трансформация коэффициента f в функцию $F(w)$ с $\frac{dF}{dw} < 0$. Функция $F(w)$ содержит в себе также явление пластической реакции младшей возрастной группы на давление старшей, так как при уменьшении $F(w)$ уменьшается отток особей из u , что способствует возрастанию численности u . С учетом сказанного система (2) преобразуется в

$$\begin{cases} \dot{u} = \rho w - \gamma(v, w)u - F(w)u, \\ \dot{v} = \alpha F(w)u - P(v)v - qv, \\ \dot{w} = \beta qv - hw. \end{cases} \quad (8)$$

Исследование системы (8) показало следующее. Во-первых, остается в силе все, что было сказано при анализе модели (2) относительно соотношения интенсивностей элиминации младшей возрастной группы со стороны средней и старшей. Во-вторых, в системе (8) к этому добавляется дополнительный демпфер колебаний. Оказывается, если скорость торможения перехода младшей группы или ее представителей в среднюю со стороны старших деревьев больше или хотя бы равна скорости их элиминации старшими, то в системе (8) невозможно возникновение колебательных режимов по «мягкому» типу. Математически данное условие выглядит как

$$\left| \frac{dF}{dw} \right| \geq \frac{\partial \gamma}{\partial w}. \quad (9)$$

Известно, что возможности пластической реакции молодых хвойных на подавление весьма велики. Как отмечалось выше, масса одного растения может изменяться в зависимости от конкурентной обстановки в пределах нескольких порядков. Полученные нами факты свидетельствуют в пользу выполнения соотношения (9).

Таким образом, возникновению колебаний возрастных групп противодействуют следующие факторы: во-первых, подавление (элиминация) младшей группы со стороны средней, во-вторых, пластическая реакция младшей возрастной группы на подавление со стороны старшей. Отсюда можно сделать вывод, что механизмы внутривоупуляционных взаимодействий, по меньшей мере в рамках указанных предположений, играют скорее роль демпфера колебаний, чем возбуждителя.

Рассмотрим далее иные, чем конкурентные отношения, возможные источники нестационарности возрастных распределений в неизменяющейся среде. В примечаниях редактора к книге О. Солбрига и Д. Солбриг «Популяционная биология и эволюция» [1982] отмечается, что «...возрастное распределение популяции, находящейся хотя и в постоянных условиях, но при ограниченности внешних ресурсов может претерпевать периодические или даже стохастические колебания» [с. 352]. В связи с этим обратим внимание на один так называемый ресурс, имеющий для анализируемого вопроса важнейшее значение, а именно — пространство роста.

Как и ранее, обсудим предельные случаи воздействия этого ресурса на интересующие нас параметры популяции. Представим себе, что имеется пространство роста, вмещающее ровно одну взрослую особь, причем здесь же может находиться некоторое количество особей младших возрастов, как правило, меньших по размерам, чем взрослые. Ясно, что если особи будут воспроизводиться в таких условиях, то в данном пространстве роста будут наблюдаться колебания возрастного распределения с периодом, равным продолжительности жизни особи. В данном случае источник колебаний внутренний, осцилляции происходят вследствие эндогенного ритма роста и ограниченности жизни особи во времени. Допустим также, что пространство роста во много раз превышает размеры особи. И поскольку особи, разделенные расстояниями, намного превышающими их собственные размеры, будут независимы друг от друга, то в данной совокупности деревьев возможны лишь флуктуации возрастного распределения. При этом роль флуктуаций будет уменьшаться по мере увеличения размера площади и числа особей на ней. Их поведение независимо потому, что дальние взаимодействия, хотя в принципе и существуют, но фактически не ощутимы.

В. Н. Сукачевым в «Основах лесной биогеоценологии» (1964) описаны две формы обратимых изменений биогеоценозов, связанные с естественным возобновительным процессом древостоя. По его предположению, обе формы имеют место в отсутствие каких-либо катастрофических влияний на лесной биогеоценоз.

При одной форме под пологом древостоя обычно в более освещенных местах появляется подрост, который по мере отпада рядом растущих деревьев старших возрастов выходит в верхние ярусы. Такой процесс протекает равномерно, и биогеоценоз в течение продолжительного времени практически остается тем же, хотя и не вполне тождественным предыдущим своим состояниям. Древостой постоянно сохраняет разновозрастность и в целом имеет мозаичное строение.

Другая форма динамики лесного биогеоценоза описана на примере буковых лесов Крыма. Верхний ярус древостоя состоит из деревьев от 100 до 200 лет. Возникающий подрост не имеет, как правило, шансов выжить и, просуществовав 1—3 года, отмирает. Так продолжается некоторое время. Затем старые буки начинают отпадать и подрост, устремляясь в образовавшиеся окна, начинает быстро расти. После окончания отпада самых старых буков в процессе возобновления наблюдается резкий перелом. Проголины в пологе уже не возникают и, значит, не может быть успешного возобновления. Таким образом замыкается цикл развития лесного биогеоценоза, поскольку снова наступает первая стадия.

Описанные В. Н. Сукачевым схемы представляют интерес в том смысле, что каждая из них содержит альтернативные точки зрения на причины циклической и возрастной динамики лесов, о которых шла речь выше. Практически в основе всех схем указанных авторов, использующих дискриминационные отношения древостоя и подростка для объяснения циклических изменений значительных лесных территорий, лежит вторая форма естественного возобновительного процесса по В. Н. Сукачеву. Изложенные примеры дают возможность расширить взгляд на размерно-возрастной аспект динамики популяций деревьев.

Допустим, что период быстрого роста составляет значительную часть продолжительности жизни дерева, как, например, происходит у относительно медленно растущих темнохвойных. Из-за того, что скорость прохождения средних высот невелика, в этих высотных классах будет находиться больше деревьев, чем в верхнем пологе. Вследствие этого, во-первых, самый верхний полог будет разомкнут с большим количеством «окон», во-вторых, будет наблюдаться так называемая вертикальная сомкнутость. Все это вместе создает субъективное ощущение крайне разновозрастного насаждения. Данный случай, по-видимому, соответствует первой форме возобновительной динамики биогеоценозов по В. Н. Сукачеву. Характерная ее черта в том, что стабильное размерное распределение в силу относительной равномерности увеличения размеров нерезко отличается от стабильного возрастного распределения.

Теперь представим, что время прохождения стадии быстрого роста намного короче продолжительности жизни, как у быстрорастущих древесных растений. В данном случае имеет место резко неравномерное прохождение различных размерных стадий роста. И естественно, численность растений с медленно проходимыми

стадиями будет повышена по сравнению с числом растений, у которых быстро проходимые стадии роста. В таком случае характерной чертой является относительно резкая разница между стабильным размерным распределением (оно может сильно отличаться от убывающей функции возраста) и стабильным возрастным распределением. Практически будет наблюдаться сомкнутый верхний полог, большое количество мелких растений и небольшое из средних высотных групп. И тогда древесный ценоз выглядит как одновозрастный, однако это не противоречит представлению о стабильном возрастном распределении. Последнее можно выявить в таком ценозе при определении полного возрастного спектра с помощью сплошного учета.

С другой стороны, вполне возможно, что изучаемыми объектами действительно были насаждения достаточно высокой степени одновозрастности с прерывистым возрастным распределением. Судя по описанию В. Н. Сукачева, одни из них находились в стадии спелости, другие были перестойными и интенсивно распадались и т. д. Однако нет достаточных оснований представлять их динамически следующими друг за другом, так как впоследствии неизбежно будет наблюдаться возрастная рассинхронизация ценоза. Это следует из самого описания второй формы возобновительной динамики лесных биогеоценозов. Толчком к росту всходов и молодых деревьев под сомкнутым верхним пологом могут быть «...случайные выпадения из сомкнутого полога букового леса рядовых деревьев в силу исключительных причин (сильной бури и т. п.)» [Основы лесной биогеоценологии, 1964, с. 478]. Случайные выпадения представляются главным рассинхронизирующим фактором. Его действие проявляется за достаточно продолжительное время существования лесного биогеоценоза в отсутствие катастроф. Накапливаясь в течение длительного времени, отдельные случайные события дают видимый и значимый эффект.

В конце 20-х годов Б. А. Ивашкевичем при исследовании кедровых лесов Дальнего Востока доказывалось существование в них «взрывов возобновления» с периодичностью около 40 лет [Ивашкевич, 1927, цит. Колесников, 1956]. Б. П. Колесников [1956], подробно изложивший цикл работ Б. А. Ивашкевича, отмечал, что он, по-видимому, имел в виду обоснование принятых в таксации 40-летних классов возраста. Но, по мнению Б. П. Колесникова, строгая 35—40-летняя периодичность слабо обоснована. В своей работе он критикует Б. А. Ивашкевича за отсутствие указаний на роль географической среды в процессе возрастного развития, на характер его нарушений, вызываемых катастрофами.

Выше указывались работы, где периодичность в изменении численности возрастных групп, обнаруживаемая на больших площадях, выводилась из внутренних взаимодействий в сообществах древесных растений. В свете рассмотренной роли пространства и скорости изменения размеров в жизнедеятельности популяции такая интерпретация представляется малообоснованной. Маловероятно и то, чтобы периодическая возрастная динамика вызы-

влась конкурентным взаимодействием видов в лесу (это отражено в ряде схем, использованных М. Д. Корзухиным [1980]) из-за неизбежной несинхронности поведения групп конкурирующих видов, разделенных значительными расстояниями.

Фактор пространства необходимо корректно учитывать при методических подходах к таким распределенным системам, как популяции древесных растений. Остановимся вкратце на данном вопросе. Так как интересующие нас изменения в этих популяциях происходят в течение времени, намного превышающего реальные сроки непрерывного наблюдения, исследователи вынуждены применять «аналитический метод» [Колесников, Смолоногов, 1960; Фалалеев, 1964]. Б. П. Колесников и Е. П. Смолоногов сформулировали его так [1960, с. 23]: «...внешние (морфологические) признаки типа леса меняются во времени, а каждое насаждение представляет собой один из этапов лесообразовательного процесса, свойственного каждому определенному типу леса как единству лесорастительных условий и лесообразующих пород». Подобной методикой пользовался и Э. П. Фалалеев [1964, с. 57]: «...в пределах одного и того же типа леса подбирались участки, насаждения которых проходили различные возрастные стадии. Устанавливалось это по преобладающему возрасту насаждения в целом, если оно представлено сравнительно однородными деревьями, различающимися по возрасту не более, чем на 40—60 лет».

Как видим, данный принцип кратко можно сформулировать так: в пределах типа леса разнообразие насаждений в пространстве есть разнообразие их во времени. И он действительно достаточно конструктивен, но необходимо иметь в виду, что применение его корректно не всегда. Можно представить себе два случая. Либо должны иметься достоверные сведения о том, что фактор, определяющий развитие элементов системы, перемещается в пространстве со скоростью, соизмеримой со скоростью развития элементов (например, первичные сукцессии при высыхании озер), либо в том, что система находится вблизи стационарного состояния. Под стационарностью в данном контексте подразумевалась бы относительная неизменность размеров насаждений, являющихся носителями признаков лесообразовательного процесса. Однако размер участков, представленных «сравнительно однородными деревьями», которые можно было бы считать носителями одной из стадий, под влиянием исключительно внутренних факторов, видимо, уменьшается из-за нарушения однородности. Последнее происходит вследствие независимости поведения групп деревьев, начиная с некоторого небольшого (сравнимого с размерами групп) расстояния. Близкий подход изложен Н. И. Казимировым [1971] при описании эндогенного развития одновозрастного древостоя.

Таким образом, на основании сказанного можно полагать, что внутренний механизм, который приводил бы к периодическим изменениям возрастных распределений, пока не ясен. Возрастное распределение популяции древесных растений на достаточно большой территории без разрушительных воздействий со временем

становится стационарным, принимая вид убывающей функции. Периодические колебания возрастной динамики, наблюдаемые в реальных объектах, являются вынужденными, вызванными внешней силой. Они затухают при прекращении воздействий.

ИЗУЧЕНИЕ ВОЗРАСТНЫХ И ПРОСТРАНСТВЕННЫХ АСПЕКТОВ СТРУКТУРЫ

Динамика возрастного распределения — одна из важных характеристик, отражающих функционирование популяции. Однако на практике получить возрастное распределение значительно трудно. Во-первых, точно определить возраст можно у ограниченного числа деревьев. Во-вторых, определение его с точностью до года, как сделано Г. Е. Коминым [1964], сопряжено с затратой труда и времени. В экспериментах вместо установления точного возраста обычно используется лишь оценка его. Иногда применяемая интерпретация размера растений как возраста, вообще говоря, слабо обоснована из-за большой изменчивости размеров в пределах одного возраста и способности растений к трансформации жизненной формы. Однако можно указать границы, где такое толкование представляется разумным. Если в некотором возрастном интервале в морфологии растений имеется признак, изменяющийся с возрастом достаточно быстро (например, темп роста в высоту молодых деревьев), то при оценке возраста из этого интервала, видимо, можно взять корреляцию между таким признаком и возрастом.

В нашем исследовании была предпринята попытка получить полное распределение разновозрастного пихтарника, сочетая непосредственное определение возраста там, где это можно, и оценку его. Для изучения размещения деревьев по площади и их возрастного строения была заложена пробная площадь в 1 га в разновозрастном ценозе пихтарника вейниково-цитовниково-зеленомошного на северном макросклоне Западного Саяна. Указанный пихтарник сформировался в горно-таежном поясе на высоте 900—1000 м над ур. м. [Назимова, 1975]. Пробная площадь располагалась на горном склоне западной экспозиции, крутизной 21° (Танзыбейское лесничество, Ермаковский район Красноярского края).

При выборе пробной площади руководствовались следующими критериями: 1) возможно большей монодоминантностью состава — 10 Пхед. К; 2) наличием полного спектра возрастных состояний от проростков до отпадающих деревьев; 3) вертикальной сомкнутостью полога; 4) морфологической однородностью пробной площади. Последняя состояла из двух равных смежных частей (участков) по 0,5 га.

Картирование вели с помощью разбиения площади на квадраты со стороной 5 м. На первом участке (1) были закартированы и измерены все особи пихты сибирской. У группы растений до 0,5 м

измеряли высоту и возраст, который подсчитывали по мутовкам и годичным кольцам после срезания растений у корневой шейки. У части растений возраст не был определен и впоследствии оценивался с использованием корреляционной связи высоты и возраста. У группы растений выше 0,5 м, но тоньше 2 см на уровне груди (1,3 м) измеряли высоту, диаметр у корневой шейки и возраст путем подсчета годичных колец у корневой шейки, хотя у этих деревьев он также не был определен и позднее оценивался по высоте. У деревьев толще 2 см на уровне груди измеряли диаметр, высоту с помощью высотомера, а также на высоте 1 м определяли возраст посредством возрастного бурава. Поправку на возраст на высоте 1 м устанавливали следующим образом: определяли возраст на высоте 1 м и подсчитывали годичные кольца у корневой шейки у особей из числа крупного подроста высотой около 6 м, затем находили разницу и данные усредняли. Поправка составила 22 года.

Возраст подроста по высоте оценивали так. Сведения о возрасте, полученные подсчетом годичных колец, аппроксимировали как зависимые от высоты аллометрической кривой $y = ax^b$, и затем по ней оценивали возраст по известной высоте (рис. 21)¹⁾. В результате аппроксимации получено уравнение $y = 30,97 \cdot x^{0,32}$ с коэффициентом детерминации, равным 0,7, где y — возраст, x — высота. У части крупномерных деревьев возраст на высоте 1 м не был определен из-за сердцевинной гнили. В этих случаях

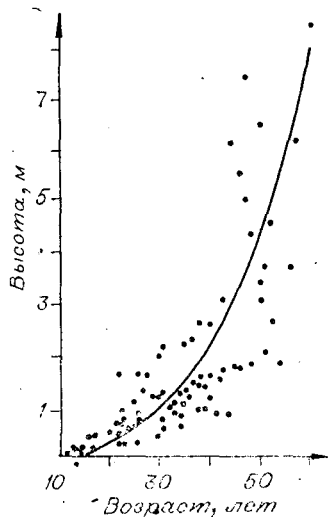


Рис. 21. Зависимость между высотой подроста и его возрастом.

возраст устанавливали по диаметру посредством аппроксимации соответствующих данных аналогично описанной выше методике (рис. 22). Аппроксимация дала уравнение

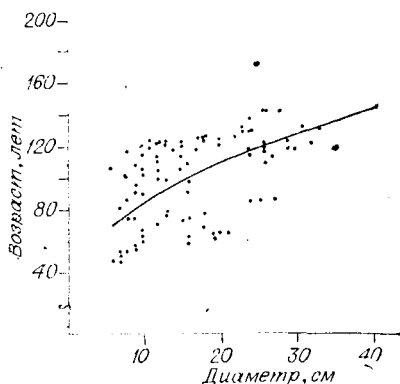


Рис. 22. Зависимость между возрастом деревьев и диаметром на высоте 1,3 м.

¹⁾ Программу аппроксимации аллометрической кривой по методу Маркварда любезно предоставила мл. науч. сотр. Института леса и древесины СО АН СССР Б. Н. Недорезова.

$y = 35,5x^{0,38}$ (y — возраст, x — диаметр) с коэффициентом детерминации 0,4.

При изучении пространственного размещения таких обширных совокупностей, как полный возрастной ряд, наибольший интерес представляют сведения об особенностях размещения разных возрастных групп внутри этих совокупностей, роль которых в жизни ценопопуляции различна. Следовательно, надо разделить всю совокупность на такие группы. Данная задача не решается однозначно. Нам приходилось учитывать, с одной стороны, характер изменения — континуальный или дискретный по выбранному признаку, с другой — ограничения, налагаемые методикой, обеспечивающей обоснованность выводов. Чем равномернее изменяется признак, тем меньше объективных критериев, которых надо было бы придерживаться при разделении совокупности деревьев, обладающих этим признаком. Принятая методика анализа размещения деревьев с тем или иным признаком вследствие большой дисперсии расстояний между растениями предполагает разделение данных наблюдений на достаточно многочисленные совокупности.

Возрастное распределение древесных растений на первом участке (части) пробной площади представлено на рис. 23. Из него видно, что количество деревьев крайних возрастов резко различается. Несмотря на нерегулярные максимумы и минимумы, возрастное распределение тяготеет к убывающей с возрастом вогнутой кривой. Ранее проведенный анализ вероятной связи типа возрастного распределения и динамики ценопопуляций древесных растений позволяет предположить, что исследуемая нами совокупность находится вблизи стационарного состояния (климакса). Минимумы и максимумы численностей различных возрастных групп в распределении представляют собой, вероятно, следы разнонаправленных внешних воздействий, происходивших в прошлом.

Деревьев старших возрастов так мало (см. рис. 23), что их было недостаточно для проведения анализа пространственного размещения этих возрастных групп. Для увеличения количества деревьев средних и старших возрастов использовали данные со смежного, второго участка, где полностью пересчитали и измерили деревья нужных возрастных интервалов аналогично вышеописанной методике.

В анализ были включены следующие возрастные совокупности: от 1 до 15 лет, от 25 до 45, старше 45, старше 50 и старше 60 лет. Выбор совокупностей с большим размахом возрастов — старше 45, 50 и 60 лет при максимальном около 230 лет объясняется тем, что для анализа необходимо достаточно большое число наблюдений. Несмотря на объединение данных в целом по пробной площади деревьев старших возрастов оказалось меньше, чем младших. Например, в интервале от 1 до 15 лет содержится 1007 растений, а старше 60 лет — 595.

При распределении деревьев по высотам (рис. 24) выделение групп для анализа пространственного размещения по размеру,

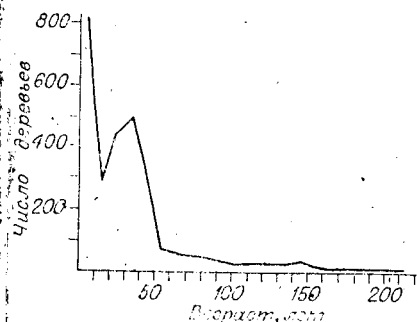


Рис. 23. Возрастное распределение
пшхты.

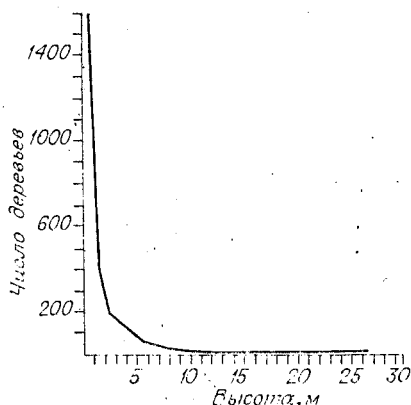


Рис. 24. Распределение деревьев
по высотам.

как и по возрасту, представляет определенную трудность из-за недостаточного числа деревьев в некоторых группах. Например, на всей пробной площади деревьев выше 10 м 366 штук. Между тем понятно, что такая обширная группа заведомо содержит деревья, неравноценные в функциональном отношении, т. е. деревья высотой около 10 м — это еще активно растущие, а деревья, высота которых ближе к верхнему пределу — это особи, почти не растущие в высоту и начинающие отпадать. Также трудно делить на группы деревья, высота которых меньше 10 м, так как они, видимо, непрерывно меняют функциональные характеристики в зависимости от размера. Кроме того, деревья вблизи противоположных границ высотной группы явно неравноценны по их вкладу в воздействие на окружающую среду, в том числе и на соседей, и чувствительности к обратному воздействию среды на деревья.

Аналізу подвергли следующие четыре высотные группы: от 0,5 до 2,49 м; от 2,50 до 4,49; от 4,5 до 10 и выше 10 м.

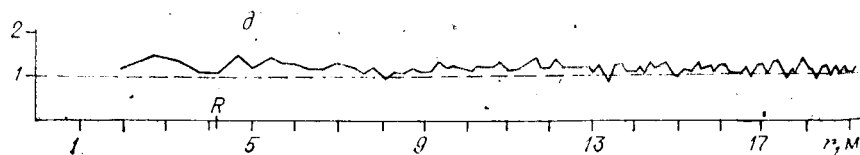
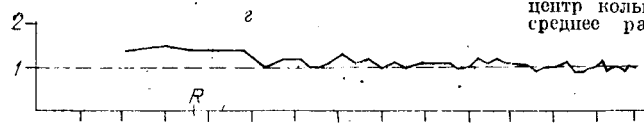
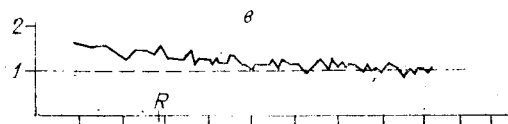
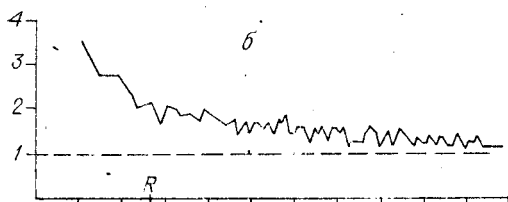
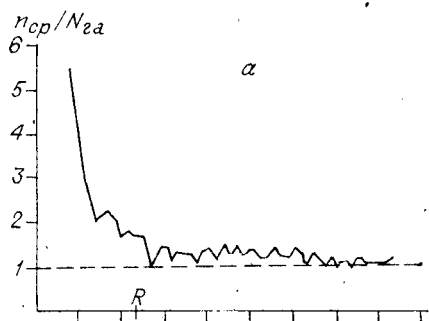
В анализ пространственного размещения деревьев по диаметру были включены все произрастающие на пробной площади. Группа деревьев с диаметром толще 2 см на высоте груди анализировалась как одна большая совокупность.

Размещение деревьев на площади

Для анализа пространственного размещения деревьев различных возрастных групп использовали также метод радиальных функций распределения. Результаты обработки полученных данных представлены на рис. 25, 26. Кривые радиальных функций, рассчитанные для каждой возрастной группы, показывают, что все взятые совокупности характеризуются групповым, или агрегированным, размещением деревьев по площади. При сравнении обнаруживается тенденция к тому, что совокупности более моло-

дых деревьев имеют, как правило, большую степень группирования, т. е. большую загущенность. Об этом свидетельствует то, что на расстояниях меньше среднего между деревьями внутри совокупности молодых деревьев радиальная функция имеет большее значение, чем внутри совокупностей старшего возраста (см. рис. 26). В тех же кольцевых площадках, где подсчитывали плотность деревьев, определяли и средний возраст попавших в кольцо. Оказывается, что в очень разнородных внутри себя группах, таких, как старше 45 и старше 50 лет, на более близких расстояниях в среднем растут более молодые деревья (рис. 27). Указанная особенность обнаруживается и по виду кривой, рассчитанной для возрастной группы старше 60 лет, но здесь она выражена слабее (рис. 27, в).

Обратим внимание на одну особенность кривой радиальной функции распределения деревьев старше 60 лет на рис. 25, д:



первая точка графика существенно ниже второй в отличие от кривых, относящихся к другим возрастным группам. Поскольку данный график отражает пространственное размещение деревьев старше 60 лет, т. е. достаточно крупных, то на рас-

Рис. 25. Гистограммы радиальных функций распределения деревьев в пределах возрастных групп.

а — 1—15 лет, $N_{га} = 1767$ экз.;
 б — 25—45 лет, $N_{га} = 1346$ экз.;
 в — старше 45 лет, $N_{га} = 1175$ экз.;
 г — старше 50 лет, $N_{га} = 747$ экз.;
 д — старше 60 лет, $N_{га} = 560$ экз.
 $n_{ср}$ — среднее число деревьев на единице площади в кольцевой площадке, $N_{га}$ — густота деревьев данной возрастной группы; r — расстояние от дерева, принимаемого за центр кольцевой площадки, R — среднее расстояние между деревьями.

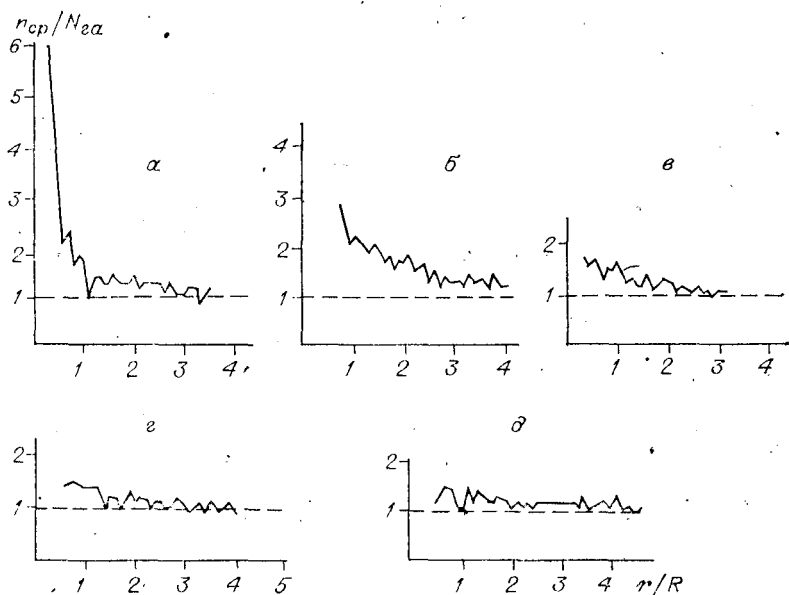


Рис. 26. Гистограммы радиальных функций распределения в относительных расстояниях между деревьями в пределах возрастных групп.

а — 1—15 лет, $R = 2,7$ м; б — 25—45 лет, $R = 2,8$ м; в — старше 45 лет, $R = 2,9$ м; г — старше 50 лет, $R = 3,7$ м; д — старше 60 лет, $R = 4,2$ м. r/R — единицы среднего расстояния между деревьями. Остальные обозначения те же, что и на рис. 25.

стоящих в 1—2 м, вероятно, начинает сказываться влияние собственных горизонтальных размеров особей на густоту их окружения. Этот эффект, видимо, имеется во всех возрастных группах на достаточно малых расстояниях.

С помощью радиальной функции распределения можно определить характерный размер области, в какой проявляется тот или

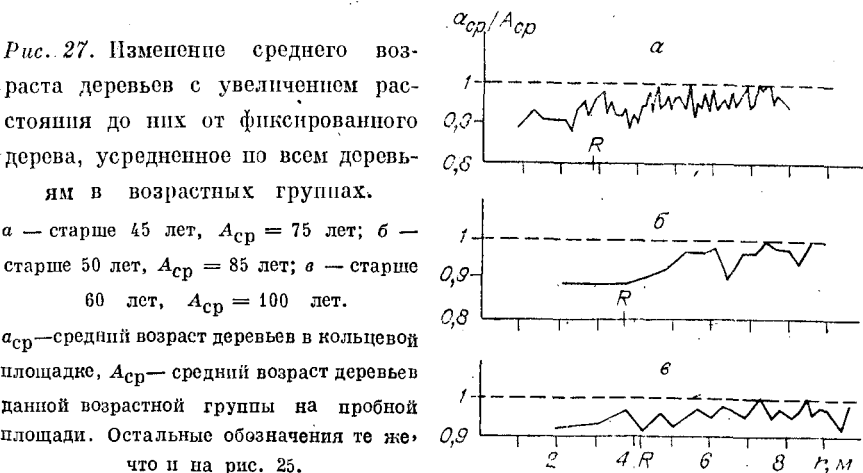


Рис. 27. Изменение среднего возраста деревьев с увеличением расстояния до них от фиксированного дерева, усредненное по всем деревьям в возрастных группах.

а — старше 45 лет, $A_{cp} = 75$ лет; б — старше 50 лет, $A_{cp} = 85$ лет; в — старше 60 лет, $A_{cp} = 100$ лет.

a_{cp} — средний возраст деревьев в кольцевой площадке, A_{cp} — средний возраст деревьев данной возрастной группы на пробной площадке. Остальные обозначения те же, что и на рис. 25.

ной ценотический эффект. В данном случае речь идет о размере сгущений, который можно выразить как в абсолютных единицах (метрах), так и в относительных с учетом следующих соображений. Собственные линейные размеры особей от проростков до взрослых деревьев изменяются на несколько порядков. Поэтому в зависимости от собственных размеров взаимодействие между особями на данном абсолютном расстоянии может проявляться как ярко, так и не ощущаться. Если исходить из предположения, что почти все экологически доступное для той или иной группы растений от проростков до взрослых деревьев пространство роста заполнено, то в качестве меры взаимного расстояния нужно принять единицу, связанную с плотностью, или густотой особей данной группы на данной площади. Простейшей такой мерой, видимо, будет среднее расстояние между древесными растениями, оцениваемое по формуле $\sqrt{S/N}$, где S — площадь, N — число деревьев в данной группе.

Из-за флуктуаций радиальной функции, особенно вдали от ее максимальных значений, определение размера группы представляет известную трудность. В данном анализе размер группы оценивали следующим образом. Расстояние, на котором происходит уменьшение максимального превышения значения функции над единицей в 2 раза, считалось половиной характерного размера групп (см. главу 2). Этот подход применяется для грубой оценки и, естественно, не является единственным.

Размеры групп, полученные таким методом, лежат в интервале от 2 до 10 м. В относительных единицах это соответствует интервалу от 1 до 2,5 средних расстояний между деревьями соответствующей группы.

Необходимо подчеркнуть, что метод, которым мы оценивали размер групп, по существу есть способ оценки крутости уменьшения значений радиальной функции с расстоянием. Он занижает размер групп в случае, когда уменьшение значений радиальной функции происходит сравнительно быстро, например для молодых групп, и, наоборот, завышает размер при слабом наклоне кривой гистограммы, что соответствует более старым группам. Как показано на рис. 25, меньшие размеры групп имеют самые молодые группы, а большие — соответственно более старые. Следовательно, в действительности значения размеров различных возрастных групп ближе друг к другу, чем те, которые получены в результате оценки.

Близость размеров групп различного возраста — важный показатель, отражающий состояние исследуемой ценопопуляции. Это подтверждает предположение об относительной ее стационарности, сделанное исходя из вида возрастного распределения.

Далее, размер групп различного возраста есть по сути сфера действия синхронизации функционально достаточно близких особей. Таким образом, есть основания считать средний размер групп оценочным размером ценоячейки в данной ценопопуляции.

Отметим, что в данном случае не выявилось обособление микро-

группировок из нескольких особей, пайденное при анализе разновозрастных молодняков, хотя, оно, вероятно, есть и в куртинах молодняка в разновозрастном лесу. Рассмотрим, почему в одном случае этот эффект, если он есть, проявляется, а в другом не обнаруживается. При анализе пространственного размещения разновозрастных молодняков наблюдается следующая ситуация, когда вся исследуемая площадь заполнена деревьями с высокой плотностью. В сущности вся такая совокупность представляет собой одну большую группу. Высокая плотность приводит к тому, что среднее расстояние между деревьями оказывается довольно маленьким, соизмеримым с собственными горизонтальными размерами особей. Таким образом, в этом случае в силу особенностей метода основное внимание было сконцентрировано на ближайшем окружении особи, так как радиус первого круга выбирался обязательно меньше среднего расстояния между деревьями.

Другая ситуация наблюдается в разновозрастном лесу, где группы и куртины молодняка разделены промежутками с очень низкой плотностью деревьев старших возрастов. Значит и средняя по площади плотность будет гораздо ниже, чем внутри куртины или группы. Отсюда среднее расстояние между деревьями гораздо больше горизонтальных размеров отдельной особи. Поэтому при выборе радиуса первого круга (первой круговой площадки) легко захватить площадь, большую, чем необходимо для выявления мелких групп. Если целенаправленно будем выбирать размер первой круговой площадки достаточно малым, то и тогда обособление микроструктур из нескольких особей будет трудно обнаружить. Специфика метода такова, что можно надежно определить средний размер только достаточно крупной неоднородности. Таким образом, ценотический эффект малого размера теряется на фоне более крупного, т. е. группирование нескольких особей теряется на фоне более крупных структур типа куртин, включающих, вероятно, десятки особей.

Пространственное размещение деревьев разного размера

Групповое пространственное размещение обнаруживают все высотные группы, за исключением деревьев выше 10 м (рис. 28, 29). Последняя имеет только слабую тенденцию к группированию на ближайших расстояниях. Размеры группирования, определенные вышеописанным способом, лежат в интервале 5—9 м, что соответствует приблизительно двум средним расстояниям между деревьями. Отметим, что степени группирования (значения радиальной функции на равных расстояниях) у групп 0,5—2,5 м, 2,5—4,5 и 4,5—10 м примерно одинаковы (см. рис. 28).

Для групп 2,5—4,5; 4,5—10 и более 10 м была рассчитана частичная радиальная функция распределения (см. главу 2). Оказалось, что группы 2,5—4,5 и более 10 м высотой обнаруживают тенденцию к «растаскиванию», т. е. значения частичной ра-

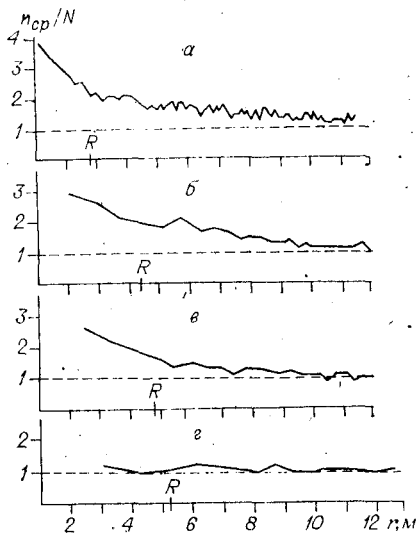


Рис. 28. Гистограммы радиальных функций распределения деревьев в пределах высотных групп.

а — 0,50—2,49 м, $N_{га} = 733$ экз.;
 б — 2,50—4,49 м, $N_{га} = 506$ экз.;
 в — 4,50—10,0 м, $N_{га} = 436$ экз.;
 г — выше 10 м, $N_{га} = 350$ экз. Остальные обозначения те же, что и на рис. 25.

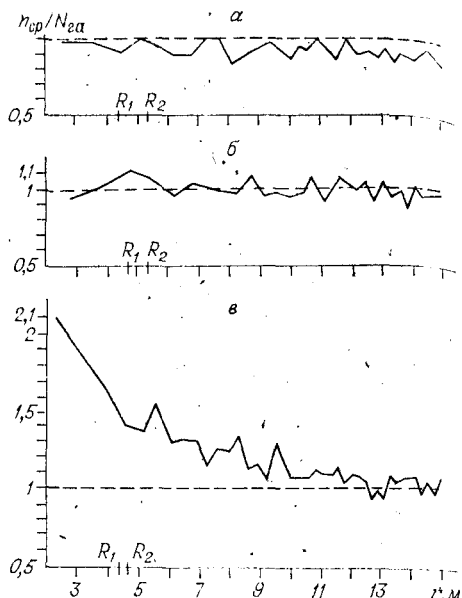


Рис. 29. Гистограммы парциальных радиальных функций распределения деревьев для высотных групп.

а — 2,50—4,49 м и выше 10 м; б — 4,50—10,0 м и выше 10 м; в — 2,50—4,49 м и 4,50—10 м; n_{cp} — среднее число деревьев первой группы на единице площади в кольцевой площадке, $N_{га}$ — густота деревьев данной высотной группы; r — расстояние от дерева из второй группы, принимаемого за центр кольцевой площадки.

диальной функции для этих групп на ближайших расстояниях несколько ниже средних (рис. 29, а). Группы 4,5—10 и выше 10 м расположены по отношению друг к другу случайно (рис. 29, б) и, наконец, высотой 2,5—4,5 и 4,5—10 м демонстрируют притяжение (рис. 29, в). Последнее, по-видимому, объясняется тем, что большая часть деревьев в указанных интервалах растет в одних и тех же куртинах.

Заметим, что две группы, испытывающие притяжение (2,5—4,5 и 4,5—10 м), несколько по-разному ведут себя по отношению к третьей (выше 10 м). Такой эффект, вероятно, наблюдается ввиду неоднородности группы 4,5—10 м в «функциональном отношении». Она включает, с одной стороны, деревья, близкие к группе 2,5—4,5 м и потому стремящиеся к «отталкиванию» от деревьев выше 10 м, с другой — деревья, близкие к группе «выше 10 м» и потому склонные к группированию с ними.

Расчет парциальных радиальных функций позволяет обнаружить в пространственном размещении деревьев взаимную неслу-

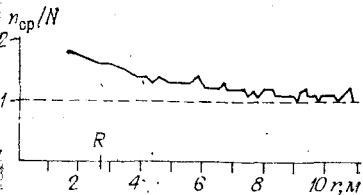


Рис. 30. Гистограмма радиальной функции распределения деревьев толще 2 см на высоте 1,3 м.

Обозначения те же, что и на рис. 25.

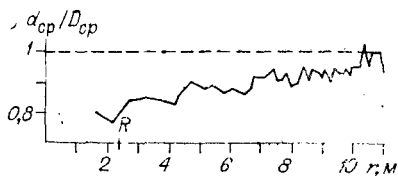


Рис. 31. Изменение среднего диаметра деревьев толще 2 см на высоте 1,3 м с увеличением расстояния до них от фиксированного дерева, усредненное по всем деревьям.

$d_{ср}$ — средний диаметр дерева на кольцевой площадке; $D_{ср}$ — средний диаметр дерева на пробной площадке.

чайность распределения разных групп деревьев. Из рис. 29 следует, что более высокая группа, отделенная от более низкой некоторым отрезком по высоте, неблагоприятно на нее воздействует. Это проявляется в меньшем числе деревьев группы 2,5—4,5 м около деревьев с высотой более 10 м.

Размещение деревьев по диаметру на высоте груди (1,3 м) изучали на группе с толщиной более 2 см. Обнаружено групповое размещение, причем на более близких расстояниях друг к другу растут более тонкие деревья (рис. 30, 31).

Ранее из анализа литературных данных и общих соображений обосновывалась независимость особей за пределами некоторого расстояния при отсутствии сильных внешних синхронизаторов. Изучение пространственного размещения деревьев, проведенное по нескольким параметрам, подтверждает сказанное. Во-первых, это следует из существования характерных размеров группировок, отражающих тот факт, что плотность деревьев, начиная с некоторого расстояния, в среднем не зависит от плотности вокруг фиксированного дерева. Во-вторых, рис. 27, 31 показывают, что за пределами некоторого расстояния среднее значение признака (возраста или диаметра) окружающих деревьев в среднем не зависит от значения признака фиксированного дерева. Неслучайность в распределении средних диаметров, как видно из рис. 31, продолжается за пределами среднего расстояния между деревьями. Это объясняется тем, что размеры куртин тонких деревьев, как правило, больше, чем среднее расстояние между деревьями.

ВЫВОДЫ

1. Возрастное распределение древесных растений — важный показатель свойств ценопопуляции. Стабильным (неподвижным во времени) может быть только распределение, которое по виду есть монотонно убывающая функция возраста. Распределение, содержащее локальные максимумы и минимумы внутри возрастного ин-

тервала, равного продолжительности жизни поколения, заведомо нестационарно. Эндогенная динамика его во времени представляет собой движение максимумов вдоль оси возраста.

2. В настоящее время неизвестен эндогенный механизм, который приводил бы к циклическим колебаниям возрастного распределения. Эндогенная индукция колебаний численности возрастных групп возможна лишь в пространстве роста, соизмеримом с размерами особей. Исследование математической модели, описывающей процесс смены поколений в рамках допущений о взаимоотношениях между возрастными группами, соответствующих его природе, показало, что взаимодействия между поколениями и возрастными группами (конкуренция, благоприятствование) способствуют демпфированию колебательных процессов и приводят в конечном счете к стабилизации их численности.

3. Полное возрастное распределение исследованной ценопопуляции пихты сибирской приближается к вогнутой убывающей с возрастом функции. Минимумы и максимумы численности возрастных групп являются, очевидно, следами разрушающих внешних воздействий.

4. Горизонтальное размещение деревьев всех выделенных по признакам возраста и размера совокупностей является групповым, причем в совокупностях более молодых или более мелких деревьев группы более плотные. С увеличением возраста размещение деревьев постепенно приближается к случайному. Определенные по гистограммам радиальных функций распределения размеры групп деревьев разных возрастов и размеров относительно близки и могут служить оценочным параметром ценоячейки.

5. Наличие радиусов действия группирования (размеры сгущений или групп), а также пространственное распределение средних параметров (диаметра, возраста) показывают существование расстояний, за пределами которых взаимодействия между деревьями перестают ощущаться.



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку достаточно разработанной единой количественной теории возрастной динамики популяций древесных растений не существует, авторы предприняли некоторые шаги в этом направлении. В книге обсуждаются ключевые моменты в представлениях о процессе смены поколений. За совокупностью наиболее конкурентно активных растений, находящихся в периоде быстрого роста, признается особая роль в формировании групп древесных растений в ценозе — поколений. В силу наиболее полного использования ресурсов среды дерева этой группы препятствуют поселению более молодых растений в том месте пространства, в котором находятся сами, несмотря на обильное обсеменение площади, а также элиминируют отставшие в росте растения как функционально менее сильные. В этом суть дискриминационного подхода в рассмотрении возрастной динамики древесных ценозов.

Обсуждается гипотеза становления пространственно-возрастной структуры в рамках онтоценогенеза. Этот процесс обусловлен чередованием доминирования случайного и дискриминационного отпада и поселения деревьев. При этом акты смены поколений и их временная дискретность в ценоячейках детерминированы дискриминационным процессом; стохастический определяет дисперсию возраста поколения в совокупности ценоячеек и пространственное распределение микроструктур (ценоячеек, групп деревьев) в ценозе.

Поколения как естественные функциональные группы характеризуются следующими чертами. Во-первых, растения в них синхронизированы по функциональной своей значимости. Во-вторых, поколения пространственно преемственны и отделены в этом месте пространства временным интервалом, состоящим из периода первоначального медленного и периода быстрого роста. Авторы не затронули аспекта генетической преемственности поколений.

Согласно развиваемым представлениям внутри ценоячейки при разделении поколений совпадают все три принимаемых во внимание критерия — временной разрыв между поколениями и синхронизированность развития особей в пределах поколения

как следствия дискриминационной формы взаимодействия и отпада древесных растений, а также пространственная преемственность поколений в силу прикрепленности растительных организмов.

Объем пространства, занимаемого ценойчейкамп (площадь синхронизации), может определяться внутренними и внешними факторами. Однако здесь имеется один важный момент, связанный со степенью согласованности динамики ценойчек. Причины, признаваемые ответственными за циклические изменения численности ценопопуляций и численности возрастных групп в них, можно в общем разделить на внутривопуляционные и внешние (климатические, антропогенные, пирогенные и др.). Чтобы информация о колебательных режимах в лесных ценозах была предметна, совершенно необходимо приводить данные об объеме пространства, охватываемом такими режимами. Если речь идет о динамике в пространстве, соизмеримом с «радиусом индивидуальной активности», т. е. расстоянием, на котором сказывается взаимодействие одной особи на другую, то индукция колебаний может быть как эндо-, так и экзогенной в зависимости от конкретной обстановки. Когда же пространство во много раз превышает радиус индивидуальной активности, причины, синхронизирующие фазы динамики удаленных друг от друга особей, могут лежать только вне сообщества. И какими бы ни казались убедительными данные, свидетельствующие о внутренней индукции цикличности на больших площадях, исследователи должны показать, каким образом особи ценопопуляции оказываются взаимосвязанными за пределами оцутимости их взаимодействий.

Исследование математической модели, учитывающей внутривопуляционные взаимодействия возрастных групп, подтверждает тезис, что популяция, управляемая внутренними взаимодействиями, склонна стабилизировать свои характеристики.

После однократного катастрофического воздействия будут наблюдаться затухающие в течение некоторого времени колебания численностей, охватывающие достаточно большие площади. Причиной, способствующей сохранению в течение этого времени пусть и затухающих колебаний, является дискриминационный характер межвозрастных взаимодействий древесных растений. Затуханию колебаний способствует независимость особей за пределами некоторого расстояния. Существенную роль в затухании колебаний играет, например, стохастический отпад. На достаточно больших площадях в отсутствие катастроф доминирует процесс стабилизации численности возрастных групп, однако в пределах ценойчек колебания происходят в силу дискриминационного характера актов смены поколений.

Часто для реконструкции динамики древесных популяций используются возрастные частотные распределения. Возрастное распределение — одна из важнейших характеристик, отражающих свойства ценопопуляции. В частности, стабильным возрастным распределением может быть (хотя и не обязательно) только такое, которое по виду есть убывающая функция возраста.

Ряд других обсуждаемых нами задач связан со взглядами на характер размещения древесных растений по площади. Прежде всего авторы столкнулись здесь с весьма нечетко используемой терминологией. Применение метода радиальных функций распределения позволило, во-первых, дать наглядную интерпретацию различным выделяемым типам размещения, во-вторых, уточнить знания о некоторых особенностях структуры древесных ценозов.

Изучение пространственного распределения деревьев в динамическом ряду древесных одновозрастных ценозов позволило утверждать, что в процессе развития одновозрастных ценозов не возникает регулярного размещения деревьев по площади или его элементов. Распределение стволов по площади в одновозрастных древостоях меняется от группового к случайному, крон — от группового через случайное к относительно равномерному.

Связь размеров дерева с характеристиками его ближайшего окружения давно интересовала лесоводов. Использование метода радиальных функций распределения среднего параметра показало, что эффект уменьшения размеров в микрозагущениях слабее самого эффекта загущения.

Изучение разновозрастного древесного ценоза обнаружило группирование на площади всех выделенных возрастных совокупностей деревьев. Степень группирования с возрастом уменьшается, и распределение деревьев самых старших возрастов близко к случайному. Относительная близость размеров пространственных групп разных возрастов наряду с видом полного возрастного распределения свидетельствует о близости исследованного разновозрастного древесного ценоза к стационарному состоянию (климаксу).

Поиски новых методических подходов к анализу лесных сообществ, вероятно, будут продолжаться. Очевидно, возможности подходов, использованные в книге, далеко не исчерпаны, что служит залогом дальнейшего прогресса в исследовании природы лесов.



ЛИТЕРАТУРА

- Азипев Ю. Н. Плодоношение сосны обыкновенной в лесах Белорусской ССР. Автореф. канд. дис. Минск, 1959. 24 с.
- Белов С. В. Лесоводство. М.: Лесная промышленность, 1983. 352 с.
- Бузыкин А. И. Сосновые леса и лесовосстановительные процессы в бассейне р. Уды (Бурятская АССР).— Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963а, т. 57, с. 3—15.
- Бузыкин А. И. Сосновые леса на песчаных отложениях Баргузинской впадины.— В кн.: Рубки и возобновление в лесах Сибири. Красноярск, 1963б, с. 153—169.
- Бузыкин А. И. Влияние густоты материнского древостоя на возобновление сосны в Восточном Прибайкалье.— В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965, с. 39—44.
- Бузыкин А. И. О регуляции численности подроста хвойных и смене поколений.— В кн.: Исследования динамики роста организмов. Новосибирск: Наука, 1981, с. 101—108.
- Бузыкин А. И., Хлебопос Р. Г. Формирование и смена поколений хвойных.— В кн.: Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. Новосибирск: Наука, 1981, с. 3—13.
- Бузыкин А. И., Охонин В. А., Секрегенко О. П., Хлебопос Р. Г. Анализ пространственной структуры разновозрастных древостоев.— В кн.: Структурно-функциональные взаимосвязи и продуктивность фитоценозов. Красноярск: Изд. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1983, с. 5—12.
- Быков Б. А. О методе переменной площадки и новом способе оценки распределения особей.— Экология, 1976, № 4, с. 29—37.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Василевич В. И. Некоторые черты организации экологических систем.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1975, № 15, с. 136—142.
- Веремьева С. С. Некоторые морфометрические особенности ювенильных растений *Picea abies* (Pinaceae) под пологом ели и березы.— Бот. журн., 1981, т. 66, № 6, с. 865—871.
- Верхунов П. М. Генезис и возрастное строение современных сосновых лесов Сибири.— В кн.: Лесоводственные исследования в лесах Сибири. Вып. 2. Красноярск, 1970, с. 7—58.
- Верхунов П. М. Возрастное строение сосновых и лиственничных лесов бассейна оз. Байкал.— Лесной журн., 1974, № 5, с. 30—34.
- Выгодская И. И. Радиационный режим и структура горных лесов. Л.: Гидрометеониздат, 1981. 262 с.
- Габеев В. П. Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск: Наука, 1976. 172 с.
- Галицкий В. В. О моделировании продуктивного процесса в растительном сообществе.— В кн.: Моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1981. 184 с.

- Гортиский Г. Б. Аллелопатический фактор и его роль в возобновительном процессе еловых лесов южной тайги. Автореф. канд. дис. Л., 1964. 17 с.
- Грабарник П. Я., Комарова А. С. Статистический анализ горизонтальной структуры древостоя.— В кн.: Моделирование биогеоценологических процессов. М.: Наука, 1967, с. 119—135.
- Грейг-Смит. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 360 с.
- Гришин В. К. Статистические методы анализа и планирования экспериментов. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1975. 128 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика древостоев еловых лесов Европейского Севера.— В кн.: Сборник работ ЛенНИИЛХ. Вып. XIII. М.: Лесная промышленность, 1977, с. 106—120.
- Дыренков С. А., Гороява Е. П. Вероятностное моделирование динамики разновозрастных древостоев.— В кн.: Экономико-механическое моделирование лесохозяйственных мероприятий. Л.: изд. ЛенНИИЛХ, 1980, с. 113—126.
- Ермолова Л. С. Динамика травяного покрова на вырубках в связи с лесовозобновительными процессами. М.: Наука, 1981. 140 с.
- Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений.— Журн. общ. биол., 1983, т. XLIV, № 3, с. 361—374.
- Займан Дж. Модели беспорядка. М.: Мир, 1982. 592 с.
- Зябченко С. С. Возрастная динамика сосняков Европейского Севера.— Лесоведение, 1982, № 2, с. 3—10.
- Злобин Ю. А. Эколого-фитоценологические аспекты формирования лесных растительных сообществ. Автореф. докт. дис. Л., 1976. 52 с.
- Злобин Ю. А. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений.— Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 311—322.
- Ипатов В. С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1966, № 15, вып. 3, с. 56—62.
- Ипатов В. С. Некоторые аспекты общественной жизни растений.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1967, № 15, вып. 3, с. 97—105.
- Ипатов В. С., Тархова Т. И. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории.— Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1237—1250.
- Ирошников А. И. Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири.— В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 233—248.
- Ирошников А. И., Лебков В. Ф., Чередникова Ю. С. Плодоношение кедровников Лено-Илимского междуречья.— В кн.: Плодоношение кедра сибирского в Восточной Сибири. Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, т. 62. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 35—75.
- Казимиров И. И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с.
- Карнов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 335 с.
- Кендалл М., Моран П. Геометрические вероятности. М.: Наука, 1972. 192 с.
- Коваленко Н. П., Фишер Н. З. Метод интегральных уравнений в статистической теории жидкостей.— Успехи физических наук, 1972, т. 108, вып. 2, с. 209—239.
- Козин Е. К. Схема развития древостоя девственного пихтово-елового леса.— Лесное хозяйство, 1981, № 10, с. 50—53.
- Козин Е. К. О цикличности развития девственных лесов Сихотэ-Алиня.— Лесоведение, 1982, № 3, с. 24—31.
- Козловский В. Б., Павлов В. М. Ход роста основных лесобразующих пород СССР. М.: Лесная промышленность, 1967. 328 с.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока.— Тр. Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова АН СССР, 1956, т. 2(4), 261 с.
- Колесников Б. П., Смолоногов Е. П. Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики лесов Западного Приобья.— В кн.: Проблемы кедра. (Тр. по лесному хозяйству Зап. Сибири.) Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960, с. 21—33.
- Комин Г. Е. Возрастная структура и строение древостоев заболоченных лесов междуречья Лозьвы и Пельма. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1964. 27 с.

- Комин Г. Е. Экологическая сущность циклической динамики лесов.— Экология, 1981, № 3, с. 46—53.
- Комин Г. Е. Смены поколений в разновозрастных лесах и возможности их прогноза.— Лесоведение, 1982, № 4, с. 49—55.
- Корзухин М. Д. Возрастная динамика популяции деревьев, являющихся сильными эдификаторами.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 3. М., 1980, с. 162—178.
- Котман Г. В., Кузьмичев В. В. Применение функции Гомперца к изучению динамики отпада в древостоях.— В кн.: Исследования динамики роста организмов. Новосибирск: Наука, 1981, с. 108—122.
- Кузьмичев В. В. Оценка продуктивности древостоев на основе анализа их строения.— В кн.: Вопросы лесоведения. Т. 1. Красноярск: изд. ИЛНД СО АН СССР, 1970, с. 446—458.
- Куркин К. А., Матвеев А. Р. Ценопопуляции как системы особей и как элементы фитоценозов (системно-иерархический подход).— Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, вып. 4, с. 54—74.
- Куркин К. А., Матвеев А. Р. Свойства и особенности ценопопуляций как система.— В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. (Матер. конф. к 80-летию со дня рождения А. А. Уранова). М.: Наука, 1982, с. 27—31.
- Лацинский Н. Н. Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья. Новосибирск: Наука, 1981. 272 с.
- Лацинский Н. Н. Структура ценопопуляций как показатель устойчивости травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья.— В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций. (Матер. конф. к 80-летию со дня рождения А. А. Уранова, 27—29 января 1981 г.). М.: Наука, 1982, с. 38—41.
- Лигаев И. Н. Изменчивость морфологических признаков и биоэкологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР.— В кн.: Леса и лесное хозяйство Бурятской АССР. М.: Наука, 1962, с. 189—222.
- Лебков В. Ф. О задачах лесоустройства по организации хозяйства в разновозрастных лесах Сибири.— В кн.: Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск, 1967, с. 168—172.
- Луданов В. В., Дзедзюля А. А. Уравнение динамики густоты разновозрастных древостоев.— Лесоведение, 1972, № 5, с. 84—88.
- Любарский Е. Л. К изучению ценотических популяций.— В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. (Матер. конф. к 80-летию со дня рождения А. А. Уранова, 27—29 января 1981 г.). М.: Наука, 1982, с. 41—44.
- Мазинг В. В. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Доклад по опубликованным работам, представляемый на соискание ученой степени д-ра биол. наук. Тарту, 1969. 96 с.
- Матвеев-Мотин А. С. Универсальный способ определения запаса древостоя при перечислительной таксации. М.—Л.: Гослесбумиздат, 1960. 76 с.
- Мелехов И. С. Биология, экология и география возобновления леса.— В кн.: Возобновление леса. М.: Колос, 1975, с. 4—22.
- Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.
- Молчанов А. А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М.: Наука, 1967. 104 с.
- Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Опыт эколого-фитоценотической классификации. Л.: Наука, 1975. 118 с.
- Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 275 с.
- Нестеров Н. С. Очерки по лесоведению. М.: Госуд. изд-во с.-х. литературы, 1960. 484 с.
- Основы лесной биогеоценологии/Под ред. В. Н. Сукачева и В. Н. Дылица. М.: Наука, 1964. 574 с.
- Петренко Е. С. Влияние материнского полога на возобновление сосны в южной части ленточных боров.— В кн.: Молодые лесоводы — 40-летию Велкого Октября. М., 1957, с. 36—41.

- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.
- Побединский А. В. Сосновые леса Средней Сибири и Забайкалья. М.: Наука, 1965. 268 с.
- Поварницын В. А. Кедровые леса СССР. Красноярск, 1944. 217 с.
- Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М., 1975. 312 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость и внутривидовая систематика и селекция. М., 1964. 191 с.
- Придня М. В. Связь популяций древесных растений с лесными биогеоценозами и лесообразовательный процесс.— Экология, 1976, № 4, с. 38—44.
- Придня М. В. К моделированию микроэволюции лесообразователей Западного Кавказа.— В кн.: Моделирование биогенетических процессов. М.: Наука, 1981, с. 86—93.
- Проскуряков М. А. Биогруппы деревьев как управляющие центры в лесу.— В кн.: Биоэкологические исследования в еловых лесах Тянь-Шаня, Алма-Ата, 1981, с. 42—54.
- Проскуряков М. А. Закономерности формирования пространственной структуры древостоев темнохвойных горных лесов Тянь-Шаня и Рудного Алтая. Автореф. докт. дис. Красноярск, 1982. 44 с.
- Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций.— Бюл. МОИП, 1969, т. 74 (1), с. 141—147.
- Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения фитоценозов как систем ценологических популяций.— Журн. общ. биол., 1982, т. XIII, № 2, с. 168—174.
- Рахтеенко И. И. О взаимоотношениях растений в биогеоценозах.— В кн.: Вопросы лесоведения. Т. 2. Красноярск, 1973, с. 105—109.
- Романовский Ю. Э., Смуров А. В. Методика исследования пространственного распределения организмов.— Журн. общ. биол., 1975, № 2, с. 227—236.
- Рысин Л. П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса.— В кн.: Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970, с. 7—53.
- Санников С. Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры возобновления и эволюции биогеоценозов.— Экология, 1981, № 6, с. 23—33.
- Свалов Н. Н. Основы организации лесного хозяйства и лесопользования. М.: Гослесбумиздат, 1963. 240 с.
- Семечкин И. В. Строение разновозрастных кедровых древостоев и особенности их таксации.— В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 217—224.
- Семечкин И. В. Динамика таксационных показателей и возрасты спелостей циклично-разновозрастных кедровиков.— В кн.: Совершенствование методов таксации и устройства лесов Сибири. М.: Наука, 1967а, с. 28—61.
- Семечкин И. В. Поколение деревьев — естественная элементарная единица при изучении древостоев в статике и динамике.— В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967б, с. 119—122.
- Семечкин И. В. Принципы выделения и таксации разновозрастных древостоев.— В кн.: Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск, 1967в, с. 3—13.
- Семечкин И. В. Динамика возрастной структуры древостоев и методы ее изучения.— В кн.: Вопросы лесоведения. Т. 1. Красноярск, 1970, с. 422—445.
- Сидельников А. И. О возрастной структуре ельников Камчатки.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 1982, вып. 2, № 10, с. 20—22.
- Скрышевский А. Ф. Структурный анализ жидкостей и аморфных тел. М.: Высшая школа, 1980. 238 с.
- Смуров А. В. Статистические методы в исследовании пространственного размещения организмов.— В кн.: Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975, с. 217—240.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.

- Столяров Д. П., Кузнецова В. Г. Организация выборочной формы хозяйства в таежной зоне европейской части СССР. Л., 1973. 98 с.
- Судачкова Н. Е. Продуктивность древесных растений как функция обмена веществ.— В кн.: Тезисы докладов совещания. Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии. Вып. 3. М., 1973, с. 18—20.
- Титов Ю. В. Эффект группы у растений. М.: Наука, 1978. 151 с.
- Тихонов А. С. Лесоводственные основы различных способов рубки леса для возобновления ели. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. 248 с.
- Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М.—Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.
- Трусов П. Д. Плодоопашение сосны в ТАССР.— В кн.: Сборник по лесному хозяйству и лесокультурам. Вып. 3. Казань, 1939, с. 63—76.
- Тюрин А. В. Нормальная производительность насаждений сосны, березы, осины и ели. М.—Л., 1931. 200 с.
- Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений.— Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 1. 1969, с. 119—134.
- Уткин А. И. О естественном возобновлении лиственницы даурской в Центральной Якутии.— Сообщ. лабор. лесоведения АН СССР, 1960, вып. 2, с. 44—68.
- Фалалеев Э. П. Возрастное строение, рост и развитие пихтовых лесов Сибири.— В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 203—216.
- Фалалеев Э. П. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. М.: Лесная промышленность, 1964. 166 с.
- Фалалеев Э. П. Пихта. М.: Лесная промышленность, 1982. 85 с.
- Чернышев В. Д. Физиологическая характеристика подроста в различных экологофитоценологических условиях широколиственно-хвойных лесов Южного Приморья. Автореф. канд. дис. Владивосток, 1967. 32 с.
- Чертовский В. Г., Пигарев Ф. Т. Возобновление леса в Архангельской и Вологодской областях.— В кн.: Возобновление леса. М.: Колос, 1975, с. 38—46.
- Шанин С. С. Строение сосновых и лиственных древостоев Сибири. М.: Лесная промышленность, 1965. 106 с.
- Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР. 1971, Сер. биол., № 4, с. 485—493.
- Шиятов С. Г. Климатогенные смены лесной растительности на верхнем и полярном пределах ее произрастания. Автореф. докт. дис. Свердловск, 1981.
- Ярошенко И. Д. Обзор работ советских исследователей по мозаичности растительных сообществ.— Учен. зап. Владимирского пед. ин-та. Сер. Ботаника, 1971, вып. 2, с. 3—31.
- Ярошенко П. Д. Микрофитоценозы (микроразнообразия) в работах зарубежных исследователей.— Экология, 1974, № 5, с. 68—74.
- Aaltonen V. T. On the space arrangement of trees and root competition.— J. Forestry, 1926, N 6.
- Bettors D. R., Woods R. F. Uneven-aged stand structure and growth of rocky mountain aspen.— J. of Forestry, 1981, v. 79, N 10, p. 673—676.
- Bonnicksen Th. M., Stone E. C. The giant sequoia — mixed conifer forest community characterized through pattern analysis as a mosaic of aggregations.— Forest Ecol. and Manag., 1981, 3, N 4, p. 307—328.
- Carleton T. J. The composition, diversity, and heterogeneity of some jack pine (*Pinus banksiana*) stands in north-eastern Ontario.— Canad. J. of Botany, 1982, v. 60, N 12, p. 2629—2636.
- Caswell H. Stable population structure and reproductiv value for populations with complex life cycles.— Ecology, 1982, v. 63, N 5, p. 1223—1231.
- Day R. J. Stand structure, succession, and use of southern Alberta's Rocky Mountain forest.— Ecology, 1972, v. 53, N 3, p. 472—478.
- Diggle P. J., Besag J. E., Gleavees J. T. Statistical analysis of spatial point patterns by means fo distance methods.— Biometrics, 1976, v. 32, p. 659—667.

- Fricke K.** «Licht und Schattenholzarten». ein wissenschaftlich nicht begündetes Dogma.— *Forstwissen. Cbl.*, 1904, Bd 30.
- Good B. J., Whipple S. A.** Tree spatial patterns: South Carolina bottomland and swamp forest.— *Bull. Torrey Bot. Club*, 1982, v. 109, N 4, p. 529—536.
- Hett J. M., Loucks O. L.** Age structure models of balsam fir and eastern hemlock.— *J. of Ecology*, 1976, N 64, p. 1029—1044.
- Knowles P., Grant M. C.** Age and size structure analyses of Engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole pine and limber pine in Colorado.— *Ecology*, 1983, v. 64, N 1, p. 1—10.
- Kwiatkowska A., Symonides E.** Przegląd metod oceny typu rozkładu przestrzennego populacji roślinnych.— *Wiad. ecol.*, 1980, v. 26, N 1, p. 25—56.
- Leak W. B.** Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods.— *Ecology*, 1975, v. 56, p. 1451—1454.
- Lorimer C. G.** Age structure and disturbance history of a Southern Appalachian forest.— *Ecology*, 1980, v. 61(5), p. 1169—1184.
- Ross M. S., Sharik T. L., Smith D. W.** Age structure relationships of tree species in an Appalachian oak forest in southwest Virginia.— *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1982, v. 109, N 3, p. 287—298.
- Sprugel D. G.** Dynamics structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in the north-easter United States.— *J. of Ecology*, 1976, v. 64, p. 889—911.
- Tanemura M., Hasegawa M.** Geometrical models of territory. I. Models for synchronous and asynchronous settlement of territories.— *J. Theor. Biol.*, 1980, v. 82, N 3, p. 477—496.
- Vincent P. J., Haworth J. M., Griffiths J. G., Collins R.** The detection of randomness in plant patterns.— *J. Biogeogr.*, 1976, v. 3, N 4, p. 373—380.
- White J.** Demographic factors in population of plants.— In: *Demogr. and evol. plant popul.*, Oxford e. a., 1980, p. 21—48.



ПРИЛОЖЕНИЕ

ПРОГРАММА ПОСТРОЕНИЯ РАДИАЛЬНОЙ ФУНКЦИИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

В основной программе массивы и переменные имеют следующие значения:

- N1 — число особей
- K1 — число точек гистограммы (число кольцевых площадок)
- X, Y — массивы координат особей, размерность массивов N1
- RF — массив значений радиальной функции распределения, размерность массива K1
- RK — массив значений внешних радиусов кольцевых площадок (расстояние до особей), размерность K1
- S — массив значений суммарных площадей кольцевых площадок соответствующих радиусов, размерность K1 + 1
- ALF — переменная, задающая отношение полуширины доверительного интервала для среднего числа особей в кольцевой площадке к величине среднего. В данной работе почти во всех расчетах принималось равным 0,1
- EPS — значение T-распределения, определяемое по таблице Стьюдента в соответствии с задаваемой доверительной вероятностью P и числом степеней свободы N1 — 1. При доверительной вероятности 0,95 и N1 > 100 EPS = 1,96
- XX — размер исследуемой площади в направлении X
- YY — размер исследуемой площади в направлении Y

Переменными N1, K1, EPS, ALF численные значения присваиваются в основной программе.

Подпрограмма DAT предназначена для ввода данных. N1 — входной параметр, XX, YY, X, Y — выходные параметры. Вид подпрограммы зависит от формы, в которой представлены данные, и поэтому не приводится.

В подпрограмме RFR вычисляются значения радиальной функции распределения. Входные параметры — N1, XX, YY, X, Y, EPS, ALF, K1; выходные — RF, RK, S. Подпрограмма Y13ARE, обращение к которой происходит в подпрограмме RFR, в совокуности с подпрограммами Y13SUE, Y13ROB, Y13ROJ производит вычисление суммарных площадей кольцевых площадок каждого радиуса.

Результаты выводятся на печать с помощью подпрограммы PRI в виде таблиц и графиков.

```
PROGRAM MAIN
REALX(1000),Y(1000),RF(100),RK(100),S(101)
READ 100,N1,K1,ALF,EPS
100 FORMAT(210,2F10.2)
CALL DAT(N1,XX,YY,X,Y)
CALL RFR(N1,XX,YY,X,Y,EPS,ALF,K1,RF,RK,S)
CALL PRI(K1,RF,RK,S)
STOP
END
```

```

SUBROUTINE RFR(N1,XX,YY,X,Y,EPS,ALF,K1,RF,RK,S)
REALX(N1),Y(N1),RF(K1),S(K1),RK(K1)
DO3ØI = 1,K1
3Ø RF(I) = Ø.
PRINT2Ø1,N1,XX,YY,EPS,ALF
2Ø1 FORMAT(1X,'ДЕРЕВЬЕВ',I5,'УЧАСТОК',2F5.Ø,'EPS =',F7.2,
'ALF =',F7.4)
PLS = N1/XX/YY
RS = SQRT(XX*YY/N1)
PRINT 2ØØ,RS
2ØØ FORMAT(1X,'СРЕДНЕЕ РАССТОЯНИЕ',F7.3)
H1 = EPS/ALF/SQRT(3.1415926536*N1)
PRINT2Ø2,H1,K1
2Ø2 FORMAT(1X,'ШАГ',F7.5,'ЧИСЛО КОЛЕЦ',I5)
RH = RS*H1
RH2 = RH*RH
RRR = RH2*K1
I2 = N1 - 1
DO2ØI = 1,I2
X1 = X(I)
Y1 = Y(I)
J1 = I + 1
DO2ØJ = J1,N1
R2 = (X(J) - X1)**2 + (Y(J) - Y1)**2
IF(R2.GE.RRR)GOTO2Ø
N = R2/RH2 + 1
RF(N) = RF(N) + 2.
2Ø CONTINUE
DO1ØI = 1,K1
Z = I
1Ø RK(I) = RH*SQRT(Z)
CALL Y13ARE(N1,XX,YY,X,Y,K1,RK,S,RH2)
DO4ØI = 1,K1
RF(I) = RF(I)/S(I)/PLS
4Ø CONTINUE
PRINT2Ø3,PLS
2Ø3 FORMAT(1X,'ПЛОТНОСТЬ',F1Ø.5)
RETURN
END

SUBROUTINE PRI(K1,RF,RK,S)
REAL RF(K1),RK(K1),S(K1)
INTEGER*2 AA(58),BB(58),A/' ',R/'**'/
DO4ØI = 1,58
AA(I) = Ø
4Ø BB(I) = Ø
PRINT2ØØ
2ØØ FORMAT(1X,6Ø(1H -))
RMAX = Ø.
DO1ØI = 1,K1
IF(RMAX.LT.RF(I))RMAX = RF(I)
1Ø CONTINUE
N = 57./RMAX + 1.
BB(N) = R
PRINT2Ø4
2Ø4 FORMAT(67X,'S',7X,'N',7X,'RK',1ØX,'RF')
DO2ØI = 1,K1
N = RF(I)/RMAX*57 + 1
AA(N) = R
PRINT2Ø1,AA
2Ø1 FORMAT(1X,'I',58A1,'I')
PRINT2Ø2,BB

```

```

202 FORMAT('+', 'P', 58A1, '1')
PRINT203, S(I), I, RK(I), RF(I)
AA(N) = A
203 FORMAT('+', 60X, F12.5, I5, 2F12.5)
20 CONTINUE
PRINT200
RETURN
END

SUBROUTINE Y13ARE(N1, XX, YY, X, Y, K1, RK, S, RH2)
REALX(N1), Y(N1), RK(K1), S(K1)
EXTERNAL Y13ROB, Y13ROJ
S0 = RH2*3.1415926536
D0101 = 1, K1
10 S(I) = S0*N1
D0201 = 1, N1
XI = X(I)
YI = Y(I)
XI2 = XI*XI
YI2 = YI*YI
G = XX - XI
G2 = G*G
H = YY - YI
H2 = H*H
Z = XI2 + YI2
ZX = YI2 + G2
ZY = XI2 + H2
ZXY = G2 + H2
KX = XI2/RH2 + 1
IF(KX - K1)51,51,52
52 KY = YI2/RH2 + 1
IF(KY - K1)75,75,78
78 KYY = H2/RH2 + 1
IF(KYY - K1)79,79,73
73 KXX = G2/RH2 + 1
IF(KXX - K1)75,74,20
74 CALL Y13SUE(Y13ROB, KXX, K1, G, 1., RK, S)
GOTO20
79 CALL Y13SUE(Y13ROB, KYY, K1, H, 1., RK, S)
70 KXX = G2/RH2 + 1
IF(KXX - K1)71,71,20
71 CALL Y13SUE(Y13ROB, KXX, K1, G, 1., RK, S)
KXY = ZXY/RH2 + 1
IF(KXY - K1)72,72,20
72 CALL Y13SUE(Y13ROJ, KXY, K1, G, H, RK, S)
GOTO20
75 CALL Y13SUE(Y13ROB, KY, K1, YI, 1., RK, S)
KYY = H2/RH2 + 1
IF(KYY - K1)77,77,58
77 CALL Y13SUE(Y13ROB, KYY, K1, H, 1., RK, S)
60 KXX = G2/RH2 + 1
IF(KXX - K1)61,61,20
61 CALL Y13SUE(Y13ROB, KXX, K1, G, 1., RK, S)
KOY = ZY/RH2 + 1
IF(KOY - K1)63,63,64
63 CALL Y13SUE(Y13ROJ, KOY, K1, XI, H, RK, S)
64 KOX = ZX/RH2 + 1
IF(KOX - K1)65,65,20
65 CALL Y13SUE(Y13ROJ, KOX, K1, G, YI, RK, S)
GOTO20
58 KXX = G2/RH2 + 1
IF(KXX - K1)66,66,20

```

```

66 CALL Y13SUE(Y13ROB,KXX,K1,G,1.,RK,S)
   KOY = ZY/RH2 + 1
   IF(KOY - K1)67,67,2Ø
67 CALL Y13SUE(Y13ROJ,KOY,K1,XI,H,RK,S)
   GOTO2Ø
51 CALL Y13SUE(Y13ROB,KX,K1,XI,1.,RK,S)
   KY = Y12/RH2 + 1
   IF(KY - K1)53,53,54
53 CALL Y13SUE(Y13ROB,KY,K1,YI,1.,RK,S)
   KO = Z/RH2 + 1
   IF(KO - K1)55,55,56
55 CALL Y13SUE(Y13ROJ,KO,K1,XI,YI,RK,S)
56 KYY = H2/RH2 + 1
   IF(KYY - K1)57,57,58
57 CALL Y13SUE(Y13ROB,KYY,K1,H,1.,RK,S)
   KOX = ZX/RH2 + 1
   IF(KOX - K1)59,59,6Ø
59 CALL Y13SUE(Y13ROJ,KOX,K1,G,YI,RK,S)
   GOTO6Ø
54 KYY = H2/RH2 + 1
   IF(KYY - K1)68,68,73
68 CALL Y13SUE(Y13ROB,KYY,K1,H,1.,RK,S)
   KOX = ZX/RH2 + 1
   IF(KOX - K1)69,69,7Ø
69 CALL Y13SUE(Y13ROJ,KOX,K1,G,YI,RK,S)
   GOTO7Ø
2Ø CONTINUE
   RETURN
   END

SUBROUTINE Y13SUE(REF,KX,K1,XI,YI,RK,S)
  REALRK(K1),S(K1)
  DO1ØN = KX,K1
  P = REF(XI,YI,RK(N))
  S(N) = S(N) - P
2Ø S(N + 1) = S(N + 1) + P
1Ø CONTINUE
   RETURN
   END

FUNCTION Y13ROB(A,B,R)
  Z = SQRT(R*R - A*A)
  Y13ROB = ATAN(Z/A)*R*R - A*Z
  RETURN
  END

FUNCTION Y13ROJ(A,B,R)
  RR = R*R
  X = SQRT(RR - A*A)
  Y = SQRT(RR - B*B)
  H = X - B
  G = Y - A
  VV = H*H + G*G
  V = SQRT(VV)
  Z = SQRT(RR - Ø.25*VV)
  RJ = Ø.5*G*H + RR*ATAN(Ø.5*V/Z) - Ø.5*V*Z
  Y13ROJ = RJ*(-1.)
  RETURN
  END

```

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Регуляция численности подроста, формирование и смена поколений хвойных	5
Древостой как регулятор роста и численности подроста	—
Поколение хвойных растений	11
Формирование и смена поколений хвойных	18
Глава 2. Анализ пространственной структуры одновозрастных ценозов	31
Методика изучения размещения деревьев на площади	32
Пространственное размещение деревьев	40
Выводы	49
Глава 3. Анализ структуры разновозрастных древесных ценозов	50
Возрастная динамика в популяциях деревьев	—
Изучение возрастных и пространственных аспектов структуры	70
Размещение деревьев на площади	73
Пространственное размещение деревьев разного размера	77
Выводы	79
Заключение	81
Литература	84
Приложение. Программа построения радиальной функции распределения	90

*Алексей Иванович БУЗЫКИН
Владимир Леопидович ГАВРИКОВ
Ольга Павловна СЕКРЕТЕНКО
Рем Григорьевич ХЛЕБОПРОС*

**АНАЛИЗ
СТРУКТУРЫ
ДРЕВЕСНЫХ
ЦЕПОВ**



Утверждено к печати
Институтом леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР



Редактор издательства
М. М. Гребенникова

Художественный редактор
Г. Ф. Каминина

Художник
А. А. Заплавный

Технический редактор
А. В. Сурганова

Корректоры
О. Д. Першина, В. В. Борисова

ИБ № 23619

Сдано в набор 14.06.84. Подписано к печати 04.09.85. МН-02113. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типографская № 3. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 6. Усл. кр.-отт. 6,4. Уч.-изд. л. 6,2. Тираж 1000 экз. Заказ № 244. Цена 90 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Сибирское отделение.
630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.

4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.