

М. А. ПРОСКУРЯКОВ
Е. Т. ПУСУРМАНОВ
И. И. КОКОРЕВА



Изменчивость древесных растений в горах

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

М. А. ПРОСКУРЯКОВ,

Е. Т. ПУСУРМАНОВ,

И. И. КОКОРЕВА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ГОРАХ

(Методические вопросы исследований)



Издательство «НАУКА» Казахской ССР

АЛМА-АТА · 1986

УДК 581.5:581.151(574.52)

Проскуряков М.А., Пусурманов Е.Т., Кокорева И.И.
Изменчивость древесных растений в горах. — Алма-Ата:
Наука, 1986. — 132 с.

В книге рассматриваются методические вопросы изучения внутривидовой изменчивости древесных растений в горных условиях. В качестве экологической основы для анализа внутривидовой изменчивости впервые используется региональная эмпирическая модель встречаемости лесообразующих пород в зависимости от абсолютной высоты и инсолируемости местообитаний.

На примере ели Шренка и абрикоса обыкновенного показаны возможности использования региональных эмпирических моделей встречаемости лесообразующих пород для целей исследования изменчивости вегетативных, генеративных органов, анализа формового разнообразия видов и образуемых ими ценопопуляций.

Рассмотрены также вопросы обоснования и выделения для охраны элитных растительных сообществ, где представленные формы растений имеют наибольшую ценность для интродукции и селекции.

Предлагаемый методический подход представляется как одна из возможностей решения задач отбора интродукционного материала по принципу экологических аналогов.

Библиогр. 125 назв. Табл. 26. Ил. 14.

Ответственный редактор
член-корреспондент АН КазССР И.О.Байгулин

Рецензенты:
доктор сельскохозяйственных наук П.П.Бессчетнов,
доктор биологических наук В.Г.Рубаник

П 3902000000-055 92.86
407(05)-86

С

Издательство "Наука" Казахской ССР, 1986

ПРЕДИСЛОВИЕ

Каждый вид представляет собой сложную полиморфную систему особей, различающихся анатомо-морфологическими, физиологическими, биохимическими, экологическими и другими показателями. Степень полиморфности вида определяет в целом его устойчивость к действию различных абиотических и биотических факторов, а также приспособляемость к изменениям внешней среды. Поэтому исследование внутривидовой изменчивости растений очень важно как для познания биологии видов, так и для более рационального использования их в хозяйственной деятельности.

Однако если ранее основные силы исследователей были сосредоточены на выявлении общих параметров изменчивости растений, свойственных виду в целом, то со временем внимание их привлекает детальное изучение ценопопуляционного уровня изменчивости. Это вызвано тем, что естественный отбор уже на уровне отдельных ценопопуляций вида регулирует состав их особей по признакам наибольшей приспособленности к условиям не только абиотической среды, но и биотической, определяемой присутствием других видов.

Без учета закономерностей внутривидовой изменчивости и характера ее дифференциации на уровне растительных сообществ невозможно получить оптимальные решения проблем создания искусственных ценозов, охраны генофонда ценных видов, их систематики, селекции, интродукции. А без этого, в свою очередь, нельзя понять структуру растительных сообществ.

Необходимость изучения изменчивости вида на уровне

растительных сообществ вызвана также и постановкой вопросов рационального хозяйственного использования природных биогеоценозов, сохранения их устойчивости, повышения продуктивности, их классификации и т.д.

Таким образом, изучение закономерностей внутривидовой изменчивости на ценопопуляционном уровне является весьма важной частью проблемы исследования внутривидовой изменчивости растений в целом. Особую сложность в этом плане представляют виды растений, обитающих в горах. Здесь оказываются сближены ценопопуляции, столь же резко отличающиеся условиями обитания и структурой биоценоза, в котором они находятся, как и их равнинные аналоги, отстоящие на тысячи километров друг от друга. Поэтому для объективного решения проблемы исследования полиморфизма видов в горных условиях их ценопопуляции должны быть прежде всего ординированы по условиям обитания, а методы исследования внутривидовой изменчивости откорректированы с учетом специфики горных условий.

Цель данной работы — углубить методическую основу исследований вопросов внутривидовой изменчивости основных лесообразующих видов, формирующих ценопопуляции в горных условиях.

Две первые главы книги посвящены обсуждению содержания вопроса исследования изменчивости горных видов, характеристике района и объектов исследований. В третьей приводится методика и примеры ординации растительных сообществ в горах в целях получения основы для исследования внутривидовой изменчивости на уровне ценопопуляций. В четвертой главе рассматриваются особенности изучения полиморфизма видов с использованием нестационарных методов исследования, в пятой обсуждаются методические вопросы организации стационарных исследований, особенности решения задачи обоснования и подбора сети ключевых пробных площадей, репрезентативно отражающих природное разнообразие ценопопуляций видов. Даются примеры исследований, выполненных с использованием предлагаемого подхода. Наконец, в шестой главе обсуждаются методические решения задачи обоснования ценопопуляций видов, заслуживающих особой охраны в силу богатства представляемого ими генофонда.

Предлагаемые методические решения иллюстрируются примерами исследований, выполненных на различных объектах (ель Шренка, боярышник джунгарский, абрикос обыкновенный) и в большом диапазоне варьирования условий их обитания, что показывает возможность широкого применения методик при изучении изменчивости растений в горных районах.

Методика исследований выполнена М.А.Проскуряковым. При написании монографии использованы фактические материалы совместных исследований авторов, проведенных ими на модельных объектах растительных сообществ Северного Тянь-Шаня в период с 1980 по 1985 г.

Глава 1

РАЗВИТИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В ГОРАХ

Изучение внутривидовой систематики и изменчивости растений началось еще в 18 в., когда было обращено внимание на разную хозяйственную ценность и полиморфизм мелких внутривидовых форм. Прикладное значение такой изменчивости стало очевидным при разведении лесокультур семенами различного географического происхождения и получении при этом часто противоречивых результатов. Уже в 19 в. работы по исследованию разнокачественности семян и получению лесных культур привели к пониманию географической изменчивости древесных пород (Мамаев, 1972). Одновременно с изучением географической изменчивости исследователи выделяли особи, отличающиеся от типичных представителей вида с генетически закрепленными отличительными признаками – разновидности, вариации, формы. Такого рода изменчивость получила название индивидуальной. Классифицируя и изучая внутривидовые формы, ученые пытались связать их распространение с условиями местообитаний (Сукачев, 1928; Вавилов, 1965а,б; 1967б).

Преобладающее большинство работ по внутривидовой систематике было посвящено морфологическим признакам растений. Изучались в первую очередь внешние признаки и их зависимость от условий произрастания. Этот подход и сейчас преобладает во многих исследованиях по внутривидовой изменчивости. Однако уже В.Н.Сукачев в докладе на Всероссийской лесной конференции в 1921 г. подчеркивал, что первоочередной задачей русской дендрологии должно стать

изучение не только систематического состава лесов вплоть до мелких форм и рас, но и генезиса этих таксонов (Сукачев, 1922).

По мере накопления данных было установлено, что жизнедеятельность растений неотделима от условий внешней среды и что именно в районах, характеризующихся большим разнообразием экологических условий, амплитуда изменчивости у растений наиболее широка. Н.И.Вавилов (1967) отмечал: "... нет сомнений, что уже в самой природе, в исходных видах диких растений, в конгломерате рас, которыми были представлены родоначальные группы, была заложена экологическая тенденция..." (с.186.).

Представление об экологической обусловленности полиморфизма растений было существенно углублено в работах М.А.Розановой (1947) и Е.Н.Синской (1948), развившим и продолжившим идеи Г.Турессона об экотипах.

Наряду с основополагающими работами Г.Турессона (1922), Н.И.Вавилова (1965, 1967), Е.Н.Синской (1948), К.М.Завадского (1961) изучение данной проблемы было успешно продолжено в исследованиях I.Jentys-Szaferowa (1955), Н.В.Дылиса (1961), К.М.Завадского (1961), С.А.Мамаева (1972), А.К.Махнева (1978), Gostynska-Jakuszewska (1975) и др. Были вскрыты закономерности изменчивости таких основных лесообразующих пород, как сосна, ель, лиственница, дуб, береза, бук, осина, клен, ясень. Результаты нашли отражение в работах систематического характера, например А.И.Поярковой (1939), Ф.Н.Русанова (1965) и др., и лесоводственного плана (Тышкевич, 1962; Бицин, 1965; Ган, 1970 и др.).

Большинство исследователей изучает изменчивость количественных и качественных признаков общепринятыми статистическими методами (Дылис, 1961; Тышкевич, 1962; Зайцев, 1967, 1972; Мамаев, 1968б, 1972; Мамаев, Яценко, 1968; Махнев, 1969, 1971; Ган, 1970; Северская, 1973; Киргизов, 1979, 1981 и др.). В ряде работ С.А.Мамаев (1968а, 1969, 1971, 1972) предлагает классификацию форм внутривидовой изменчивости и использование коэффициентов вариации и амплитуды изменчивости как статистичес-

ких показателей, наиболее полно отражающих изменчивость признаков. Применение этих показателей для всех видов изучаемых растений позволяет унифицировать получаемые результаты для сравнения изменчивости разных видов.

Вместе с тем исследователи не всегда изучают проявление изменчивости на всех уровнях. Так, Н.Д.Кожевникова (1976а, 1981), А.А.Кочергина, Н.Д.Кожевникова (1976), V.Vookova (1978) концентрируют внимание на эндогенной изменчивости. Однако большинство ученых детально изучают индивидуальную (Дылис, 1961; Мамаев, Яценко, 1968; Волкова, 1977; Камчибеков, 1978; Данченко, Дубынин, 1983 и др.) и экологическую изменчивость (Драгавцев, 1963; Ган, 1970; Махнев, 1971; Хуторцев, 1976; Lemke, 1979; Mitton Grant, 1980; Галиев, 1982; Кречетова, 1982). При изучении экологической изменчивости авторы учитывают различные факторы среды. Например, изменчивость связывали с экспозициями склонов и высотой над уровнем моря, или с крутизной и высотой (Никигинский, 1958; Голод, 1971; Мухамедшин, 1962, 1967; Березин, 1965, 1970а; Северская, 1973; Кречетова, 1975, 1982; Хуторцев, 1976; Филиппов, Рубцов, Чергов, 1980; Шугилов, 1982 и др.).

А.К.Махнев (1969, 1971) при изучении изменчивости берез в условиях Урала учитывает высоту над уровнем моря и некоторые климатические характеристики: количество осадков, гидротермический коэффициент, продолжительность безморозного периода и т.п. Автор также связывает изменчивость с типом леса, приводит состав древостоя, полную насаждений. Большое значение при анализе изменчивости признаков придается цифровому материалу, позволяющему сравнивать изменчивость различных признаков как генеративных, так и вегетативных.

При изучении взаимосвязи форм ели обыкновенной с увлажнением почв Д.С.Голод (1971) одновременно учитывал и элементы рельефа, в результате чего была показана закономерность в распределении форм ели по эксфакторам среды. Работа Г.И.Маликовой (1972) по плодовым породам в Заилийском Алатау показала тесную связь между поступлением солнечной радиации, микроклиматическим режимом

местообитаний и изменчивостью морфо- и биохимических признаков изученных растений. А.Д.Джангалиев (1969, 1973, 1977) изучал связь микроклиматических условий местообитаний яблонников Джунгарского и Заилийского Алатау с солнечной радиацией и влияние их на внутривидовую структуру яблони Сиверса.

В ряде работ авторы связывают формовое разнообразие лесообразующих пород с условиями обитания и типами леса (Дылис, 1961; Мухамедшин, 1962; Тышкевич, 1962; Березин, 1967; Голод, 1971; Кожвникова, 1976, 1981; Камчибеков, 1978 и др.). Состав растительных сообществ, характеристика некоторых экофакторов (экспозиция склонов) связываются с изменчивостью генных частот в работе В.А.Углова (1980).

То обстоятельство, что значительный вклад в изучение внутривидовых форм древесных растений был сделан именно лесоводами, определило и доминирование лесоводственных подходов и методов в исследованиях изменчивости древесных растений. В результате преобладающим большинством исследователей анализ изменчивости изучаемых видов древесных растений выполняется с учетом типов леса (Тышкевич, 1962; Манько, 1967; Мухамедшин, 1967 и др.). И это оказалось весьма положительным явлением. Многие исследователи изучали изменчивость параллельно с изучением типов леса и их классификацией, поэтому изучение изменчивости как таковой не являлось целью проводимых работ, что сказалось и на методическом подходе при исследованиях. Несмотря на это, в работах упомянутых авторов имеется достаточно сведений о зависимости изменчивости древесных растений от экофакторов. Например, при рассмотрении типов лесов Карпат Г.Л.Тышкевич (1962) привела значительный материал по изменчивости форм ели, которые выделила по типу ветвления, длине хвои, средней высоте растений. Анализируя свои данные, Ю.И.Манько (1967) показывает тесную связь высоты растений, среднего диаметра штамба с условием произрастания и типом леса.

Изучение изменчивости растений в горных районах оказалось сопряженным с трудностями в выборе модельных

участков для проведения работ и учету экофакторов. Чаще всего для исследований применяли пробные площадки, заложенные в определенных типах леса или с учетом лишь координат экспозиции склонов (Мухамедшин, 1959, 1962, 1967; Дылис, 1961; Тышкевич, 1962; Бидин, 1965; Манько, 1967; Мамаев, 1969, 1972; Кречегова, 1975; Кожевникова, 1976 а, б; 1981, 1982 и др.). Однако при использовании классификаций типов леса, в основу которых положена характеристика растительного покрова, было трудно учесть роль условий обитания в формировании внутривидовой изменчивости растений. А при привязке пробных площадей к склонам определенных экспозиций и абсолютных высот возникали сложности при объяснении роли фитоценогической среды в характере внутривидовой изменчивости.

Сильно выраженная мозаичность условий обитания растений в горах потребовала специального подхода к изучению изменчивости растений, основанного прежде всего на предварительной ординации растительных сообществ по условиям их обитания.

В этой связи необходимо отметить, что к настоящему времени имеется ряд попыток ординации растительных ценозов в горах. При этом чаще учитывались такие косвенно действующие факторы, как экспозиция склонов и высота над уровнем моря (Сабиров, 1959; Косец, 1967; Гуриков, Печенкина, 1971; Рогов, 1974; Mitton, Grant, 1980 и др.), инсолируемость или теплообеспеченность склонов (Родионов, 1976, 1981; Голубева с соавт. 1977; Ролдугин, 1983 и др.) или же непосредственно солнечная радиация и зависящие от нее микроклиматические условия (Маликова, 1972; Джангалиев, 1973; Медведев, 1973, 1975; Шейнгауз, 1979; Réed, 1980; Выгодская, 1981; White, 1982а, б).

Наиболее детально разработана шкала степени инсолируемости склонов, определяемая суммой интенсивной радиации, А.Н.Медведевым (1972, 1973, 1975). В работах приводятся данные для склонов различной экспозиции, но одинакового уклона. Через тепловой режим склонов автор выделяет типы местообитаний для Северного Тянь-Шаня и устанавливает вы-

сотные границы подпооясов в зависимости от экспозиций склонов (Медведев, Манько, 1971).

Применяя двухфакторный анализ видов древесных пород, А. Strahler (1978) сделал попытку установить возможность индикации растениями факторов местообитания, таких, как крутизна и экспозиция склонов, особенности материнской породы, топографическое положение, в результате чего достоверно выявляется связь каменистости, особенностей рельефа, кругосклонности. Полученная группировка видов хорошо согласуется с предварительно выделенными ассоциациями и типами сообществ данного района.

Условия местопроизрастания и закономерности роста древостоев были изучены болгарскими учеными Ю.Духовниковым и К.Богдановым (1979). Исследовалась связь динамического бонитета с показателями рельефа, включающими высоту над уровнем моря, крутизну и экспозицию склонов. Установлена тесная прямая связь между динамическим бонитетом и показателем рельефа в еловых и пихтовых насаждениях.

А.С.Шейнгауз (1979) провел анализ пространственной динамики состава пород, показавший, что регрессионные пространственные модели долей пород, построенные по двум географическим координатам, отражают многообразие суммарного действия основных факторов. В анализ были вовлечены 4 фактора: высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склонов; антропогенез. Такая модель позволила выявить полосы преобладания 4 основных пород, получить границы ареалов их преобладания, сгруппировать все породы по формациям и комплексам.

К. Reed (1980) предпринял попытку создать математическую модель, учитывающую такие факторы, как солнечная радиация, температура и влажность воздуха, почвенная структура и пр. На основании этой модели автор исследовал взаимосвязь видового состава насаждений и условий среды.

Н.Н.Выгодская (1981) проанализировала влияние радиационного режима разных районов на структуру горных лесов, показала действие климатических параметров, в частности солнечной радиации, на видовой состав горных насаждений. Актинометрическими методами автором определены

радиационные ниши для некоторых лесобразующих пород и показаны различия в поступлении солнечной радиации на склоны разных высот и экспозиций.

Исследованиями E.J.White (1982 а,б) установлена зависимость роста в высоту деревьев сосны от условий произрастания, особенностей рельефа и солнечной радиации. A. Dohrenbusch (1982), изучая рост дуба каменного в предгорьях южной Вестфалии, напротив, пришел к выводу об отсутствии влияния крутизны и экспозиции склонов на рост деревьев дуба в высоту.

Зависимость продуктивности насаждений от климатических факторов, в частности от суммарной солнечной радиации и условий местопроизрастания, характеризующихся разноэкспонированными склонами, установлена М.А.Галиевым (1982). И.Н.Лигачев (1978) для трех видов дуба на Кавказе выявил зависимость распространения видов от абсолютной высоты, крутизны, экспозиции склонов и экологической характеристики местообитаний, показал особенности роста и развития деревьев дуба на верхнем пределе распространения.

Анализируя работы по изменчивости древесных растений в горных районах, можно констатировать, что до сих пор к изучению изменчивости и решению проблемы ординации растительности по градиентам среды нет комплексного подхода. Во многих случаях изучение вопросов изменчивости проводится вообще без учета экофакторов.

В результате в работах, посвященных изменчивости в горных регионах, отсутствуют данные, позволяющие установить и сравнить зависимость изменчивости признаков или распределение растительности от конкретных экофакторов.

При попытке же решить проблему анализа изменчивости растений с учетом условий их обитания в горах, возникли трудности в использовании ординационных схем, так как они разрабатывались для иных целей. В связи с этим возникла необходимость в специальном решении задачи ординации растительности в горах, которое отвечало бы требованиям исследований изменчивости видов.

Наши исследования по ординации горных растительных сообществ были начаты в 1966 г. (Проскураков, 1967). На базе выполненных семнадцатилетних исследова-

ний удалось решить проблему построения региональных эмпирических моделей размещения и обилия лесообразующих пород в горных условиях (Проскуряков, 1967, 1978, 1979, 1983). Для моделирования взят показатель встречаемости лесообразующих пород, отражающий не только обилие, но и размещение растений. В качестве основных лесообразующих факторов использованы косвеннодействующие: высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склонов. За показатель инсоляционной характеристики склонов принят возможный годовой приход прямой солнечной радиации. Разработанная методика ординации горных растительных сообществ позволяла реализовывать, в свою очередь, новые методические решения в исследованиях изменчивости качественных и количественных признаков у растений. Возникла задача отработки и испытания таких методик исследования, которые учитывали бы специфику изменчивости у растений в горах. Основные результаты выполненных методических исследований этого плана и будут рассмотрены в последующих главах нашей книги.

Глава 2

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ МЕТОДИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Физическая география Заилийского Алатау. Хр. Заилийский Алатау, где проводились научно-методические исследования, согласно имеющейся классификации (Медведев, 1975), входит в Центрально-Заилийский лесорастительный район Центрально-Заилийской провинции, которая относится к подобласти горных лесов Центрального и Северного Тянь-Шаня, лесорастительной области горных темнохвойных и плодово-лиственных лесов Тянь-Шаня и Джунгарского Алатау.

В Центрально-Заилийском районе В.М. Чупахин (1964) выделяет четыре высотные зоны и пять соответствующих им высотных поясов. Нижняя, равнинно-предгорная степная зона представлена предгорным злаково-разнотравным степным поясом (от 900 до 1200 м над ур.м.), в котором на горных средне- и малогумусовых черноземах формируется злаково-разнотравная степь из ежи сборной, тимофеевки, клевера и др. В следующей предгорно-среднегорной лугово-степной зоне выделяются 2 пояса - предгорный лиственно-лесной (от 1150-1200 до 1500-1600 м над ур.м.; яблоневое-урюковые леса с кустарниками на выщелоченных и слабодеградированных черноземах) и среднегорный хвойно-лесной (от 1500-1700 до 2500-2800 м над ур.м.; еловые леса в комплексе с участками мезофильного луга на горно-лесных темноцветных почвах). Выше располагается высокогорная луговостепная зона с 2 поясами. В нижней части находится высокогорный пояс субальпийских лугов, лугостепей, арчового стланика (от 2500-

2800 до 3000-3100 м над ур.м.), где на горно-луговых черноземовидных субальпийских почвах образуются флеммезово-разнотравные, манжетково-разнотравные и другие луга, субальпийские лугостепи, арчовый сгланник. Высокогорный пояс альпийских лугов, лугостепей (от 3000-3100 до 3400-3500 м над ур.м.) слагают горно-луговые альпийские почвы, где формируются кобрезиево-разнотравные луга, остепненные кобрезники. Выше 3400-3500 м находится гляциально-нивальная зона с группировками дриады и мохово-лишайниковым покровом между ледниками и снежниками (Чупахин, 1964).

А.Н.Медведев и Д.Е.Гуриков (1972) отмечают, что в целом Центральнo-Запильский лесорастительный район отличается влажным климатом, глубокими и плодородными почвами. Это объясняется тем, что высокий снеговой хребет, центральной частью поднимаясь с юга над Илийской впадиной (400-500 м над ур.м.), концентрирует на своих склонах теплые массы воздуха и осадки. У подножия хребта, в центральной части, на высоте 860-900 м за год выпадает 580-540 мм осадков, поэтому лесо-лугово-степной пояс в Центральнo-Запильском лесорастительном районе начинается довольно низко. Плодовые и лиственные леса распространены на абсолютных высотах - 1150-1600 м, с высоты 1350 м встречаются ельники. В отличие от других районов горные почвы в плодово-лиственном поясе часто формируются на лессовидных суглинках и потому имеют большую глубину и малую щебнистость.

Как отмечает А.Н.Медведев (1975), с высоты 1500-1600 до 1950-2050 м широкое распространение получают темноцветные горно-лесные и горно-луговые почвы. Яблоню сменяют ельники с осиной и рябиной. Выше этой границы произрастают чистые или с небольшой примесью рябины ельники, образующие наиболее продуктивные насаждения.

Выше 2400-2500 м глубокие почвы отмечаются редко. Здесь распространены их субальпийские оторфованные разновидности, производительность ельников падает до У бонитета, преобладают редкостойные насаждения.

А.Н.Медведев в подпоясе еловых лесов выделяет 3 вы-

согнутые лесорастительные полосы - ниже-, средне- и верхнееловую. Их границы на северных склонах соответственно проходят на высотах 1600, 2000 и 2450 м над ур.м. Используя методику Д.В.Воробьева (1966), автор определяет степень тепла и влажности климата лесорастительных полос северных склонов Заилийского Алатау, применяя следующие показатели: T - показатель тепла, равный сумме положительных среднемесячных температур; A - показатель континентальности климата, равный разности между максимальными температурами теплого и холодного месяца; W - показатель влажности климата, равный $\frac{R}{T}$ - 0,0286 T , где R - сумма осадков за теплые месяцы, мм; V - коэффициент увлажнения климата Иванова, равный $\frac{R}{E}$, где R - сумма осадков, E - сумма испаряемости с открытой поверхности; $E_{\text{мес}} = 0,0018(25 + t)^2(100 - a)$; t° - среднемесячная температура; a - среднемесячная относительная влажность воздуха, %.

Значения этих климатических показателей для выделенных автором полос подпооя еловых лесов Заилийского Алатау приведены в табл. 1.

Так как в Центрально-Заилийском районе решение методических вопросов связано с экологическими исследованиями, целесообразно рассмотреть особенности перераспределения тепла, влаги и солнечной радиации по месяцам периода вегетации. В этой связи по материалам среднесноголетних наблюдений государственных метеостанций (Агроклиматический справочник..., 1961) удалось выяснить следующее.

С увеличением абсолютной высоты местности температура воздуха снижается относительно равномерно (рис. 1).

Распределение осадков по месяцам и абсолютным высотам носит несколько иной характер (рис. 2). В апреле - июне в пределах абсолютных высот местности до 2000 м количество осадков с поднятием местности увеличивается.

Радиационный режим в отличие от температурного не столь существенно изменяется по абсолютным высотам лесного пояса Заилийского Алатау (рис. 3). Анализ среднемесячных данных фактических величин поступающей прямой сол-

Таблица 1. Климатическая характеристика высотных подпоясов лесо-лугово-степного пояса по Центрально-Западному лесорастительному району (по Медведеву, Гурикову, 1972; Медведеву, 1975)

Высотно-климатический подпояс	Пределы высотных границ, м. абс. высоты		Показатели степени тепла для нижней и верхней границ		Показатели степени влажности для нижних и верхних границ, %		Степень континентальности, W
	T	Сумма активных температур (выше +5°C)	T	Сумма активных температур (выше +5°C)	ниж, V	верх, V	
Умеренно теплый недостаточного увлажнения подпояс плодово-лиственных лесов	1150-1350	106-100	2080-1850	0,5-0,6	27-24	-	-
Умеренно теплый недостаточного увлажнения подпояс плодово-лиственных лесов с участками ели	1350-1600	100-87	1850-1570	0,6-0,8	24-22	4,5-6,3	4,5-6,3
Умеренно свежий нежелезовый	1600-2000	87-68	1570-1120	0,8-1,2	22-21	6,3-9,2	6,3-9,2
Стысительно холодный влажный средне-еловый	2000-2500	68-44	1120-540	1,2-1,6	21-20	9,2-12,5	9,2-12,5
Холодный сырой верхне-еловый	2500-2800	44-22	540-200	1,6-2,0	20-19	12,5-20,5	12,5-20,5

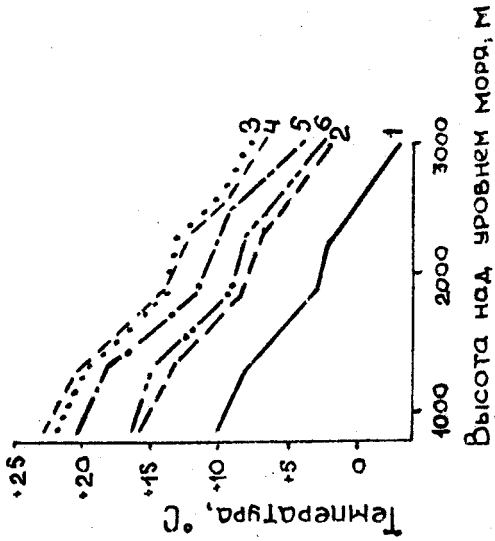


Рис. 1. Изменение среднемесячной температуры воздуха по абсолютным высотам местности в центральной части хр. Зайли́йский Ала́тау: 1 - апрель; 2 - май; 3 - июнь; 4 - июль; 5 - август; 6 - сентябрь

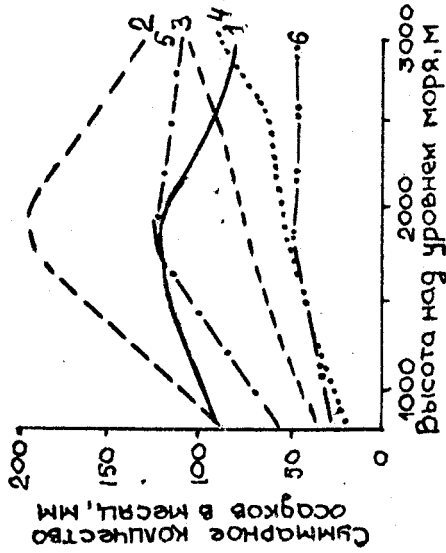
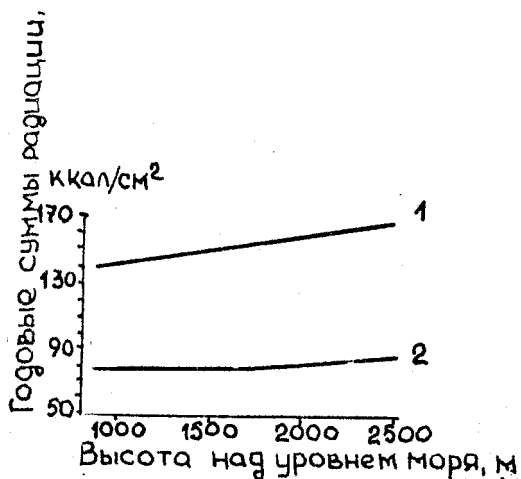


Рис. 2. Распределение атмосферных осадков по абсолютным высотам хр. Зайли́йский Ала́тау: 1 - апрель; 2 - май; 3 - июнь; 4 - июль; 5 - август; 6 - сентябрь

Рис. 3. Количество прямой солнечной радиации, поступающей за год на горизонтальную поверхность при ясном небе (1) и фактической облачности (2) (Справочник по климату СССР..., 1967)



нечной радиации (табл. 2) показал, что в пределах абсолютных высот от 848 до 2516 м над ур.м. колебания фактически поступающего количества прямой солнечной радиации относительно невелики. Наибольшим варьированием отличаются величины радиации в мае и июле (см. рис. 3).

Таблица 2. Месячные суммы прямой солнечной радиации на горизонтальную поверхность с учетом фактической облачности для хр. Заилийский Алагау (Справочник по климату СССР... , 1967), ккал/см²

Метеостанция, высота, м над ур.м.	- Месяц					
	IY	Y	YI	YII	YIII	IX
Алма-Ата, ГМО, 848	6,9	9,2	10,7	12,4	10,7	8,4
Алма-Агинская се- лестоговая, 1711	7,1	7,2	10,9	11,5	10,5	9,0
Большое Алма- Агинское озеро, 2516	7,3	7,9	9,9	10,2	9,9	8,6
Среднее	7,1	8,1	10,5	11,4	10,4	8,7
Ошибка среднего	0,09	0,05	0,25	0,52	0,20	0,14
Коэффициент ва- риации	2,3	10,2	4,1	7,9	3,3	2,9
Точность, %	1,3	5,9	2,4	4,6	1,9	1,7

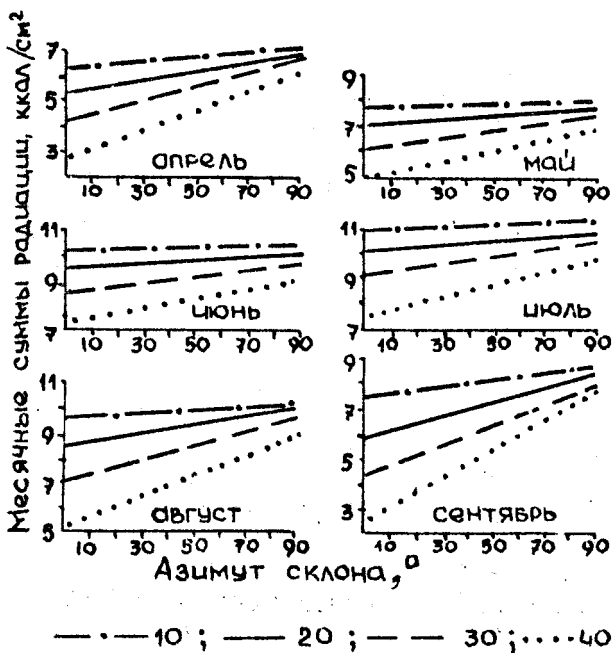


Рис. 4. Возможный приход прямой солнечной радиации на различно ориентированные склоны (для широты 42°)

Рассчитанные нами коэффициенты вариации в эти месяцы соответственно равнялись 10,2 и 7,9%, погрешность при определении величины прямой радиации на горизонтальную поверхность в результате ее усреднения по высоте над уровнем моря может достигать 5,9–4,6%. В остальные месяцы периода вегетации растений ошибка за счет усреднения колеблется в пределах 2%. Такое сглаживание различий объясняется увеличением облачности с повышением высоты. Радиационный режим существенно корректируется и с рельефом (рис. 4,5).

Рис. 4 составлен нами с учетом материалов местных метеостанций (Справочник по климату СССР..., 1967) и разработанных Л.И.Шалаговой (1956) коэффициентов для перевода прямой солнечной радиации на горизонтальную поверхность в суммы прямой солнечной радиации, поступающей на склоны. Как видно из рис. 4, месячные суммы поступаю-

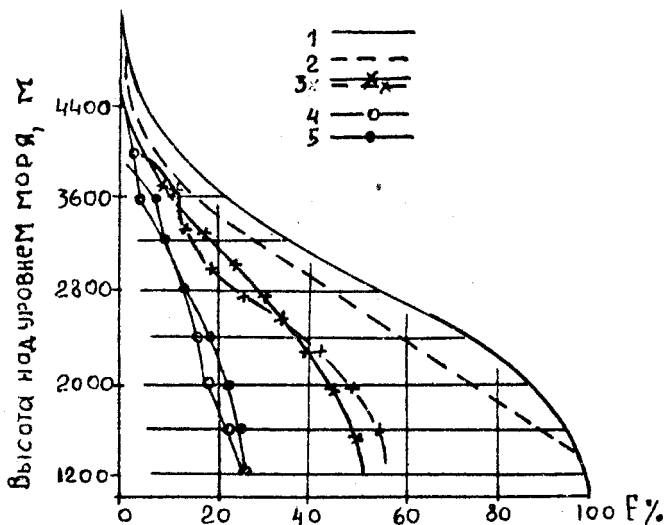


Рис. 5. Распределение площади центральной части северного макросклона Заилийского Алатау по высоте и ориентации: 1 — склон в целом; 2 — бассейн р. Малая Алматинка; 3 — северные склоны; 4 — южные склоны; 5 — восточные и западные склоны (Соседов, 1967)

шей на склоны прямой солнечной радиации широко варьируют в зависимости от ориентации и крутизны. В отдельные месяцы только на северных склонах при изменении крутизны, например от 0° до 40° , различия в приходе прямой радиации могут достигать 5 ккал/см^2 . Следовательно, изменчивость радиационного режима в зависимости от экспозиции склонов не менее важна, чем изменчивость, возникающая в связи с различиями в приходе радиации по месяцам в период вегетации и по абсолютным высотам. Характер разнообразия ориентации склонов в горах наглядно иллюстрируется рисунком 5.

Таким образом, в горах методическое решение задачи исследования экологической изменчивости растений становится значительно более сложным, чем на равнине. Специфика решения данной задачи состоит в том, что здесь при-

ходится учитывать, с одной стороны, огромное разнообразие условий обитания растений, складывающееся под влиянием рельефа, и соответственно большое разнообразие фенотипических реакций растений на условия обитания. С другой — мы здесь сталкиваемся с таким явлением, как постоянное варьирование среды обитания растений в горной местности, буквально от участка к участку, в связи с чем меняются и фенотипы представленных растений. Более того, по мере изменения исходной среды обитания трансформируются в целом структура биогеоценозов и, как следствие, биотическая среда внутри биоценозов, в которой обитают ценопопуляции представленных видов. Интеграция влияния абиогических и биогических условий обитания вызывает еще большую пестроту наблюдаемых фенотипических реакций и ставит исследователя перед необходимостью как можно глубже дифференцировать результаты изучения закономерностей внутривидовой изменчивости растений, теснее увязывать их с варьированием условий обитания.

В целом выбранный нами район исследований характеризуется весьма большим разнообразием условий обитания растений и формируемых ими сообществ. Поэтому выполненные и испытанные на базе данного района методические разработки смогут найти широкое применение при исследованиях в условиях резко пересеченной местности.

Глава 3

ОСОБЕННОСТИ ОРДИНАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В ГОРАХ

Исходя из разнообразия условий обитания растений в горах необходимо при изучении внутривидовой изменчивости проводить ординацию ценопопуляций по условиям их обитания. Решение такой задачи уже давно само по себе является предметом специального поиска ученых и считается весьма сложным. Так, еще И.Г.Серебряков (1945) в работе, посвященной горной растительности Тянь-Шаня, писал, что здесь учет комплекса прямодействующих факторов представляет в настоящее время непреодолимые затруднения, так как, во-первых, мы не можем учесть все прямодействующие факторы и, во-вторых, мы еще меньше можем оценивать их во взаимодействии и их комплексном влиянии на фитоценоз (с.140). За истекший период существенных изменений в этом плане не произошло. Сеть постов стационарных наблюдений за средой в горных районах остается пока еще слаборазвитой, а экспресс-методами оценки среднесуточных значений прямодействующих факторов в любом конкретном горном местоположении наука не располагает.

В этой связи представляется целесообразным использование для ординации горных растительных сообществ не прямо-, а косвеннодействующих факторов, таких, как абсолютная высота местности, азимут, крутизна склона и т.д. Для разработки же шкалы ординации растительных сообществ можно применять методику построения региональных моделей заселенности лесных площадей лесобразующими породами (Проскура-

ков, 1983). Как было показано, предложенное методическое решение задачи количественного моделирования заселенности горных площадей лесобразующими породами позволяет быстро ориентироваться в разнообразии природного обилия лесобразующих пород в горных лесах. При этом точность моделирования удовлетворяет требованиям производства и научных исследований.

Главные особенности предложенного методического решения заключаются в следующем. В основу построения моделей положены результаты фитоиндикации. При этом в качестве основных факторов среды, учитываемых моделями, приняты косвеннодействующие. Анализ заселенности лесных площадей проводится с учетом преобладания неравномерного сложения растительных сообществ и широкого варьирования горизонтальной заселенности лесных площадей в природе. Показателем степени заселенности площади служит встречаемость лесобразующей породы, которая оценивается путем использования учетных площадок (размером 16 м²). Основные закономерности изменчивости встречаемости изучались не на пробных площадях, а исходя из материалов обследования горизонтальных ходов, прокладываемых по высотно-климатическим подпоясам.

Как показал опыт дальнейших исследований, методику, разработанную первоначально для экологической ординации основной лесобразующей породы, можно применять более широко. Одновременно с основной лесобразующей породой целесообразно учитывать встречаемость сопутствующих видов, участвующих в формировании подлеска. При выполнении этого условия ординация состава и обилия видов (по встречаемости) проводится как в ярусе деревьев, так и в подлеске. Используя данный метод моделирования, можно построить шкалу ординации деревьев и кустарников растительных сообществ горного района.

Методика построения шкалы ординации. На первом этапе работы осуществляется выбор места и сбор фактического материала для построения модели. Место для сбора материала нужно выбирать в центре лесорастительного района. Подбираются несколько соседних ущелий или макросклон хребта, где

леса формируются естественно, а разнообразие лесорастительных условий представлено наиболее полно. При наличии гарей и вырубок необходимо, чтобы по остаткам пней и стволов на них можно было бы восстановить картину естественного заселения породами. В границах макросклона определяются верхний и нижний высотные пределы распространения лесов. Через каждые 100–200 м над ур.м. прокладываются горизонтальные ходы, длина каждого принимается равной 6–7 км. Нижний и верхний горизонтальные ходы приурочиваются к высотным границам распространения лесов (рис.6). Ходы прокладываются при помощи высотомера anerоидного типа и должны пересекать лесные и нелесные участки.

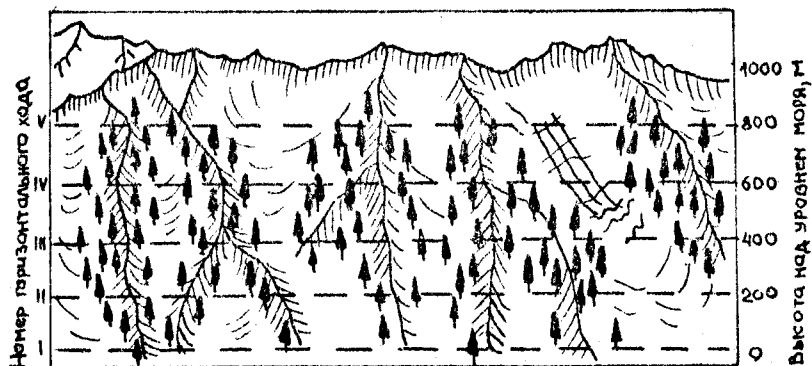


Рис. 6. Схема размещения горизонтальных ходов на склоне. Цифры обозначают номера ходов

Одновременно с прокладкой каждого хода на нем закладываются учетные площадки размером 16 м^2 (4,5 м в диаметре). Центры учетных площадок устанавливаются в случайном порядке. По одному горизонтальному ходу закладывается 600 и более учетных площадок с тем расчетом, чтобы охватить все разнообразие изгибов рельефа. Учетные площадки описываются в перечетных ведомостях с указанием номера хода (см. форму 1).

Форма № 1

Горизонтальный ход № ____ . Абсолютная высота, ____ м.
 Наименование (или №) лесорастительного района _____

Номер учетной площадки	Азимут α склона, $^{\circ}$ Кругизна склона, $^{\circ}$	Отметка (+ или -) о наличии ординируемого вида растения
------------------------	--	---

На каждой учетной площадке измеряются азимут и кругизна склона. Площадка относится к числу занятых породами в том случае, если на ней имеются ствол, пень или самосев и подрост, которые в перспективе могли бы сформировать не менее одной особи вида.

При закладке учетных площадок пропускаются снеговалинные логки, переувлажненные участки (прирусловые, заболоченные, с выклиниванием грунтовых вод и т.п.), участки с выходом скал на поверхность более 20%.

Для описания экспозиции и отграничения учетных площадок предлагается приспособление, принципиальная схема которого дана на рис. 7. В комплект приспособления входят две соединенные шарниром планки (1, 2), компас с подвижной шкалой (4), уровень (3), градуированная рейка (6). При работе нижняя планка (2) ориентируется по направлению склона, а верхняя выравнивается горизонтально по уровню (3). Устанавливая "север" шкалы компаса против магнитной стрелки, определяем азимут склона против закрепленной на верхней планке индикаторной стрелки (5). Кругизна склона отсчитывается по рейке (6) против ее направляющей скобы (7). Нижняя планка представляет собой раздвижные рейки или трубки, что позволяет при необходимости использовать приспособление для отбивки учетных площадок. При помощи этого приспособления определение азимута, кругизны и отбивка круговых площадок занимают 15-20 с.

В камеральных условиях для каждой учетной площадки определяется возможный годовой приход прямой солнечной радиации с учетом азимута и кругизны наклона учетной

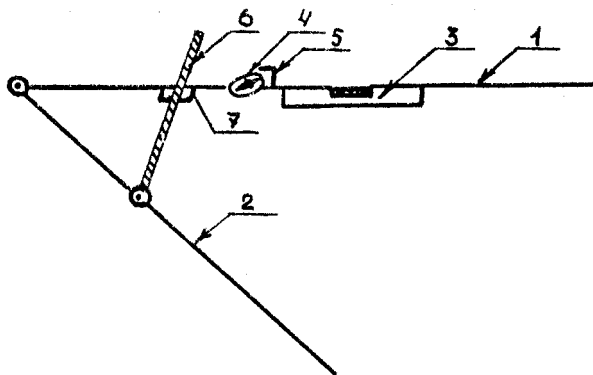


Рис. 7. Схема приспособления для описания учетных площадок

площадки. Приход радиации на площадку рассчитывается с помощью графика. По оси абсцисс на графике откладывается азимут склона, по оси ординат – количество приходящей радиации, линии зависимости прихода радиации от азимута склона проведены для соответствующих градаций кругизны склона (рис. 8). Для определения прихода радиации необходимо восстановить перпендикуляр к оси абсцисс от точки, соответствующей азимуту склона, до пересечения с линией кругизны, затем от точки пересечения опустить перпендикуляр к оси ординат. В месте пересечения его с осью ординат дается количество приходящей радиации. По окончании этой работы отдельно по каждому горизонтальному ходу ведется сортировка учетных площадок по форме таблицы 3.

Во вторую графу табл. 3 заносится общее число учетных площадок (пустых и занятых породами) по соответствующим градациям радиации графы первой. В третью графу – только число занятых породой площадок, в четвертой записывается встречаемость вида, которая рассчитывается по данным второй и третьей графы.

При сборе материала нужно стремиться набрать по каждой градации радиации в среднем не менее 100 учетных площадок. Но при условии статистической надежности оценок

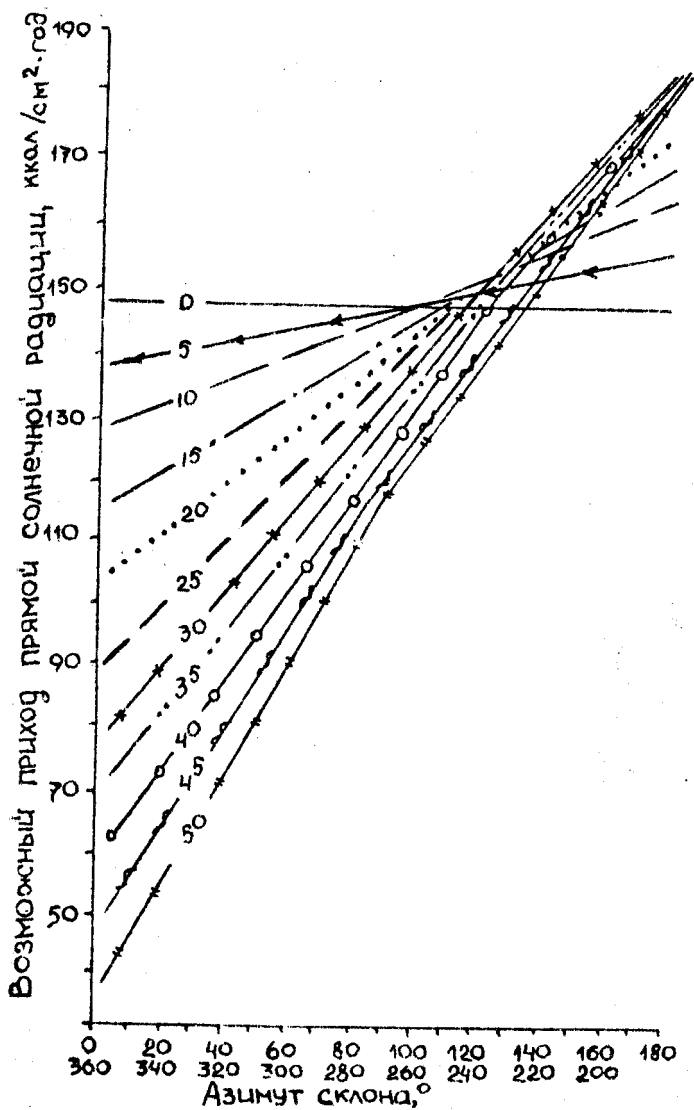


Рис. 8. Возможный годовой приход прямой солнечной радиации на различно ориентированные склоны Северного Тянь-Шаня

Таблица 3. Результаты обследования горизонтального хода

Приход прямой солнечной радиации, ккал/см ² . год	Кол-во заложенных учетных площадок	Кол-во площадок, занятых видами, шт	Встречаемость вида, %
67,6-82,5	316	139	43,9
82,6-97,5	242	91	37,3
97,6-112,5	154	41	23,6
112,6-127,5	189	27	14,3
127,6-142,5	127	9	7,1
142,6-157,5	108	4	3,7

встречаемости пород можно ограничиться и меньшим количеством. Надежность долей встречаемости, вычисленных в графе 4 табл. 3, проверяется обычными статистическими методами по критерию Стьюдента (см. приложение 3-7). Если выявляется недостаточная достоверность вычисленных долей, то количество взятых площадок увеличивается путем дополнительного сбора материала.

По данным табл. 3 методом скользящей средней выравнивают величину встречаемости видов по фактору прихода радиации (см. приложение 3).

В итоге составляется двухфакторная таблица встречаемости вида в зависимости от абсолютной высоты местности и возможного прихода прямой солнечной радиации (табл.4)*. Такие двухфакторные таблицы составляются по каждому виду ординируемых растений и строятся на базе материалов ранее составленных однофакторных таблиц (см. табл. 3), отражающих характер зависимости по отдельным высотам.

На основе выявленных по каждому виду зависимостей строятся шкалы ординации естественного обилия и состава видов в растительных сообществах. Такие шкалы характеризуются следующими параметрами: 1) по оси абсцисс от-

* Инсолируемость склонов выражается в возможном годовом приходе прямой солнечной радиации (ВГП ПСР).

кладывается величина возможного годового прихода прямой солнечной радиации, которая рассчитывается по величине азимута и крутизне склонов с учетом географических координат местности; 2) на пересечении полученных экологических координат (ордината - высота над уровнем моря; абсцисса - приход солнечной радиации) записывается встречаемость видов в естественно формирующихся растительных сообществах (см. табл. 4).

Таблица 4. Встречаемость вида в зависимости от абсолютной высоты местности и инсолируемости склонов

Приход прямой солнечной радиации, $\text{ккал/см}^2 \cdot \text{год}$	Абсолютная высота, м над ур. м.				
	1700	1850	2000	2300	2600
67,2-82,7	18,6	41,7	64,0	42,6	48,4
82,6-97,5	15,5	35,9	57,3	43,3	43,2
97,6-112,5	10,2	25,7	45,7	42,7	37,7
112,6-127,5	4,6	16,0	31,5	39,7	33,8
127,6-142,5	1,3	8,3	17,6	34,7	26,5
142,6-157,5	0,5	4,8	7,3	30,5	23,8
157,6-172,5	0,1	0,2	2,2	28,2	19,2

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

Проверка построенных зависимостей встречаемости растительных видов от экологических факторов ведется на 12-16 контрольных пробных площадях, различающихся абсолютной высотой и инсолируемостью местоположения. Контролем служат участки с естественной растительностью. Гра-

Ницы контрольных пробных площадей устанавливаются так, чтобы выдерживалось требование к их однородности. Для этого ориентируются на характер выявленной изменчивости встречаемости растений в зависимости от абсолютной высоты местности и инсолируемости склонов.

На каждой контрольной пробной площади закладывается не менее 100 равномерно расположенных учетных площадок площадью 16 м². Характер, последовательность работ и форма записи результатов обследования учетных площадок остаются те же, что были рассмотрены выше. Затем рассчитываются встречаемость оцениваемого вида растения, а также возможный годовой приход прямой солнечной радиации на склон, где располагается контрольная пробная площадь. В соответствии с экологическими координатами по каждой контрольной пробной площади выписывается встречаемость вида, интерполированная по шкале ординации растительных сообществ. После этого фактическая встречаемость вида на контрольных пробных площадях сопоставляется со встречаемостью, прогнозируемой для них по шкале ординации. Сравнение ведется по общепринятой методике оценки средней разности для сопряженных выборок (см. приложение 4), что позволяет судить о степени отличия ожидаемой и фактической встречаемости видов.

Как показал накопленный опыт, точность прогноза встречаемости видов растений, выполненного по материалам шкалы ординации, варьирует в зависимости от их эдифицирующей роли как компонентов сообщества. Наиболее точно прогнозируются встречаемость основного эдификатора сообщества (в лесах – главной лесобразующей породы) и суммарная встречаемость растений – доминантов в верхних ярусах растительных сообществ.

Оценка этих показателей встречаемости обычно отклоняется от контроля не более чем на 10%, т.е. в пределах одной единицы состава растительного сообщества. Однако по мере продвижения от наиболее мощных эдификаторов к слабым значительно увеличивается природная изменчивость доли участия вида в сообществе, что объясняется повышением многофакторности зависимости обилия слабых

видов растений. Величина их обилия становится зависимой не только и не столько от исходной среды обитания, сколько от внутренней среды фитоценоза. По этим причинам наличие высокой природной изменчивости встречаемости у видов, отличающихся слабыми эдифицирующими свойствами, является вполне закономерным, вследствие чего добиваться высокой точности прогноза их обилия по шкале ординации не имеет практического смысла. Достаточно того, что построенная шкала дает нам характеристику типичной средней картины природного разнообразия и тем самым позволяет верно в ней ориентироваться.

От наблюдений и сбора данных на горизонтальных ходах мы переходим, таким образом, к характеристике поясов и растительных сообществ. Здесь все дело в том, что когда мы прокладываем горизонтальный ход и описываем на нем учетные площадки, то получаем вначале совокупность выборочных описаний всего множества биоценозов, пересекаемых горизонтальным ходом. После сортировки учетных площадок по категориям условий обитания получаем однородные выборки, характеризующие растительность лесных биогеоценозов, приуроченных к конкретным местообитаниям. Так как участки биогеоценозов всего разнообразия местообитаний растительности описываются по материалам всей совокупности закладываемых горизонтальных ходов, то растительность высотного пояса можно характеризовать в целом. Такой подход в своей основе сходен с общепринятым, когда дается характеристика растительности какого-либо местообитания путем обобщения выборочных описаний нескольких биогеоценозов, занимающих данные местообитания.

Построенная экологическая шкала ординации растительных сообществ позволяет судить об ареалах видов в рассматриваемой системе координат, учитывать породный состав сообществ, в которых они формируются, а также долю участия каждого сопутствующего им вида в создании растительного сообщества. Экологическая шкала дает возможность учесть характер зависимости обилия изучаемого вида растения от состояния экологических факторов. Все же вместе взятое позволяет интерпретировать особенности внутривидовой измен-

чивости в соответствии с конкретными координатами экологических факторов.

Шкала для ординации растительных сообществ Заилийского Алатау. В качестве примера применения предложенной выше методики рассмотрим региональную экологическую шкалу ординации растительных сообществ, построенную для северного макросклона хр. Заилийский Алатау (ущ. Когур-Булак).

Ущ. Когур-Булак расположено западнее самой высокой части хр. Заилийский Алатау – Талгарского горного узла с пиком Талгар, достигающего высоты 5000 м над ур. м. Вверху оно отделено пересекающими его гребнями гор от ущелий, по которым непосредственно происходит сток воздуха, охлажденного на вечных ледниках и снежниках.

В нижней части, там, где располагается пояс дикоплодовых лесов, рельеф ущелья становится более выположенным. Склоны (в основном небольшой крутизны и сильно вытянутые поперк основного хребта) плавно переходят в долину предгорий. Поэтому пояс плодовых лесов здесь сильно растянут – до 15 км и более, а под дикоплодовыми лесами заняты значительные площади. В силу этого высотно-климатическая изменчивость облика растительного покрова в нижней части гор происходит более плавно, чем в других частях хр. Заилийского Алатау.

Основой для построения экологической шкалы ординации растительных сообществ служили описания 7200 круговых учетных площадок площадью по 16 м², заложенных по 12 горизонтальным ходам, на следующих абсолютных высотах – 900, 1000, 1100, 1200, 1300, 1400, 1700, 1900, 2100, 2300, 2500, 2700 м над ур.м. На каждой из высот закладывали по 600 учетных площадок.

Построенная на базе этого материала региональная эмпирическая шкала ординации растительных сообществ представлена в табл. 5. В первом столбце шкалы даны градации возможного годового прихода прямой солнечной радиации на склоны. Градации устанавливались с шагом 30 ккал/см².г. Во втором столбце – абсолютные высоты местности. Для соответствующих координат абсолютной высоты местности и инсолируемости склонов указаны величины встречаемости ви-

Таблица 5. Региональная экологическая шкала ординации растительных сообществ Заилийского Алатау

ВГППСР, ккал/см ²	Высота, м над ур.м.,	Всгрчаемость видов деревьев и кустарников, %
1	2	3
	2700	<u>1Е.</u> 60Мж.,20Ж.,4Шп.
	2500	72Мж.,16Ж.,4Ш.,3Рб.
	2300	<u>53Е.</u> 26Мж.,21Ш.,13Ж.,8Рб.,5Ив.
	2100	<u>52Е.,40с.</u> 35Рб.,30Ш.,17Ив.,17Ж.,4Мл.
	1900	<u>28Е.,160с.</u> 40Ж.,32Шп.,32Мл.,16Рб.,4Тв.,
	1700	<u>36Е.,70с.</u> 29Мл.,29Ж.,14Брз.,14Ш.,7Брк.,7Кз.
	1400	<u>17Яб.,17Вз.,</u> 44Ш.,44Ж.,11Кз.
	1300	<u>8Аб.,8Брк.</u> 46Ш.,39Кр.,23Ж.
	1200	<u>26Брк.,12Аб.,4Яб.,4Кл.</u> 44Ж.,35Кр.,30Шп.,9Брб.,9Кз.
	1100	<u>89Брк.,56Аб.,11Яб.</u> 39Брб.,28Ж.,11Ш.,6Тв.,6Кз.
	1000	<u>54Аб.,49Брк.,14Кл.,8Вз.,6Яб.</u> 74Ш.,58Ж.,39Тв.,17Кур.,14Брб.,11Кз.,5Кр.
	900	<u>16Аб.,15Кл.,8Вз.</u> 100Ш.,62Тв.,31Кур.,15Ж.,8Кз.
	2700	<u>2Е.</u> 66Мж.,16Ж.,4Шп.,1Ив.

37,5-67,5

Продолжение табл. 5

1	2	3
	2500	<u>10Е.</u> 68Мж., 14Ж., 5Шп., 2Рб., ед. Ив.
	2300	<u>40Е.</u> 24Мж., 22Шп., 11Ж., 6Рб., 5Ив., 1Мл.
	2100	<u>36Е., 5Ос.</u> 41Шп., 2ОРб., 17Мл., 13Ив., 1ОЖ., 2Тв., 1Врз., 1Мж., 1См.
	1900	<u>20Е., 19Ос.</u> 40Шп., 38Мл., 28Ж., 21Рб., 8Ив., 2Тв., 1Брк., 1Яб., 1Брб.
	1700	<u>27Е., 17 Ос.</u> 28Мл., 26Шп., 2ОЖ., 7Кз., 6Брз., 4Рб., 2Яб., 3Тв., 1Брб., 1См.
	1400	<u>21Яб., 14Брк., 4Вз.</u> 25Шп., 1ОЖ., 4Кр.
	1300	<u>16Ос., 12Аб., 8Яб., 8Брк., 2Кл.</u> 43Шп., 18Ж., 16Кр., 2Кз.
	1200	<u>26Аб., 25Брк., 12Яб., 10Кл., 1Вз.</u> 30Ж., 21Кр., 14Шп., 12Брб., 10Кз.
	1100	<u>59Брк., 46Аб., 11Яб.,</u> 28Ж., 25Шп., 14Брб., 13Тв., 6Кр.
	1000	<u>45Брк., 21Аб., 6Вз., 5Кл., 1Яб.</u> 62Шп., 55Тв., 27Кур., 10Брб., 7Кз., 3Кр.
	900	<u>5Брк., 4Кл., 3Аб.</u> 90Шп., 40Тв., 18Кур., 3Кз., 2Ж.
	2700	<u>6Е.</u> 60Мл., 17Ж., 17Шп., 3См., ед. Рб.
	2500	<u>21Е.</u> 65Мж., 12Ж., 11Шп., 1Рб., 1Ив.

67,6-97,5

Продолжение табл. 5

1	2	3
	2300	<u>28Е.</u> 29Шп., 21Мж., 8Ж., 4Рб., 4Ив., 3Тв., 1Мл.
	2100	<u>23Е., 7Ос.</u> 54Шп., 8Ив., 6Рб., 6Тв., 5Мл., 5Ж., 3Кз., 1Мж.
	1900	<u>27Ос., 12Е., 1Яб.</u> 41Шп., 34Мл., 21Ж., 11Рб., 8Тв., 7Ив., 3Брб., 1См., ед., Кр.
	1700	<u>19Ос., 12Е., 1Брз.</u> 41Шп., 27Мл., 23Ж., 7Кз., 6Яб., 5Рб., 4Брк., 3Тв., 2Ив., 2Брб., 2Кр., ед. См.
	1400	<u>11Яб., 7Брк., 3Вз.</u> 61Шп., 6Ж., 2Кр.
	1300	<u>22Аб., 22Брк., 13Яб., 3Кл., 2Ос.</u> 49Шп., 29Кр., 20Ж., 10Брб., 7Кз., 1Тв., 1Кур.
	1200	<u>35Аб., 31Брк., 12Яб., 4Кл., 3Вз., 1Ос.</u> 29Шп., 29Кр., 25Ж., 8Брб., 4Кз., 3Тв., 2Кур.
	1100	<u>45Брк., 35Аб., 9Яб., 3Вз.</u> 51Шп., 28Ж., 20Тв., 6Брб., 3Кр., 2Кз.
	1000	<u>25Брк., 11Аб., 11Яб., 2Кл., 1Вз.</u> 71Шп., 44Тв., 27Ж., 2Брб., 2Кз.
	900	<u>4Кл., 3Брк., 1Аб., ед. Вз.</u> 50Шп., 40Тв., 7Кур., 3Ж., ед. Брб.
	2700	<u>8Е.</u> 48Мж., 21Ж., 14Шп., 3См.
	2500	<u>33Е.</u> 65Мж., 21Шп., 13Ж., 1Рб., ед. Ив.
	2300	<u>19Е., 5 Ос.</u> 51Шп., 23Тв., 14Мж., 7Ж., 2Кз., 2Рб., 1Ив.

97,6-127,5

127,6-157,5

1	2	3
127,6-157,5	2100	<u>25Е., 2 Ос.</u> 77Шп., 15Тв., 5Мж., 1Рб., 1Брк., 1Яб., 1Мл., 1Кр.
	1900	<u>29 Ос., 1Е.</u> 61Шп., 42Тв., 20Ж., 12Брб., 9Мл., 6Кэ., 2Брк., 2Мж., 1Рб., 1Кр.
	1700	<u>18 Ос., 3Е., ед. Брз.</u> 51Шп., 23Мл., 17Ж., 6Брк., 5Яб., 4Брб., 4Кэ., 3Тв., 2Кр.
	1400	<u>6Яб., 2Вз., 1Брк.</u> 75Шп., 3Кр., 3Брб., 2Ж., 1Тв., 1Кур.
	1300	<u>10Яб., 10Брк., 9Аб., 1Кл.</u> 78Шп., 15Ж., 14Кр., 5Кур., 4Тв., 3Брб., 1Кэ.
	1200	<u>27Аб., 26Брк., 11Яб., 3Кл., 1Вз.</u> 52Шп., 14Кр., 13Ж., 6Брб., 5Кур., 2Кэ., 1Вз.
	1100	<u>36Брк., 16Аб., 10Яб., 1Кл., 1Вз.,</u> 57Шп., 52Тв., 13Ж., 4Кр., 1Брб., 1Кэ.
	1000	<u>23Брк., 8Аб., 5Яб., 1Вз.</u> 64Шп., 59Тв., 14Ж., 2Кр., 1Кэ.
	900	<u>2Аб., 1Брк., ед. Яб. Кл., Вз.</u> 39Шп., 16Тв., 1Ж., ед. Кур., Кэ.
	157,6-187,5	2700*
2500		67Мж., 30Шп., 15Ж.
2300		<u>13Е., 5 Ос.</u> 85Шп., 45Тв., 11Мж., 9Ж., 1Кэ., 1Ив.
2400		<u>5 Ос., 2Е.</u> 79Шп., 31Тв., 11Мж.

1	2	3
157,6-187,5	1900	<u>4 Ос., 2Брк.</u> 87Шп., 69Тв., 16Ж., 13Кз., 11Брб., 5Мж., 2Яб., 2Мл., 2Кр., 1Ив., 1См.
	1700	<u>8 Ос., 8Брк.</u> 92Шп., 7Ж.
	1400	<u>5Яб., 4Аб., 4Вз., 3Брк.</u> 81Шп., 11Тв., 2Ж., 2Кур., 2Кр.
	1300	<u>6Аб., 6Брк.</u> 68Шп., 23Тв., 17Кур., 3Ж., 2Кр.
	1200	<u>15Брк., 14Аб., 5Яб., 1Кл.</u> 72Шп., 24Тв., 6Кур., 6Кр., 5Ж., 1Брб., 1Вз.
	1100	<u>26Брк., 11Аб., 4Яб.,</u> 65Тв., 57Шп., 9Ж., 5Кр., 3Брз.
	1000	<u>10Брк., Кл., Вз., Яб., Аб.</u> 50Тв., 30Шп., 1Ж., ед. Кз.
	900	7Шп., 5Тв., 1Кур.

Обозначения пород: Мж. - можжевельник; Шп. - шиповник; Ж. - жимолость; Тв. - гаволга; Кз. - кишеньник; Ив. - ива; Брб. - барбарис; Яб. - яблоня; Мл. - малина; Кр. - крушина; См. - смородина; Аб. - абрикос; Вз. - вяз; Брк. - боярышник; Е. - ель; Кур. - курчавка; Ос. - осина; Брз. - береза; Рб. - рябина.

дов в формирующихся в этих условиях растительных сообществах. В числителе дана встречаемость деревьев, в знаменателе - видов подлеска и кустарниковых пород.

Поясним на примере. Если в таблице шкалы ординации для градации радиации 37,5-67,5 ккал высоты 1300 м записано 8Аб., 8Брк.
46Ш., 39Кр., 23Ж., то это означает, что для

описываемого экологического адреса встречаемость растений по видам распределяется следующим образом: абрикоса обыкновенного – 8%, боярышника джунгарского – 8, шиповника широкошипового – 46, крушины ломкой – 39, жимолости гагарской – 23%. Сообщества такого состава и соотношения пород типичны для рассматриваемых экологических координат (сочетания абсолютной высоты местности и инсолируемости склона).

Материалы представленной шкалы ординации растительных сообществ говорят о том, что наиболее продуктивные и богатые по породному составу лесные сообщества пояса плодовых лесов формируются в диапазоне абсолютных высот 1000–1200 м над ур.м. Максимальная заселенность ценозов древесными породами отмечается на склонах северной ориентации в пределах высот 1000–1300 м над ур.м.

Как выяснилось, основными эдификаторами дикоплодовых лесов являются абрикос обыкновенный, боярышник джунгарский, яблоня Сиверса, клен Семенова. Подлесок представлен шиповником Беггера, ш. широкошиповым, барбарисом разноцветоножковым, жимолостью гагарской, ж. щетинистой, кизильником многоцветковым, курчавкой Мушкетова, крушиной ломкой, таволгой зверобоелистной.

К нижней (900 м) и верхней (1300 м) границам пояса наблюдается обеднение видового состава ценозов. В средней части пояса плодовых лесов (1100–1200 м над ур.м.) доминируют абрикос обыкновенный и боярышник джунгарский. Максимальный процент площади лесных сообществ (23–89%) б. джунгарский занимает в пределах 1000–1200 м. Здесь встречаемость данного вида боярышника закономерно снижается по мере продвижения от северных (45–89%) к южным склонам (10–26%). При увеличении высоты до 2100 м боярышник заселяет склоны южных ориентаций и является одной из сопутствующих пород подлеска в еловых лесах (1–2%).

Биоценозы, где встречаемость абрикоса обыкновенного свыше 25%, формируются на абсолютных высотах от 1000 до 1300 м. На склонах северных экспозиций высокое обилие абрикоса (45–56%) наблюдается в насаждениях на высоте 1000–1100 м. С увеличением высоты (1200–1300 м) наибольшая встречаемость абрикоса (25–36%) отмечается

уже на склонах северо-западной ориентации и свидетельствует о смещении экологического оптимума местообитаний а.обыкновенного в сторону более инсолируемых склонов западных и южных ориентаций.

Максимальное участие а.обыкновенного в формировании лесных сообществ характерно для местообитаний на высоте 1000 м (склон северной экспозиции). Встречаемость абрикоса здесь достигает 50%, он является доминирующим видом, отгесняя на второе место б.джунгарский. Роль главной лесобразующей породы а.обыкновенный выполняет и в ряде других природных ситуаций, однако в пределах пояса плодовых лесов абрикос не образует монодоминантных насаждений.

Анализ соотношения видов боярышника в растительных сообществах, где участвует данная порода, показал следующее. В районе исследований выявлено 3 вида боярышника: алтайского (спорадически), алма-атинского и джунгарского. В поясе плодовых лесов (1000-1300 м над ур.м.) максимум (36,8%) б.алма-атинского отмечен на склонах северо-восточной ориентации (ВППСР=67-97 ккал/см².год, высота 1300 м над ур.м.).

С повышением абсолютной высоты от 1000 м (склон северной ориентации, встречаемость 14%) до 1300 (склон северо-восточной ориентации, встречаемость 36%), до 1800 м (склон юго-восточной ориентации, встречаемость 76%) и инсолируемости склонов наблюдается закономерное возрастание доли б.алма-атинского в составе фитоценозов. На склонах южных ориентаций в поясе плодовых лесов (до 1400 м над ур.м.) б.алма-атинский не встречается. Анализ встречаемости обоих видов боярышника подтверждает имеющиеся сведения (Циновскис, 1971; Фам ван Ханг., 1976), что б.алма-атинский является более мезофильным видом и его распространение приурочено к местообитаниям с умеренными температурными условиями и повышенной влагообеспеченностью. Б. Джунгарский произрастает как на сырых и прохладных склонах северных экспозиций, так и на сухих и хорошо прогреваемых склонах юго-западных экспозиций и по-тому экологически более пластичен.

Построенная региональная модель позволяет не только увидеть все разнообразие имеющихся растительных сообществ пояса плодовых лесов и сочетаний представляющих их пород, но и выявить ряд важных закономерностей в соотношении этих пород в насаждениях. Обращает на себя внимание тот факт, что, например, обилие шиповника в подлеске с подъемом местности от нижних к верхним границам пояса плодовых лесов (по склонам с возможным годовым приходом радиации 37-127 ккал/см²) вначале остается высоким (встречаемость до 100%), в средней части пояса снижается до минимальных значений (встречаемость близка к нулю) и далее к верхней границе пояса вновь увеличивается (до 44% и более). Данное явление свидетельствует о наличии острой конкуренции между породами в средней части пояса плодовых лесов, о том, что в целом экологические условия в этой части наиболее благоприятны для большинства участвующих пород, что фитоценогический оптимум для некоторых из них сдвинут к верхней или нижней части пояса.

Изучение почвенных профилей в поясах дикоплодовых и темнохвойных лесов показало изменение мощности гумусовых горизонтов. Увеличение мощности прослеживается в направлении от наименее инсолируемых склонов северных экспозиций нижних высот к лучше прогреваемым местообитаниям южных экспозиций. Так, если на высоте 2100 м (67,5-97,5 ккал/см².год) гумусовый горизонт залегает на глубине 12-17 см, а подстилающая порода - на глубине 50 см и ниже, то на высоте 1700 м (127,6 - 157,5 ккал/см².год) гумусовый горизонт расположен на 118 см. При этом в лесных сообществах таких местообитаний ель заселяет лишь 3% площади, остальная часть приходится на осину (18%), боярышник (6%), яблоню Сиверса (5%) и кустарниковые виды. В целом в смешанных лесах формируются горно-лесные темновеселые выщелоченные маломощные почвы. Под насаждениями с преобладанием осины (1700-1900 м над ур.м.) на склонах восточной и западной ориентации образуются темно-серые лесные выщелоченные среднемощные почвы, а на склонах южной ориентации - чернозем обыкновенный выщелоченный мощный.

Под дикоплодовыми лесами формируются темно-серые лесные почвы и деградированные черноземы, под остепненными участками – типичные сероземы.

По отношению к северным склонам, где находит ограждение зональный характер изменений почвенного покрова, на более прогреваемых северо-восточных, северо-западных, восточных и западных склонах аналогичное состояние почвенного покрова и подобные типы почв приурочены к местоположениям, находящимся на 200–300 м выше.

В подпоясе смешанных (хвойно-лиственных) лесов заселенность площади растительных сообществ елью Шренка варьирует в очень широких пределах – 0 – 50%. Доля площади, занимаемой елью в насаждении, возрастает от нижней к верхней высотной границе подпояса, от хорошо прогреваемых к более холодным местоположениям. Параллельно с этим происходит обеднение породного состава древесного яруса и подлеска. Разнообразные по составу лесные сообщества (до 5 лесообразующих пород и 10 пород в подлеске) формируются в нижней части подпояса (1700 м над ур.м.). На склонах с возможным годовым приходом прямой солнечной радиации 97–157 ккал/см² при подъеме к верхней границе подпояса (2100 м над ур.м.) и уменьшении инсолируемости склонов (до 37–67 ккал/см²) формируются насаждения с древесным ярусом, представленным лишь елью и осиной, количество же пород в подлеске сокращается до 5. Аналогично происходит изменение и почв: от черноземов обыкновенных выщелоченных мощных (на нижних наиболее прогреваемых местоположениях подпояса смешанных лесов) до горно-лесных темноцветных выщелоченных маломощных почв с признаками избыточного увлажнения (на холодных местоположениях верхней части подпояса).

В пределах абсолютных высот – 1700–2100 м над ур.м. располагаются смешанные хвойно-лиственные леса с участием ели Шренка. Ель Шренка наиболее обильно представлена в растительных сообществах на абсолютной высоте 2100 м по склонам, где возможный годовой приход радиации составляет 37,5–67,5 ккал/см². Здесь елью заселено до 52% площади. В составе формируемых ею сообществ участвуют

осина (4%), рябина (35), ивы разных видов (17), в подлеске произрастают шиповник до 30, жимолость (17), малина (4).

Доля участия ели в сообществах закономерно уменьшается (до 36%) со снижением высоты местности и с увеличением теплообеспеченности склонов. Уже на высоте 2100 м на склонах, где возможный годовой приход прямой солнечной радиации составляет 127-157 ккал/см², формируются лесные сообщества, в которых ель занимает 25% площади, а на склонах с возможным годовым приходом прямой радиации 157-185 ккал/см² - 2%. Основную часть этих территорий (79%) занимают заросли шиповника и гаволги.

Выше 2100 м в составе древесного яруса растительных сообществ ель доминирует. Наиболее обильно в поясе хвойных лесов ель произрастает в насаждениях, на крутых склонах северной ориентации на высоте 2300 м над ур.м. (встречаемость до 63%), однако с увеличением абсолютной высоты местообитаний ель предпочитает занимать склоны южных, восточных и западных ориентаций: на высоте 2500 м ель на северных склонах единична, а на восточных и западных ее встречаемость равна 20-39%.

На высоте 2700 м заселенность биоценозов елью Шренка невелика. Даже в самых оптимальных для этой высоты условиях обитания ели встречаемость не превышает 10%, т.е. единицы состава насаждений. Вместе с тем, изменчивость встречаемости ее в ценозах по склонам различной инсолируемости характеризуется той же тенденцией, что и на высоте 2500 м: обилие ели в сообществах возрастает по мере увеличения инсолируемости.

На высоте 2700 м над ур.м. на склонах северных экспозиций (ВГПСПР=37-97 ккал/см².год) формируются арчовые сообщества с примесью шиповника и жимолости. Встречаемость арчи (можжевельник сибирский, м.ложноказацкий) при увеличении инсолируемости склонов уменьшается от 60-66% (37-67 и 97-127 ккал/см².год) до 33% (157-187 ккал/см².год). Встречаемость жимолости (ж.Карелина) составляет 16-20%, т.е. варьирует слабо. Встречаемость шиповника (ш.Альберга, ш.рыхлый) при прямой радиации от 37-127 ккал/см².год низкая - 4-7%, однако

с увеличением радиации быстро возрастает, и встречаемость шиповника при радиации 157-187 ккал/см²·год достигает 39%.

Интересно отметить, что на данной высоте в растительных сообществах находится большое количество подроста ели Шренка. При этом основная его масса имеет высоту ниже 50 см. Число особей подроста, превышающее 50 см высоты, резко падает, а взрослых особей ели совсем незначительное (табл. 6).

Таблица 6. Встречаемость взрослых особей и подроста ели Шренка в фитоценозах на высоте 2700 м над ур.м.,%

Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, ккал/см ²	Подрост всех высотных градаций	Подрост высотой более 50 см	Деревья
37,5-67,5	43	10	1
67,6-97,5	37	12	2
97,6-127,5	33	14	6
127,6-157,5	38	15	8
157,6-187,5	43	12	9

Из табл. 6 видно, что самые жесткие условия для развития ели создаются на наиболее холодных склонах с радиацией 37,5-67,5 ккал/см²·год, где гибнет большая часть подроста. Так, если общая заселенность площади с учетом встречаемости подроста различной высоты составила 43%, то процент встречаемости взрослых особей равен 1. Для наиболее прогреваемых склонов с радиацией 157,5 - 187,5 ккал/см²·год данное соотношение равно 43:9. Таким образом, имеет место почти восьмикратное отличие.

Материалы шкалы ординации позволяют выявить обилие видов и распределение их по местообитаниям с конкретными экологическими параметрами, при этом максимальная и минимальная встречаемость видов-эдификаторов указывает на оптимальные и пессимальные местообитания таких видов, местообитания их интенсивного возобновления. Выявление местообитаний с высокой и низкой встречаемостью видов

весьма важно для изучения внутривидовой изменчивости, так как еще Н.И.Вавилов подчеркивал, что наибольшее формовое разнообразие вида находится в центре его ареала; т.е. в местообитаниях, являющихся оптимальными для большинства внутривидовых таксонов (Вавилов, 1967).

Шкала ординации охватила широкий диапазон экологического разнообразия и растительных сообществ Закавказья. Для проверки надежности и возможностей использования ее как основы для изучения внутривидового разнообразия были собраны дополнительные данные обилия видов на 21 пробной площади, заложенных в пределах высот от 1000 до 2300 м над ур.м. Испытаниями были охвачены темно-хвойные и дикоплодовые леса. В задачи проверки разработанной шкалы входило выяснение надежности прогноза показателей встречаемости основных лесобразующих пород — ели Шренка, абрикоса обыкновенного и боярышника джунгарского.

Для этого на каждой пробной площади* закладывали по 100 круговых учетных площадок размером 16 м². По материалам описаний, сделанных на этих площадках, определяли процент встречаемости видов. Полученные фактические показатели встречаемости на пробных площадях сравнивали методом оценки разности средних для сопряженных выборок с прогнозируемыми по таким же координатам шкалы растительными сообществами. Под сопряженными парами понимаются результаты оценок встречаемости, полученные для одного и того же экологического адреса.

Результаты сопоставления фактических величин показателя встречаемости древесных пород и показателей их встречаемости, прогнозируемых по шкале, показывают, что первые несущественно отличаются от вторых (табл. 7).

Фактические величины критерия t -Стьюдента во всех случаях ниже табличных для 1%-го уровня значимости. Следовательно, для исследованных параметров прогноз по шкале ординации достаточно надежен.

* Характеристики пробных площадей, используемых для проверки модели, представлены в приложении № 2.

Таблица 7. Сравнение показателей встречаемости лесобразующих пород по данным пробных площадей и шкалы ординации

Сравниваемые показатели встречаемости	Кол-во сравниваемых сопряженных пар наблюдений	Средняя разность, %	Ошибка разности, ±	Критерий Стьюдента	
				фактический	табличный при 0,01% уровне
Абрикоса обыкновенного	17	8,1	4,3	1,9	2,9
Боярышника джунгарского	19	2,5	4,9	0,5	2,9
Ели Шренка	4	14,2	7,7	1,8	5,8

Таким образом, построенная шкала ординации позволяет довольно легко ориентироваться в разнообразии растительных сообществ, в высотно-поясных изменениях их видового состава, в соотношениях обилия представленных видов и даже в таких вопросах, как вероятный характер взаимодействия их. Эта информация необходима при организации и выполнении исследований внутривидовой изменчивости растений и при анализе их результатов. В этой связи мы и перейдем к рассмотрению основных аспектов использования шкалы ординации для исследования внутривидовой изменчивости обитающих в горах растений.

Глава 4

НЕСТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Прежде чем перейти к глубоким, трудоемким и длительным стационарным исследованиям изменчивости растений в природных сообществах, следует выяснить общую картину экологической изменчивости структуры ценопопуляций. Получение таких данных важно и само по себе как необходимая часть научных сведений о растениях. Вместе с тем проведение этих исследований позволит правильно ориентироваться в подборе ключевых участков для стационарных исследований. Ниже мы рассмотрим те методические особенности нестационарных исследований экологической изменчивости фенотипической структуры ценопопуляций, которые обусловлены принятым нами подходом к экологической ординации растительных сообществ.

Методика сбора и обработки материала исследований.
Нестационарные исследования экологической изменчивости фенотипической структуры ценопопуляций могут быть использованы в том случае, когда изучаемые формы растений выделяются уверенно и быстро. При этом условии можно достаточно точно и при минимальных затратах труда и времени собрать материал, характеризующий долю участия форм растений в сообществах из различных местообитаний. Поскольку за основу ординации нами принят подход, рассмотренный в предыдущей главе, то необходимо, чтобы и ме-

Форма № 2

Горизонтальный ход на ..., м над ур.м.

Лесной массив

Учетная площадь- склона, ° ка, №	Крутизна склона, °	Вид растения
		Форма растений *

тодика сбора материала для изучения фенотипической структуры ценопопуляций была согласована с методикой построения шкалы ординации сообществ.

В этой связи для исследований сначала подбирается лесной массив, расположенный в районе, для которого строилась шкала ординации растительных сообществ, и имеющий естественно сформированные растительные сообщества. Через него по горизонталям при помощи высотомера анероидного типа прокладываются горизонтальные ходы, где в полурандемизированном или в случайном порядке закладываются учетные площадки (16 м²). По каждому горизонтальному ходу желательнее набрать столько учетных площадок, чтобы встречаемость каждой изучаемой формы растения определялась статистически достоверно (см. приложение 3-7). Фиксируется порядковый номер каждой из учетных площадок, номер горизонтального хода, определяются азимут и крутизна склона, наличие или отсутствие особей изучаемого вида, форма растений, которой представлен изучаемый вид на учетной площадке, данные записываются по форме № 2.

При работе одновременно с несколькими видами растений можно накапливать исходный материал по всем встречающимся видам. Работы по выявлению формовой структуры ценопопуляций могут быть совмещены со сбором материала для построения шкалы ординации растительных сообществ, что позволит сэкономить затраты труда и времени, а также добиться максимальной достоверности анализа результатов на основе шкалы ординации сообществ.

Далее по каждому горизонтальному ходу производится

Форма № 3

Горизонтальный ход на . . . >

м над ур.м.

Градации возможного годового прихода прямой сол- нечной радиации, ккал/см ² . год	Всего учет- ных площа- док, шт.	Распределение по формам		
		1 форма		
		Кол-во за- нятых фор- мой площа- док	Встреча- емость, %	5% довери- тельный ин- тервал встре- чаемости

сортировка учетных площадок по принятым при построении шкалы ординации градациям инсоляционной экспозиции склонов с величиной возможного годового прихода прямой солнечной радиации, рассчитываемой по азимуту и крутизне склона.

Запись результатов сортировки ведется методом точкования по форме № 3.

Затем составляют сводные таблицы, в которых отражается соотношение долей встречаемости изучаемых форм растений в обобщенном пространстве координат абсолютной высоты и инсоляционной экспозиции склонов. Так как данные таблицы составляются по той же схеме, что и шкала ординации растительных сообществ (см. гл. 3), то последние удобно использовать для обсуждения результатов полученных исследований.

Одновременно со сбором данных по встречаемости форм растений можно исследовать соотношение количества особей вида по формам. Для этого на закладываемых учетных площадках следует учитывать также и количество особей встреченной формы растения. В дальнейшем учетные площадки сортируются в зависимости от градации прихода радиации и абсолютной высоты горизонтальных ходов. Запись ведется по форме № 4.

На основании данных таких таблиц рассчитывается доля числа особей каждой формы растения от всего количества обследованных особей вида, определяемого как сумма особей, найденных на всех учетных площадках вместе при данной

Форма № 4

Абсолютная высота горизонтального хода, м над ур.м.	Форма изучаемого вида	Возможный годовой приход прямой солнечной радиации на склон, ккал/см ² · год				
		от до				
		Статистические характеристики средней оценки числа особей по формам растений				
		Кол-во особей, шт.	P	S	V_p	S_p
	1					
	2					
	3					
					
					
	Всего зафиксированных особей вида					

высоте и инсоляционной экспозиции склона. Для этой доли устанавливаются дисперсия, ошибки среднего, рассчитывается 5%-ный доверительный интервал доли.

В итоге получаем необходимые данные для анализа и обсуждения соотношения числа особей и встречаемости разных форм изучаемых видов растений как для высотных поясов в целом, так и для конкретных типов растительных сообществ.

Примеры из исследований структуры ценопопуляций ели Шренка. Литературные данные свидетельствуют о большом разнообразии ели Шренка – главной лесообразующей породы хвойных лесов Тянь-Шаня. Ряд ее форм (в особенности по типу ветвления) существенно различается продуктивностью. Вместе с тем вопрос о соотношении форм в насаждениях разработан слабо.

В задачу наших исследований входило выяснение экологических закономерностей естественной изменчивости соотношения разных форм ели по типу ветвления (гребенчатый, компактный, плосковетвистый) и по форме кроны (колонновидной, конусовидной) в смешанных лесах Центрально-Зайлийского лесорастительного района Тянь-Шаня. Объектом исследований являлись смешанные хвойно-лиственные леса

ущ.Котур-Булак, расположенные в диапазоне высот 1700-2100 м над ур.м. средней части хр.Заилийский Алатау.

Через лесной массив ущ.Котур-Булак проложили горизонтальные ходы (на высотах 1700, 1900 и 2100 м над ур.м.), по которым на учетных площадках размером 16 м² (600 шт. на каждом горизонтальном ходе) определяли инсоляционную экспозицию местоположения (в величинах возможного годового прихода прямой солнечной радиации), форму ели, подсчитывали их количество, оценивали встречаемость форм ели Шренка.

Особенности количественного соотношения особей разных форм ели в смешанных насаждениях Центрально-Заилийского лесорастительного района Тянь-Шаня могут быть показаны на примере материалов обследования лесов, расположенных в ущ.Котур-Булак в диапазоне абсолютных высот 1700-2100 м над ур. м. на склонах северной (крутизной 10-25°), северо-восточной и северо-западной (крутизной 15-35°), восточной и западной (крутизной 35-50°) ориентаций, характеризующихся возможным годовым приходом прямой солнечной радиации в пределах 97-127 ккал/см².

Согласно материалам шкалы ординации растительных сообществ Заилийского Алатау в лесах нижней части подпояса смешанных хвойно-лиственных лесов (на высоте 1700 м) основными лесообразующими породами являются осина (встречаемость 19%), ель Шренка (12), яблоня (6), боярышник (4), береза (1), в подлеске - шиповник (41), малина (27), жимолость (23), кизильник (7), рябина (5), таволга (3), ива (2), барбарис (3), крушина (1), смородина единично*. Живой напочвенный покров имеет проективное покрытие 90%, средняя высота растений 40 см, сформирован на 80% злаками (ежа, тимофеевка, мятлик), морковником, единично участвуют аконит, горошек, крапива, герань, василистник, папоротник. Почвы здесь темно-серые лесные средне-мощные, развивающиеся на лёссовидных суглинках, залегаю-

*Так как на каждой учетной площадке могут встречаться 2 и более видов, то сумма процентов встречаемости всех видов может быть выше 100.

ших на глубине 76–84 см. Верхний слой задернован на глубину 12 см, гумусовый горизонт располагается на глубине 12–27 см.

В верхней части подпооя хвойно-лиственных лесов (2100 м) основные лесообразующие породы – ель Шренка (23%) и осина (7), в подлеске – шиповник (54), ива (8), таволга (6), рябина (6), малина (5), жимолость (5), кизильник (3), можжевельник (1). Напочвенный покров имеет проективное покрытие 70%, представлен мятликом, тимофеевкой, геранью, подмаренником, чиной, боршевиком, полынью, аконитом, морковником, горошком, василистником, средняя высота растений 40 см. В данной части высотно-климатического подпооя формируются темно-серые лесные среднемош-ные почвы на делювии гранита, расположенном на глубине 60 см и более. Гумусовый горизонт размещается на глубине 9–38 см. Лесная подстилка имеет мощность до 9 см. В обоих случаях почвы некарбонатные.

Результаты оценки соотношения количества особей разных форм ели в насаждениях представлены в табл. 8, данные которой позволяют вывести следующие закономерности.

1. В смешанных лесах преобладают деревья с конусовидной формой кроны и компактным типом ветвления.

2. Доля деревьев с плоским типом ветвления (до 25%) и деревьев с колонновидной формой кроны (до 14%) в разных насаждениях отличается несущественно.

3. В нижней части подпооя доля деревьев с компактным типом ветвления в среднем на 36% больше, а деревьев с гребенчатым типом ветвления на 21% меньше, чем в верхней его части (разность существенна на 5%-ном уровне).

Таким образом, в пределах смешанных (хвойно-мелколиственных) лесов узкой экологической амплитудой характеризуются формы ели с компактным и гребенчатым типом ветвления. Особи с компактным типом приурочены к нижней части подпооя, а с гребенчатым – к верхней. Формам ели с конусовидной и колонновидной кроной, а также с плоским типом ветвления в подпоое хвойно-мелколиственных лесов Заилийского Алатау свойственна большая экологическая валентность. Однако в сообществах обильнее представлены особи с конусовидной формой кроны.

Таблица 8. Соотношение количества особой разных форм ели Шренка в насаждениях нижней и верхней части подпояса смешанных лесов

Форма	Доля участия деревьев разных форм в насаждениях, %				Разность средних долей	t факт.	t табл. 0,05
	2100 м над ур.м.		1700 м. над ур.м.				
	средняя доля	95% доверительные интервалы	средняя доля	95% доверительные интервалы			

По типу ветвления:

компактная	50,0	39,7-60,3	85,7	69,7-100,0	35,7	3,9	2,0
гребенчатая	35,3	25,0-45,6	14,3	0-30,3	21,0	2,3	2,0
плосковет- вистая	14,7	4,5-25,0	0,0	--	14,7	1,6	2,0

По форме кроны:

конусовидная	94,1	86,0-100,0	85,7	69,7-100,0	8,4	1,0	2,0
колонновидная	5,9	0-14,0	14,3	0-30,3	8,4	1,0	2,0

Таблица 9. Встречаемость форм ели в зависимости от абсолютной высоты и инсолируемости склонов (ущелья Прямое, Котур-Булак, Бутаковка), %

Высота, м над ур.м.	Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, на /склон, ккал/см ² · год	
	37,5-67,5	67,6-97,5
2100	$\frac{9\text{Кмп.}, 4\text{Гр.}}{9\text{Кнс.}, 4\text{Клн.}}$	$\frac{9\text{Кмп.}, 6\text{Пл.}, 2\text{Гр.}}{13\text{Кнс.}, 4\text{Клн.}}$
1900	$\frac{12\text{Гр.}, 12\text{Пл.}, 8\text{Кмп.}}{28\text{Клн.}, 8\text{Кнс.}}$	$\frac{12\text{Кмп.}, 4\text{Гр.}}{11\text{Кнс.}, 4\text{Клн.}}$
1700	$\frac{14\text{Кмп.}, 7\text{Гр.}}{14\text{Кнс.}, 7\text{Клн.}}$	$\frac{16\text{Кмп.}, 1\text{Гр.}, 1\text{Пл.}}{18\text{Кнс.}, 1\text{Клн.}}$
		$\frac{6\text{Кмп.}, 2\text{Гр.}}{6\text{Кнс.}, 1\text{Клн.}}$
		$\frac{6\text{Кмп.}, 2\text{Пл.}, \text{едГр.}}{11\text{Кнс.}, 1\text{Клн.}}$
		$\frac{8\text{Кмп.}, 2\text{Гр.}, 2\text{Пл.}}{10\text{Кнс.}, 4\text{Клн.}}$
		$\frac{3\text{Кмп.}, 1\text{Гр.}}{3\text{Кнс.}, 1\text{Клн.}}$

Примечание. Здесь и далее: Кмп. — компактная; Гр. — гребенчатая; Пл. — плоско-ветвистая; Кнс. — конусовидная; Клн. — колонновидная формы ели.

Изучение закономерностей встречаемости разных форм ели Шренка (по типу ветвления — гребенчатый, компактный плосковетвистый и форме кроны — колонновидная, конусовидная) позволило установить следующее. Встречаемость особей разных форм ели в лесных сообществах связана с высотной-климатической поясностью и инсолированностью склонов. Так, например, в нижней части подпооя смешанных лесов (1700 м) на склонах восточной и западной ориентации чаще встречаются деревья с компактным типом ветвления и конусовидной кроной. На этой же высоте, но на склонах северной ориентации возрастает встречаемость деревьев с гребенчатым типом ветвления и колонновидной кроной (табл. 9).

Все формы ели Шренка максимально полно представлены в насаждениях, расположенных по крутым северным склонам на абсолютной высоте 1900 м. На высоте 2100 м над ур.м. на хорошо прогреваемых пологих склонах восточной и западной ориентации встречаются главным образом деревья с плосковетвистой конусовидной кроной.

Анализ полученных данных позволит выявить общие закономерности природной изменчивости во встречаемости и соотношении числа особей различных форм ели Шренка (табл. 10). Установлено, что в пределах высотной-климатического подпооя чистых хвойных лесов (2300-2500 м над ур.м.) в ценопопуляциях ели Шренка преобладают деревья с гребенчатым (до 60-65%) или компактным (до 83) типом ветвления и конусовидной формой кроны (80-100%). На высоте 2300 м над ур.м. с увеличением инсолируемости склонов (от 37 до 157 ккал/см² год) в ценопопуляциях, формируемых елью Шренка, количество особей с гребенчатым типом ветвления возрастает (от 22 до 61%), с компактным типом ветвления — уменьшается (от 83 до 15). На высоте 2500 м над ур.м. (т.е. с поднятием местности) количество особей с гребенчатым типом ветвления составляет 52-65%, (так как варьирование слабо связано с изменением степени инсолируемости склонов, а число особей с компактным типом ветвления в ценопопуляциях, расположенных на более инсолируемых склонах, уменьшается. В ценопопуляциях ели Шренка обследованного подпооя (2300-2500 м над ур.м.)

менее всего представлены особи с плоским типом ветвления (5-23%) и с колонновидной формой кроны (6-17%).

На абсолютной высоте 2700 м над ур.м. характер природной изменчивости встречаемости в биоценозах форм ели Шренка зависит от степени инсолируемости местообитаний (табл. 11).

Таблица 11. Встречаемость форм ели Шренка в биоценозах на высоте 2700 м над ур.м., %

Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, ккал/см ² . год	Тип ветвления	Форма кроны
37,5-67,5	5Кмп., 2Гр.	6Кнс.
67,5-97,5	5Кмп., 2Гр., 1Пл.	6Кнс.
97,5-127,5	8Кмп., 2Пл., 1Гр.	10Кнс.
127,5-157,5	13Кмп., 6Гр., 2Пл.	15Кнс.
157,5-187,5	11Гр., 2Кмп., 1Пл.	17Кнс.

Здесь соотношение особей разных форм весьма специфично: в сообществах преобладают особи с конусовидной формой кроны (абсолютное большинство) и компактным типом ветвления. Лишь на наиболее инсолируемых склонах (157-187 ккал/см² . год) начинают доминировать особи с гребенчатым типом ветвления (11%). Меньше всего в насаждениях особей с плоским типом ветвления (1-2%). Встречаемость особей формы ели с гребенчатым типом ветвления на склонах с радиацией 37-127 ккал/см² . год сначала низкая - 2%, затем она увеличивается до 11%. При радиации 157-187 ккал/см² . год встречаемость особей с компактным типом ветвления снижается до 2%.

Таким образом, результаты, полученные при исследовании ели Шренка по предлагаемой методике, говорят о том, что она может быть использована для выявления природных закономерностей разнообразия и соотношения форм растений, представляющих вид, внутри ценопопуляций в зависимости от основных экологических факторов, действующих в горах. Одновременно с этим материалы таких исследований позво-

ляют предварительно оценить диапазон экологической валентности изучаемых форм. Рекомендуемая методика сравнительно нетрудоемка, доступна, не требует специальной подготовки исполнителей. Сбор материала по ее программе может производиться одновременно со сбором материала для построения региональных шкал ординации растительных сообществ. Исследованиями по данной методике за короткий срок могут быть охвачены весьма крупные районы. Названные преимущества позволяют рекомендовать предлагаемую методику для широкого внедрения в практику.

Глава 5

СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В МОДЕЛЬНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

Стационарные исследования изменчивости растений в растительных сообществах позволяют получить наиболее полные научные данные, как правило, лишь в том случае, если были выбраны типичные (ключевые) участки растительности. Выбор ключевых участков особенно сложен в горах, где высокая изменчивость условий обитания очень тесно связана с рельефом местности. Поэтому для обоснования и подбора ключевых участков целесообразно использовать материалы экологических шкал ординации сообществ. Как показал М.А.Проскуряков (1983), такие шкалы характеризуют природную заселенность площади растительными видами, складывающуюся в результате влияния климата, взаимодействия видов растений и почвообразовательных процессов. При помощи шкал можно обоснованно дифференцировать природное разнообразие состава и соотношения видов, с которыми коррелируют многие из основных параметров биоценозов, почвообразующие процессы, микроклимат, жизнедеятельность зоо-населения и др. Использование региональных эмпирических шкал ординации позволяет подобрать в природе то минимальное количество ключевых участков, которое даст возможность с достаточной полнотой охватить исследованиями основное разнообразие растительных сообществ; выявить и объяснить характер экологической изменчивости видов растений в диапазоне их экологического ареала; обоснованно ин-

терполировать полученные на ключевых участках результаты исследований внутривидовой изменчивости растений на всю совокупность природного разнообразия формируемых ценопопуляций.

Методика обоснования и подбора ключевых участков.

При обосновании ключевых участков могут преследоваться две цели: 1) исследование внутривидовой изменчивости растений, участвующих в формировании растительных сообществ, когда изменчивость вида и образование его внутривидовых форм протекают в условиях различных биоценогических сред и 2) изучение изменчивости растений в диапазоне всего экологического ареала вида. В соответствии с поставленными целями в первом случае должны подбираться ключевые участки в пределах тех координат экологической шкалы ординации растительности, где имеются растительные сообщества, фитоценозы. Во втором случае сетью ключевых участков должны полностью охватываться также и другие местоположения, где изучаемый вид присутствует хотя бы фрагментарно.

Для того, чтобы легче ориентироваться в решении этих задач, следует использовать оценки встречаемости совокупности лесообразующих пород. Образование лесных фитоценозов и взаимное влияние деревьев друг на друга начинают обнаруживаться уже при уровне встречаемости лесообразующих пород свыше 40% (Проскуряков, 1983).

Рассмотрим пример решения задачи по определению экологических координат и характеристики ключевых участков при изучении внутривидовой изменчивости абрикоса обыкновенного в ценопопуляциях лесных сообществ хребта Заилийского Алатау. Исходные данные представлены в табл.12. Ориентируясь на встречаемость абрикоса, можно определить границы экологических координат местности, занимаемые видом в условиях хребта Заилийского Алатау.

Экологический ареал абрикоса обыкновенного и боярышника джунгарского в поясе плодовых лесов Заилийского Алатау оказывается более широким, чем действительные экологические границы лесных сообществ (где встречаемость совокупности лесообразующих пород свыше 40%) (Кокорева, 1984; Проскуряков, Пусурманов, 1984). Поэтому для изу-

Таблица 12. Встречаемость абрикоса и всей совокупности лесообразующих пород в Заилийском Алагау

Высота, м над ур.м.	Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, ккал/см ² .год				
	37,5- 67,5	67,6- 97,5	97,6 127,5	127,6- 157,5	157,6- 187,5
1400	$\frac{0}{33}$	$\frac{0}{39}$	$\frac{0}{20}$	$\frac{0}{9}$	$\frac{4}{13}$
1300	$\frac{8}{15}$	$\frac{12}{41}$ (7)	$\frac{25}{56}$ (1)	$\frac{9}{26}$	$\frac{6}{12}$
1200	$\frac{13}{35}$	$\frac{26}{53}$	$\frac{35}{67}$ (2)	$\frac{27}{51}$ (6)	$\frac{14}{31}$
1100	$\frac{56}{100}$ (3)	$\frac{46}{86}$	$\frac{35}{64}$	$\frac{16}{50}$	$\frac{11}{40}$
1000	$\frac{54}{100}$ (4)	$\frac{21}{86}$	$\frac{11}{64}$ (5)	$\frac{8}{27}$	$\frac{Ед.}{10}$
900	$\frac{15}{38}$	$\frac{3}{11}$	$\frac{1}{6}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{0}{0}$

Примечание: В числителе приведены данные по встречаемости абрикоса, в знаменателе - всей совокупности лесообразующих пород; в скобках указан номер и положение ключевого участка.

чения внутривидовой изменчивости абрикоса в ценопопуляциях лесных биогеоценозов следует подбирать меньшее количество ключевых участков. В целом для решения поставленной задачи достаточно иметь 7 ключевых участков, расположенных так, как показано в табл. 12. Тогда результаты выполненных исследований могут быть интерполированы в пределах всего поля экологических координат местности, занимаемой лесными ценопопуляциями абрикоса. Интерполяция данных может быть выполнена не только для центральных граф экологической шкалы ординации растительных сообществ, но и для пери-

ферийных границ графического поля экологических координат лесных сообществ. Аналогичным способом может быть решена задача определения координат ключевых участков при изучении внутривидовой изменчивости абрикоса в пределах всего экологического ареала данного вида. Для этого, вероятно, потребовалось бы 9 ключевых участков.

Следующим этапом работы должно быть определение формулы состава растительных сообществ и соотношения обилия участвующих в них видов.

Вычислив параметры ключевых участков, подбирают их в натуре. Вначале путем рекогносцировочного изучения местности намечаются растительные сообщества, характеристика которых близка к модельной. При этом нужно стремиться к тому, чтобы подбираемые участки имели координаты, средние для тех градаций, высот и прихода радиации, которые представляют. После рекогносцировочного обследования производится закладка временных пробных площадей для получения более точной характеристики растительных сообществ.

Оценка параметров растительных сообществ на временных пробных площадях выполняется по той же методике, что и для контрольных пробных площадей, закладываемых в целях испытания экологической шкалы ординации сообществ. После закладки временных пробных площадей и уточнения характеристики растительных сообществ производится сопоставление фактически полученной встречаемости видов с модельной, определяемой по шкале ординации. Для этого можно использовать методику, предложенную в 1920 г. H.A.Gleason. Согласно ей, сходство устанавливается на основе сопоставления относительных величин встречаемости видов, формирующих растительное сообщество. При этом сумма встречаемости всех видов в сообществе принимается за 100%, затем вычисляется процент, характеризующий относительную встречаемость каждого вида от суммы встречаемости всех видов в фитоценозе. После этого при сравнении двух описаний растительных сообществ для каждого вида выписывается меньшая относительная встречаемость и эти величины встречаемостей суммируются. Сумма величин наименьших и относительных встречаемостей дает нам коэффициент сходства, выраженный в процентах (Василевич, 1969). Запись данных ведется по форме № 5.

Форма № 5

Вид	Встречаемость				наименьшая относительная
	абсолютная		относительная		
	по шкале ординации	в натуре	по шкале ординации	в натуре	

При оценке степени сходства растительности в фактически подбираемых и модельных сообществах следует иметь в виду, что характеристики встречаемости растений (как для шкалы ординации, так и при подборе ключевых участков) даются с учетом границ доверительных интервалов для генеральной средней в пределах $\pm 10\%$ долей встречаемости. Увеличивать точность исследований не имеет смысла, так как для исследований принято считать достаточной оценку с ошибкой до единицы состава растительных сообществ. С другой стороны, естественные пределы варьирования обилия вида в сообществе тем выше, чем дальше этот вид стоит в иерархии эдификаторов растительного сообщества. Отсюда следует, что при подборе ключевых участков в натуре их отличия от модельных по характеристике обилия субдоминантных и ингредиентных видов растений могут оказаться более существенными, чем отличия в отношении обилия основных эдифицирующих видов.

Вслед за подбором ключевых участков на них закладываются постоянные пробные площади. Порядок и объем работ по их закладке общеизвестен. Рассмотрим несколько примеров из исследований, выполненных нами для абрикоса обыкновенного и боярышника джунгарского.

Исследование структуры ценопопуляций абрикоса. Как было показано выше, для исследования внутривидовой изменчивости абрикоса обыкновенного в ценопопуляциях пояса дикоплодовых лесов достаточно иметь 7 ключевых участков. Экологические координаты этих участков наглядно иллюстрируются габл. 12. Характеристика состава и обилия видов модельных растительных сообществ для ключевых участков

может быть получена по шкале ординации (см. табл. 5). Попутно отметим, что основные закономерности распределения боярышника джунгарского и абрикоса в целом сходны. Поэтому одни и те же ключевые участки могут быть одновременно использованы для изучения изменчивости обоих видов.

С учетом придержек для выделения ключевых участков и общепринятых методических требований (Корчагин, 1964; Полевая геобоганика, 1964) было заложено и описано 7 постоянных пробных площадей в районе уш. Когур-Булак (рис. 9). Материалы по картированию растительности на пробных площадях представлены на рис. 10-13. Краткая характеристика пробных площадей приводится ниже.

Пробная площадь 1. Расположена на северо-западном склоне на высоте 1300 м над ур.м. Крутизна 40-43°. Возможный приход прямой солнечной радиации 106,5 ккал/см². год. Растительность: абрикосово-боярышниковый лес с примесью клена Семенова и яблони Сиверса. Состав древостоя по встречаемости: 5Аб., 2Брк., 2Яб., 1Кл.; по количеству стволов: 8Аб., 2Брк., ед.Кл. Состав подлеска по встречаемости: 3Кр., 2Жм., 2Шп., 2Брб., 1Кз.

Бонитет древостоя II; полнота 0,7, количество деревьев на 1 га 550 шт, в том числе абрикоса - 428, боярышника - 94, яблони - 3, клена - 25 шт.

Средний возраст абрикоса - 45 лет, боярышника - 60, яблони - 25 лет. По высоте из древесных пород доминирует абрикос (средняя высота 6,4 м). Средняя высота боярышника 6,5 м. Кроны абрикоса и боярышника образуют сомкнутый плотный полог.

Подлесок составляют в основном кусты крушины, образующие значительные куртины. Жимолость и шиповник, произрастающая под пологом крупных деревьев, угнетены.

Подрост лесобразующих пород в незначительном количестве находится в местах с более редким древостоем. Преобладает подрост боярышника (8,21% Брк., 1,93 Абр).

Травяной покров изрежен, встречаются бузульник, недотрога, аспарагус, мяглик, зверобой, зопник, полынь, колокольчик.

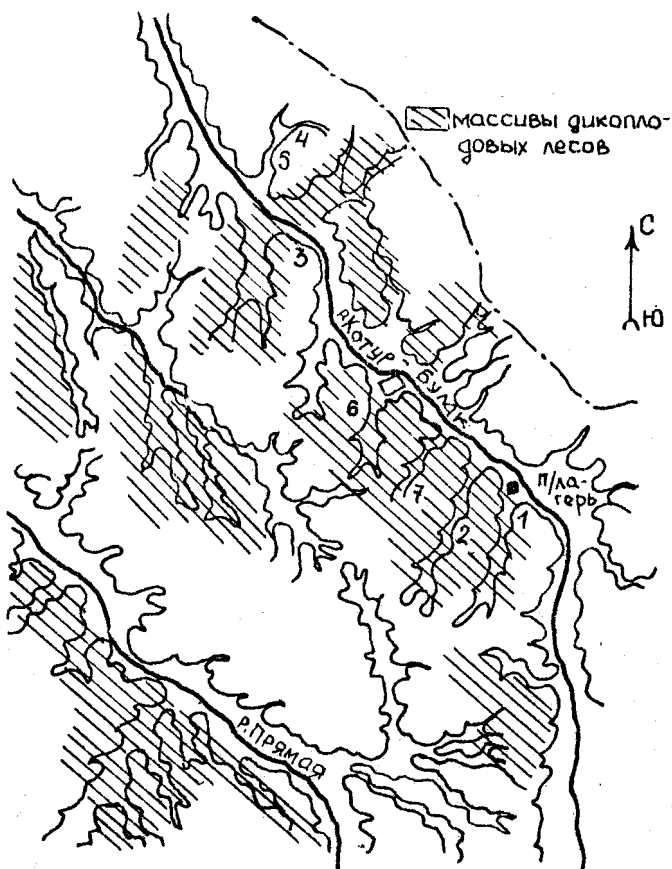
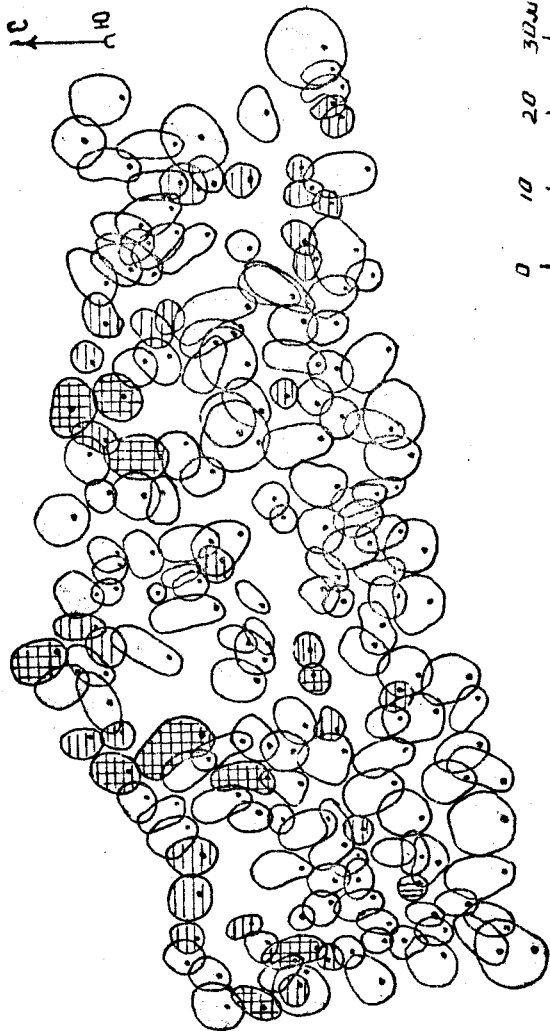


Рис. 9. Схема района исследований в поясе дикоплодных лесов (ущ.Котур-Булак). Цифрами обозначены пробные площади. М 1:10000

Почвы - выщелоченные черриземы, маломощные. Гумусовый горизонт составляет 0-21 см, вскипание от НС1 отмечено с глубины 21 см, с глубиной увеличивается. Материнская порода - лёссовидные суглинки, залегает на глубине 109 см.

Пробная площадь 2. Расположена на северо-западном склоне на высоте 1200 м над ур.м., Крутизна 40-42°. Возможный приход прямой солнечной радиации 112,5 ккал/см².год. Растительность: абрикосово-боярыш-

α



б

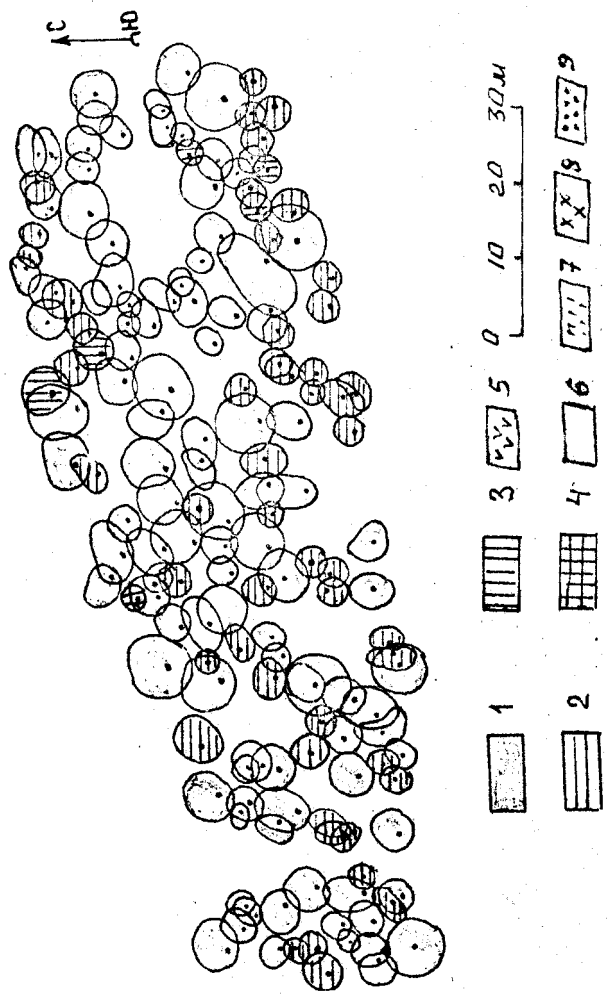


Рис. 10. Схема размещения лесобразующих пород на пробных площадях 1 (а), 2 (б). Здесь и далее: 1 - абрикос обыкновенный; 2 - боярышник джунгарский; 3 - яблоня Сиверса; 4 - клен Семенова; 5 - вяз; 6 - ель Шренка; 7 - осина; 8 - рябина гаянская; 9 - ива козья

никово-яблоневый лес. Состав древостоя по встречаемости: 5 Аб., 4 Брк., 1 Яб., ед. Кл.; по количеству стволов: 6 Аб., 3 Брк., 1 Яб. Состав подлеска по встречаемости: 5 Кр., 3 Жм., 1 Брб., 1 Шп.

Бонитет древостоя II; полнота 0,5, количество деревьев на 1 га - 614 шт., из них абрикоса - 370, боярышника - 192, яблони - 52 шт.

Средний возраст абрикоса 40 лет, боярышника - 40, яблони - 30 лет. Средняя высота абрикоса 7,1 м, боярышника - 5 м, яблони - 4,5 м.

Растения, составляющие подлесок, хорошо развиты, иногда образуют куртины (крушина, барбарис).

Травяной покров представлен мятликом, бузульником, польнью, крапивой, василистником, различными злаками.

Почвы - выщелоченные маломощные черноземы. Гумусовый горизонт составляет 0-15 см, вскипание от НС1 отмечено с глубины 15 см, с глубиной увеличивается. Материнская порода представлена лёссовидными суглинками, залегающей на глубине 120 см.

Пробная площадь 3. Расположена на северном склоне на высоте 1100 м. Кругизна 41-43°. Возможный приход прямой солнечной радиации 54,0 ккал/см²·год. Растительность: боярышничково-абрикосовый лес. Состав древостоя по встречаемости: 4 Аб., 4 Брк., 1 Кл., 1 Яб.; по количеству стволов: 6 Брк., 2 Аб., 1 Кл., 1 Яб. Состав подлеска по встречаемости: 4 Жм., 2 Кр., 2 Брб., 2 Шп.

Бонитет древостоя I; полнота 0,4. Количество деревьев на 1 га 591 шт., из них абрикоса - 94, боярышника - 369, яблони - 69, клена - 59 шт. Средний возраст абрикоса - 60 лет, боярышника - 30, яблони - 80 лет. Средняя высота абрикоса - 8,8 м, боярышника - 5,1, яблони - 8 м.

Травяной покров представлен злаками, геранью, чистотелом, купинной, недогрой, фиалкой, подмаренником, пузырником, папоротником, зверобоем, василистником, перловником, колокольником. Травостой местами обильный.

На северо-восточной части площади преобладает средневозрастной древостой из боярышника джунгарского и отдельных деревьев абрикоса и яблони. В подлеске много крупных

кустов крушины и барбариса. Юго-западная часть занята разреженным древостоем из старых крупных деревьев яблони и абрикоса; здесь подлесок почти отсутствует, травяной покров обильный.

Из подроста древесных пород доминирует подрост боярышника - 26,15%, подрост абрикоса составляет всего 103%.

Почвы - темно-серые лесные карбонатные. Вскипание обнаруживается с 27 см, с глубиной возрастает. Гумусовый горизонт составляет 0-23 см. Материнская порода - лёссовидные суглинки, залегает на глубине 103 см.

Пробная площадь 4. Расположена на северном склоне на высоте 1000 м над ур.м. Кругизна 50-52°. Возможный приход прямой солнечной радиации 48,0 ккал/см²·год. Растительность: абрикосово-боярышничково-кленовый лес. Состав древостоя по встречаемости: 4 Аб., 3 Брк., 3 Кл., по количеству стволов: 5 Аб., 3 Брк., 2 Кл. Состав подлеска по встречаемости: 3 Шп., 2 Жм., 2 Кз., 1 Крч., 1 Кр.

Бонитет древостоя II; полнота 0,6, количество деревьев на 1 га - 1112 шт., из них абрикоса - 537, боярышника - 308, клена - 267 шт.

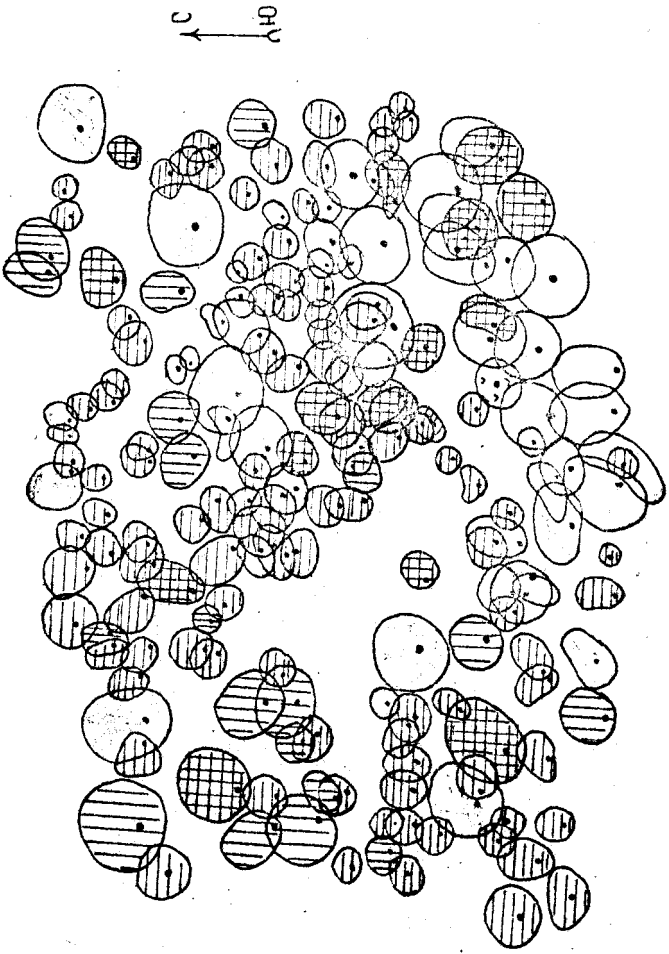
Средняя высота деревьев абрикоса - 6,2 м, боярышника - 5,5, клена - 8,3 м. Средний возраст абрикоса - 25 лет, боярышника - 24 года.

Древесный полог сомкнут. Деревья имеют высокие штамбы и плохо развитую крону неправильной формы. Подлесок редкий, растения угнетены. Большинство хорошо развитых кустарников растет в верхней части пробной площади, ближе к водоразделу, где древостой реже. Здесь же отмечается основная часть подроста абрикоса и боярышника. Количество подроста обеих пород почти одинаковое: боярышника - 7,5, абрикоса - 5,99%.

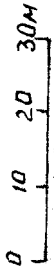
Травяной покров изрежен, состоит из мяглика, недогрома, василистника, аспарагуса, полыни.

Почвы - темно-серые лесные выщелоченные. Верхний горизонт рыхлый, плохо сформированный. Гумусовый горизонт составляет 0-27 см. Вскипание от НС1 наблюдается по всему профилю. Материнская порода - лёссовидные суглинки, залегает на глубине 135 см.

a



↑ C
↑ 10



б

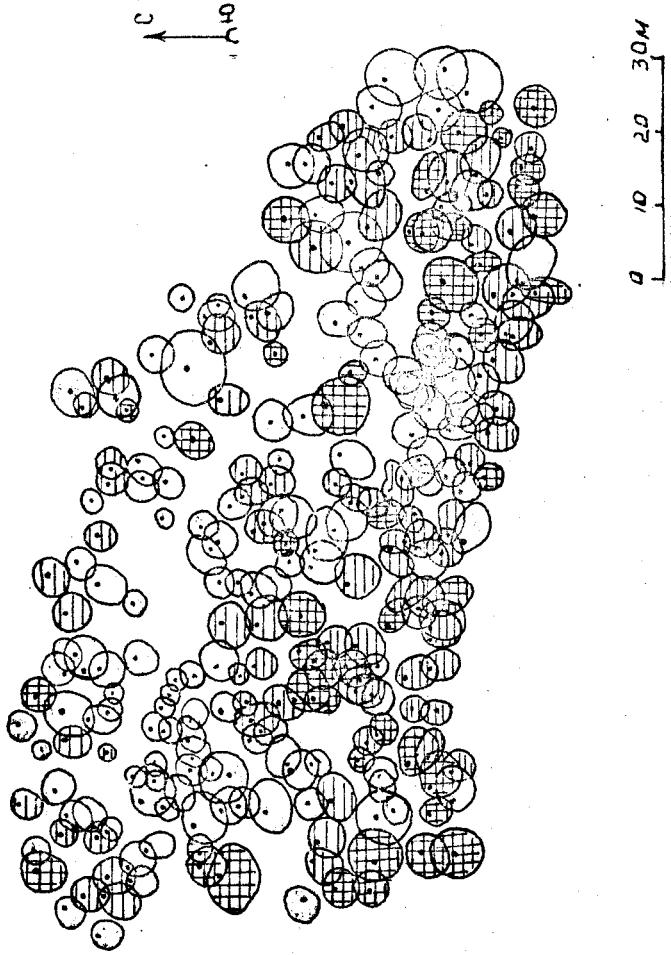
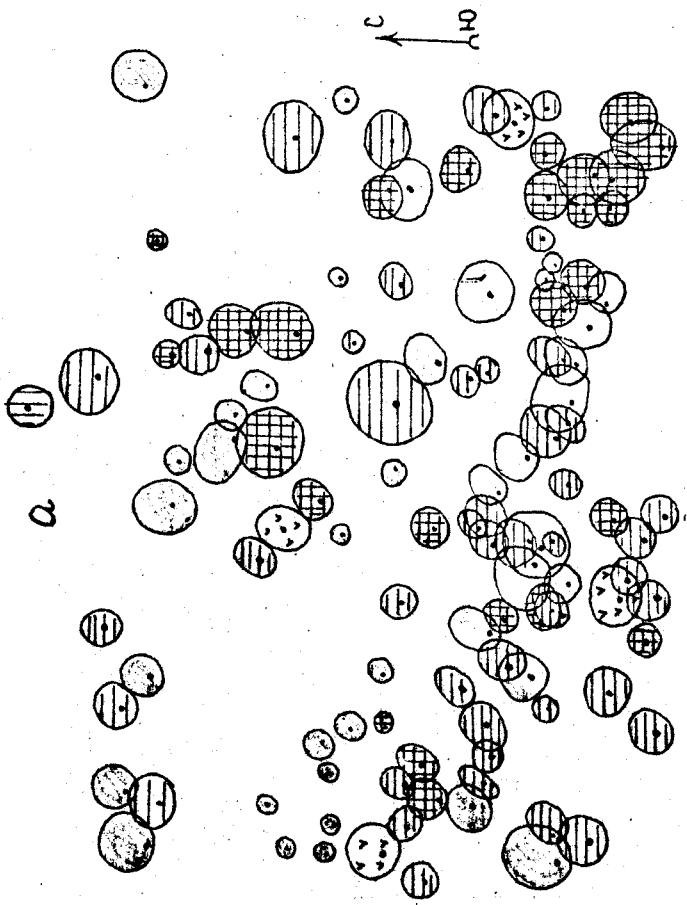


Рис. 1.1. Схема размещения лесобразующих пород на пробных площадях 3(а), 4(б). Здесь и на рис. 1.2, 1.3 обозначения те же, что на рис. 1.0



Б

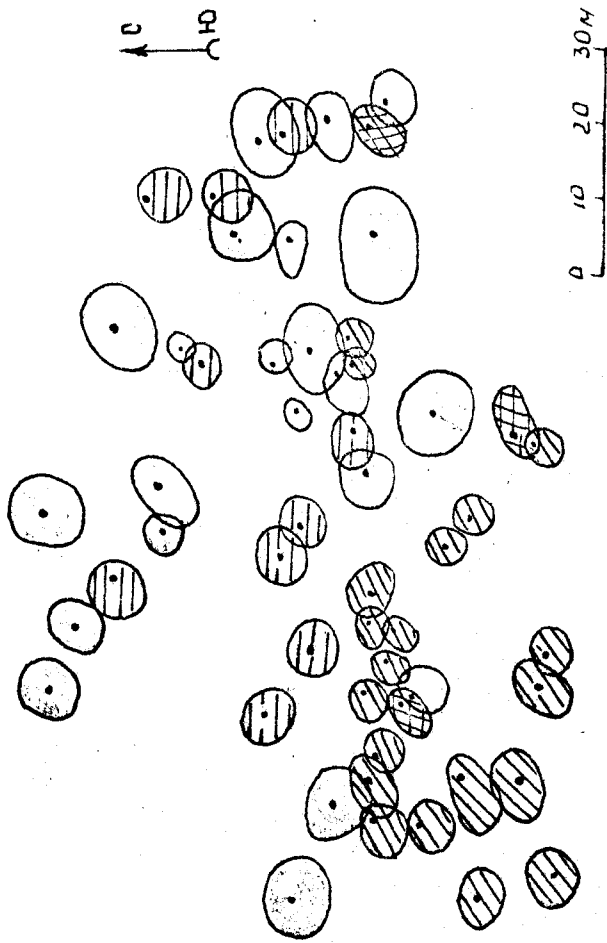
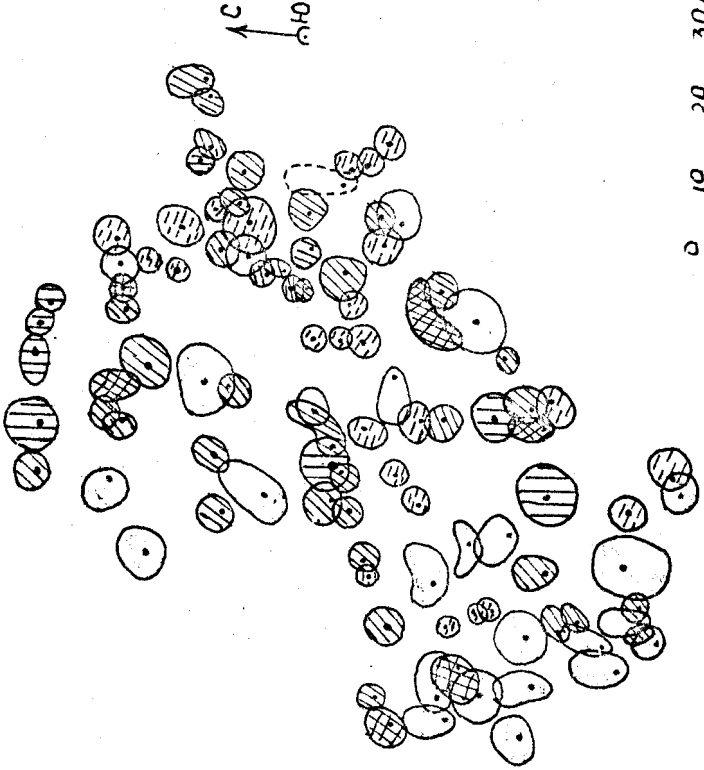


Рис. 12. Схема размещения лесобразующих пород на пробных площадях
5 (а), 6 (б)

α



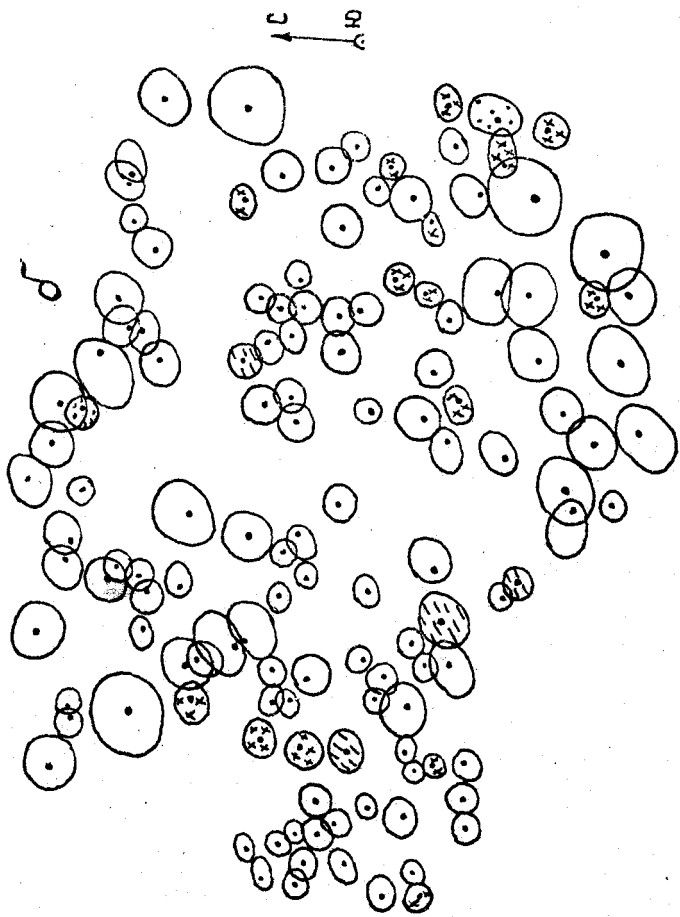


Рис. 13. Схема размещения лесобразующих пород и подлеска на пробных площадях 7(а) и 8(б)

Пробная площадь 5. Расположена на северо-западном склоне на высоте 1000 м над. ур.м. Кругизна около 42° . ВГППСР составляет 109,5 ккал/см²·год. Растительность — боярышничково-абрикосово-кленовое редколесье. Состав древостоя по встречаемости: 6 Брк., 2 Аб., 2 Кл.; по количеству стволов: 4 Брк., 3 Аб., 3 Кл. Состав кустарников по встречаемости: 5 Шп., 3 Тв., 1 Крч., 1 Жм.

Бонитет древостоя II; полного 0,2, количество деревьев на 1 га — 296 шт, из них боярышника — 120, абрикоса — 77, клена — 77 шт.

Средний возраст для абрикоса 25 лет, боярышника — 20. Средняя высота клена 4,0 м, боярышника — 3,8, абрикоса — 3,6 м.

Древосгой на пробной площади редкий, растения хорошо развиты, с правильными густыми кронами. Кустарники распределены по площади почти равномерно (с небольшим преобладанием в нижней части площади).

Доминируют подрост абрикоса (25,84%) и боярышника (21,35%).

Травяной покров обильный, представлен злаками (тимофеевкой, райграсом, овсяницей, мятликом, овсецом) и разнотравьем (душицей, тысячелистником, полынью, зверобоем, солодкой, молочаем).

Почвы — среднемощные сероземы. Гумусовый горизонт 0–40 см, вскипание от НС1 наблюдается с глубины 15 см. Материнская порода — лёссовидные суглинки, залегают на глубине 114 см.

Пробная площадь 6. Размером 0,23 га. Размещается на высоте 1200 м над.ур.м. ВГППСР — 143 ккал/см²·год. Склон юго-восточной ориентации, кругизна $40-42^{\circ}$. Растительность: абрикосово-боярышничково-кленовое редколесье. Состав древостоя по встречаемости: 5 Аб., 4 Брк., 1 Кл.; состав подлеска — 4 Шп., 2 Кр., 2 Тв., 2 Крч., 1 Жм., 1 Брб., 1 Кз. Покрытие 70%. Средняя высота травяного покрова 20 см, представлен злаками (душицей, полынью обыкновенной, викой тонколистной, тысячелистником). Почвы — маломощные сероземы. Гумусовый горизонт 16 см. Вскипание от НС1 наблюдается с глубины 11 см. Материнская порода — лёссовидные суглинки, залегают на глубине 48 см.

Пробная площадь 7. Размером 0,35 га. Расположена на северо-восточном склоне на высоте 1300 м над ур.м. Крутизна 35-40°. ВППСР - 85 ккал/см² год. Растительность: боярышничково-яблоневое-абрикосово-осиново-кленовый лес. Состав древостоя по встречаемости: 3 Брк., 2 Аб., 2 Ос., 1 Кл. Состав подлеска по встречаемости: 5 Жм., 3 Кр., 2 См., 1 Шп., 1 Брб. Проективное покрытие травостоем 75%, средняя высота 40 см. Представлен мятликом лесным, ясенцом узколистным, крапивой, чинной луговой, чистотелом. Почва - серая лесная выщелоченная. Гумусовый горизонт 23 см. Вскипание от НС1 наблюдается с глубины 48 см. Магеринская порода - лёссовидные суглинки, залегает на глубине 140 см.

Характеристика растительности пробных площадей и модельных сообществ приведена в табл.13, а результаты их сравнения - в табл. 14. Коэффициент сходства огобренных в натуре и модельных пробных площадей по древостою превышает 80%, по подлеску для некоторых пробных площадей он ниже-64% (пробная площадь 4), что объясняется, с одной стороны, особенностями возрастных сукцессионных процессов на участках пробных площадей, с другой - жестким регулированием соотношения пород части пробных площадей экологическими и фитоценогическими факторами. Там, где эти факторы действуют совместно и интенсивно, состояние покрова более изменчиво. Например, пробные площади 1 и 5 находятся в местах с жесткими экологическими условиями, о чем свидетельствует резкое снижение на них обилия и разнообразия представленных видов. Так как на этих участках основным контролирующим фактором является исходная среда, то подобранные в натуре насаждения для этих пробных площадей по своим параметрам практически не отличаются от прогнозируемых по шкале. Пробные площади 3 и 4 расположены в условиях экологического оптимума для большинства пород дикоплодовых лесов. Следовательно, здесь наряду с экологическими условиями состояние сообществ во многом зависит от межвидовых конкурентных отношений, т.е. наряду с факторами экологического порядка существенное значение приобретают фитоценогические факторы. В ре-

Таблица 13. Характеристика растительности модельных

Высота, м над ур.м.	ВППСР, ккал/см ² , год	Проб- ная пло- щадь	Характеристика
			по шкале ординации
1300	106,5	1	<u>25Аб., 22Брк., 13Яб., 3Кл., 2 Ос.</u> 49Шп., 29Кр., 20Жм., 10Брб., 7Кз., 1Крч., 1Тв.
1200	112,5	2	<u>35Аб., 31Брк., 12Яб., 4Кл., 3Вз., 1Ос.</u> 29Шп., 29Кр., 25Жм., 8Брб., 4Кз., 3Тв., 2Крч.
1100	54,0	3	<u>89Брк., 56Аб., 11Яб.</u> 39Брб., 28Жм., 11Шп., 6Тв., 6Кз.
1000	48,0	4	<u>54Аб., 49Брк., 14Кл., 8Вз., 6Яб.</u> 74Шп., 58Жм., 39Тв., 17Крч., 11Кз., 5Кр.
1000	109,5	5	<u>25Брк., 11Аб., 11Яб., 2Кл., 1Вз.</u> 71Шп., 44Тв., 27Жм., 2Брб., 2Кз.
1200	143	6	<u>27Аб., 26Брк., 11Яб., 3Кл., 1Вз.</u> 52Шп., 14Кр., 13Жм., 12Тв., 6Брб., 5Крч., 2Кз., 1Вз.
1300	85	7	<u>16 Ос., 12Аб., 8Брк., 8Яб., 2Кл.</u> 43Шп., 19Жм., 16Кр., 2Кз.

зультате сообщество как система становится менее стабильным по составу. Это проявляется в том, что в природных условиях сложнее подобрать участки насаждений, характеризующихся высоким коэффициентом сходства (см. табл. 14).

В целом же выбранные пробные площади аналогичны модельным запроектированным вариантам.

Характеристика пробных площадей и список видов на них деревьев и кустарников представлены в приложении 1-2.

сообществ и подобранных в натуре пробных площадей

площадей

в натуре

41Аб., 20Брк., 19Яб., 6Кл.

41Кр., 33Жм., 27, 25Брб., 22Кз., 1Крч.

56Аб., 37Брк., 10Яб., 3Кл.

63Кр., 39Жм., 19Брб., 10Шп., 2Кз.

41Брк., 41Аб., 19Кл., 11Яб.

32Жм., 13Кр., 12Брб., 12Шп., 7Тв., 4Кз.

64Аб., 50Брк., 48Кл., 3Вз., ед.Яб.

47Шп., 36Жм., 27Кз., 23Крч., 19Кр., 13Тв., 9Брб.

49Брк., 19Аб., 14Кл., 1Вз.

66Шп., 48Тв., 9Крч., 8Жм., 6Брб., 3Кр., 1Кз.

33Аб., 30Брк., 8Кл.

31Шп., 14Кр., 13Тв., 12Крч., 4Жм., 4Брб., 3Кз.

19Брк., 14Яб., 12Аб., 12Ос., 6Кл.

28Жм., 17Кр., 9См., 3Шп., 2Брб.

Рассмотрим несколько примеров изучения внутривидовой изменчивости плодов абрикоса, выполненного на постоянных пробных площадях.

Для плодов абрикоса в природных популяциях учитывались такие показатели, как форма, вкус, окраска плодов, отделяемость мякоти от косточек.

Таблица 14. Расчет коэффициентов сходства растительности расчетных модельных сообществ и ценозов, подобранных в натуре

Пробная площадь	Коэффициент сходства		
	по древостою	по подлеску	по древостою и подлеску в совокупности
1	86,5	74,3	78,3
2	87,9	71,1	71,5
3	79,6	73,9	75,3
4	81,6	72,5	73,1
5	77,2	84,7	74,8
6	82,3	79,5	80,5
7	77,0	48,0	63,0

Форма плодов. При исследовании формы плодов за основу приняли градации К.Ф.Кистиной (1936) и ранее использованные Н.К.Волковой (1977). Кроме того, установлен индекс формы плодов:

$$K = \frac{H}{Ш}$$

где H - высота плода; Ш - ширина. В соответствии с этим варианты формы плодов подразделялись на приплюснутые ($K < 0,97$), круглые ($K = 0,97 - 1,02$) и вытянутые ($K > 1,02$) (рис.14). Плоды собирали в начале созревания. Измеряли высоту, ширину и толщину плодов, их массу. Полученные по каждому дереву на пробной площади цифровые данные обрабатывали методами математической статистики.

Здесь и в последующем тексте данные по соотношениям форм абрикоса на пробных площадях представляются в системе координат "высота - инсолируемость", т.е. показатели расположены на месте пробных площадей для обеспечения возможности интерполирования данных в разных местообитаниях.

Анализ табл. 15 показывает, что в каждой из исследованных ценопопуляций абрикоса представлены все выделенные формы плодов, но соотношение особей с разной формой плодов в зависимости от экологических условий широко варьирует.

Таблица 15. Встречаемость и доля особей абрикоса, отличающихся формой плодов в зависимости от абсолютной высоты и инсолируемости склонов

Высота, м над ур.м.	Показатель, %	Возможный годовой приход радиации, ккал/см ² -год				
		8	12	25	9	9
1300	Встр.	8	12	25	9	9
	№ пр.пл.	-	7	1	-	-
	Доля пр.	-	0,0+12,4	47,9+58,9	-	-
	кр.	-	35,6+52,4	6,1+17,1	-	-
	выт.	-	43,6+60,4	29,5+40,5	-	-
1200	Встр.	13	26	35	27	27
	№ пр.пл.	-	-	2	6	6
	Доля пр.	-	-	74,2+85,8	0+14,1	0+14,1
	кр.	-	-	9,2+20,8	6,6+21,0	6,6+21,0
	выт.	-	-	0+10,8	72,1+86,5	72,1+86,5
1100	Встр.	56	46	35	26	26
	№ пр.пл.	3	-	-	-	-
	Доля пр.	77,0+88,6	-	-	-	-
	кр.	8,0+19,6	-	-	-	-
	выт.	0+9,2	-	-	-	-
1000	Встр.	54	21	11	8	8
	№ пр.пл.	4	-	5	-	-
	Доля пр.	19,6+38,8	-	7,8+32,2	-	-
	кр.	23,7+42,9	-	39,8+64,2	-	-
	выт.	27,9+47,1	-	15,8+40,2	-	-

Примечание: встр. - встречаемость; № пр.пл. - номер пробной площадки; пр. - доля особей с приплюснутыми плодами; кр. - доля особей с круглыми плодами; выт. - доля особей с вытянутыми плодами; В таблице указаны номерные доверительные интервалы оценок перечисленных показателей.



Рис. 14. Формы плодов абрикоса обыкновенного: 1 - вытянутая; 2 - округлая; 3 - сплюснутая

В исследуемом диапазоне абсолютной высоты и инсолируемости склонов доля особей, отличающихся той или иной формой плодов, между ценопопуляциями варьирует в следующих пределах: с приплюснутыми плодами - 4,0-82,8%, с круглыми - 11,6-52,0%, с вытянутыми - 3,4-79,3%.

На северном склоне (1000 м над ур.м.), где возможный приход прямой солнечной радиации составляет 70 ккал/см². год (пробная площадь 4), все формы абрикоса представлены относительно равномерно. Так, особи с приплюснутыми плодами составляют 29,2%, с круглыми - 33,3% и с вытянутыми - 37,5%. На всех других площадях с иными характеристиками высоты местоположения ценопопуляции или инсолируемости склонов наблюдалось колебание процента различных форм.

В ценопопуляциях, расположенных в нижней части плодо-

вого пояса (площади 3-5), изменение количественного соотношения особей абрикоса по выделенным формам плодов в зависимости от инсолируемости склонов происходит более плавно, чем в зависимости от абсолютной высоты местности. Например, в ценопопуляциях, расположенных на высоте 1000 м над ур.м., с увеличением инсолируемости склонов от 37,5-67,5 до 97,6-127,5 ккал/см²·год доля особей с приплюснутыми и вытянутыми плодами уменьшается соответственно с 29,8 до 20% и с 37,5 до 28%, а с круглыми увеличивается с 33,3 до 52,0%. В то же время при одинаковой инсолируемости склонов (37,5-67,5 ккал/см²·год, площади 3,4) с увеличением абсолютной высоты местности от 1000 до 1100 м доля особей с приплюснутыми плодами увеличивается с 29,8 до 82,8%, с круглыми и вытянутыми уменьшается соответственно с 33,3 до 13,8% и с 37,5 до 3,4%.

В местообитаниях в верхней части плодового пояса (площади 1,2,6 и 7) инсолируемость склонов больше, чем абсолютная высота, влияет на варьирование соотношения особей абрикоса, отличающихся формой плодов.

Выявленные закономерности количественного соотношения форм плодов и результаты оценки встречаемости деревьев абрикоса могут найти применение при решении ряда прикладных и исследовательских задач. Так, при интродукционных работах сбор репродукционного материала по формам абрикоса с приплюснутыми плодами целесообразнее проводить в ценопопуляциях, расположенных на абсолютной высоте 1100 м на склонах северной (крутизна 35-40°), северо-восточной и северо-западной (крутизна 45-50°) ориентации, а также на высоте 1200 и 1300 м по склонам северной (крутизна 10-25°), северо-восточной и северо-западной (крутизна 15-35°), восточной и западной (крутизна 35-50°) ориентации.

Сбор абрикоса с круглыми плодами следует планировать в ценопопуляциях, приуроченных к абсолютной высоте 1000 м на склонах северной (крутизна 10-40°), северо-восточной и северо-западной (крутизна 15-50°), западной и восточной (крутизна 35-50°) ориентации.

В ценопопуляциях, расположенных на абсолютной высоте 1000 м на склонах северной (крутизна 35-40°), северо-восточной и северо-западной (крутизна 45-50°) ориентации, на высоте 1200 м по склонам южной, юго-восточной и юго-западной (крутизна 5-15°) ориентации и на высоте 1300 м по склонам северной (крутизна 20-30°), северо-восточной и северо-западной (крутизна 35-50°) ориентации, нужно собирать абрикосы с выгнутыми плодами.

Выполненные исследования закономерностей природной изменчивости соотношения особей абрикоса, отличающихся формой плодов, в насаждениях плодового пояса Заилийского Алатау показали, что в ценопопуляциях соотношение особей абрикоса, отличающихся формой плодов, существенно зависит от инсолируемости и абсолютной высоты местообитаний.

Вкусовые типы плодов абрикоса. В наших исследованиях были приняты следующие типы вкуса плодов: сладкие, сладково-кислые, кисло-сладкие, кислые. Такое деление базировалось на результатах биохимического анализа плодов абрикоса (табл. 16) Заилийской популяции.

Таблица 16. Биохимический анализ плодов абрикоса, %

Вкус	Кислотность	Сахар	Отношение сахаров к кислотности	Сухое вещество
Сладкий	2,05	11,30	5,51	20,50
Кислово-сладкий	2,26	9,17	4,05	16,50
Сладково-кислый	2,79	7,98	2,86	16,50
Кислый	3,58	6,98	1,95	15,00

У всех плодоносящих деревьев абрикоса на каждой пробной площади определяли вкус плодов и выясняли соотношение особей, отличающихся по данному признаку (табл. 17).

Обилие особей выражено в долях единицы, а результаты статистического анализа их сравнения даны в табл. 18. Положение пробных площадей в системе координат инсоляционной экспозиции и абсолютной высоты местности, а также встречаемость абрикоса в дикоплодовых насаждениях и средние доли, характеризующие соотношение особей, отличающихся по вкусу плодов, представлены в табл. 19.

Как видно из табл. 19, соотношение особей с разным вкусом плодов в зависимости от экологических условий обитания ценопопуляций варьирует в широких пределах.

С подъемом в горы в диапазоне высот от 1000 до 1300 м доля особей со сладкими плодами в ценопопуляциях увеличивается, а с плодами, отличающимися повышенным содержанием кислоты, уменьшается (отличия существенны на 5%-ном уровне значимости). Эта закономерность уверенно прослеживается как на примере 3 и 4 пробных площадей (возможный приход прямой радиации 37-67 ккал/см².год), так и на примере 1,2,5 пробных площадей (приход радиации - 97-127 ккал/см²).

Однако на менее инсолируемых крутых северных (35-40°) и северо-восточных, северо-западных (45-50°) склонах, которые охарактеризованы пробными площадями 3 и 4, эти изменения происходят плавно, постепенно. На склонах же более инсолируемых (пробн. площ. 1,2,5) соотношение особей, представляющих формы по вкусу, с увеличением высоты местности меняется быстрее. Например, на холодных северных склонах (от 1000 до 1100 м над ур.м.) доля особей со сладкими плодами возрастает вдвое. На прогреваемых склонах с инсолируемостью 97-127 ккал/см².год с увеличением абсолютной высоты местности от 1200 до 1300 м доля особей со сладкими плодами возрастает почти в 4 раза.

В насаждениях, расположенных в нижней части пояса дикоплодовых лесов, преобладают особи абрикоса со сладко-кислыми плодами. При этом их количество в древостое увеличивается в среднем на 55%.

Таблица 17. Соотношение деревьев разных форм абрикоса, отличающихся вкусом плодов

Проб- ная пло- щадь, №	Высо- та, м над ур.м	Приход радиа- ции, ккал/см ² .год	Вкус	Кол-во дере- вьев, шт.	Доля осо- бей	Стан- дарт- ное ог- коне- ние	Коэф- фици- ент вари- ации	Ошибка доли	Довери- тельный интер- вал	
1	1300	97,5- 127,5	Сладкий	57	0,548	0,163	65,04	0,0159	±0,0318	
			Сладково-кислый	19	1,183					
			Кислый	13	0,029					
2	1200	97,5- 127,5	Кислового-сладкий	25	0,240	0,210	84,16	0,0333	±0,0666	
			Итого	104						
			Сладкий	6	0,150					
3	1100	37,5- 67,5	Сладково-кислый	19	0,475	0,147	59,92	0,0301	±0,0632	
			Кислый	4	0,100					
			Кислового-сладкий	11	0,275					
4	1000	37,5- 67,5	Итого	40	0,221	88,24	0,0520	±0,1040		
			Сладкий	14					0,583	
			Сладково-кислый	2					0,083	
5	1000	97,5- 127,5	Кислый	1	0,042	0,203	81,32	0,0479	±0,1006	
			Кислового-сладкий	7	0,292					
			Итого	24	0,312					
6	1000	37,5- 67,5	Сладкий	15	0,313	0,221	88,24	0,0520	±0,1040	
			Сладково-кислый	15	0,083					
			Кислый	4	0,083					
7	1000	97,5- 127,5	Кислового-сладкий	14	0,292	0,203	81,32	0,0479	±0,1006	
			Итого	48						
			Сладкий	3	0,167					
8	1000	97,5- 127,5	Сладково-кислый	10	0,556	0,203	81,32	0,0479	±0,1006	
			Кислый	2	0,111					
			Кислового-сладкий	3	0,167					
9	1000	97,5- 127,5	Итого	18	0,167	0,203	81,32	0,0479	±0,1006	
			Сладкий	3						0,167
			Сладково-кислый	10						0,556

Варьирование числа особей с кисло-сладкими и кислыми плодами слабо связано с изменением экологических факторов среды обитания. В изученном диапазоне сочетаний абсолютной высоты и теплообеспеченности склонов количество особей с кислыми и кисло-сладкими плодами в насаждениях составляло соответственно 3-11 и 16-29%. Отличия средних оценок их доли в большинстве случаев незначительны на 5%-ном уровне значимости.

По данным табл. 19 видно, что с изменением инсолируемости склонов в соотношении особей, отличающихся вкусовыми качествами плодов, отчетливо проявляется сдвиг высотных границ. Так, типичное соотношение особей форм на северных склонах (абсолютная высота 1100 м) повторяется на более прогреваемых склонах лишь на высоте 1300 м (площадь 1). Следовательно, для более прогреваемых склонов отмеченные закономерности в формовой разнообразии абрикоса по вкусу плодов для обследованных районов Заилийского Алатау существенны. Они должны учитываться при отборе форм и охране наиболее ценных участков.

Таким образом, на основе исследований закономерностей природной изменчивости соотношения форм абрикоса в дикоплодовых лесах Заилийского Алатау можно сделать следующие выводы.

1. С увеличением высоты в составе ценопопуляций абрикоса уменьшается доля особей с плодами сладковато-кислого вкуса (с 55% в нижней части пояса до 8% в верхней) и увеличивается со сладкими плодами (с 17% в нижней части пояса до 58% в верхней).

2. В характере соотношения форм абрикоса имеется сдвиг границ, связанный с инсолируемостью склонов. Закономерности в соотношении форм абрикоса на северных склонах сохраняются на склонах других экспозиций при увеличении высоты на 200 м.

3. Формы абрикоса с кисло-сладким и кислым вкусом плодов характеризуются высокой экологической валентностью. Доля участия в ценопопуляциях представляющих

Таблица 18. Результаты сравнения соотношения деревьев в насаждениях

Сравниваемые пло- щадные пло- щади	Пло					
	Сладкие			Сладково-кислые		
	Раз- ность сред- них, d	Ошибка разно- сти, S_d	t факт.	Раз- ность сред- них, d	Ошибка разно- сти, S_d	t факт.
1,2	0,398	0,06042	6,59	-0,292	0,06042	4,83
1,3	-0,035	0,05070	0,69	0,100	0,05070	1,97
1,4	0,236	0,11247	2,10	-0,130	0,11247	1,16
1,5	0,381	0,06950	5,48	-0,373	0,06950	5,37
2,3	-0,438	0,03376	12,97	0,392	0,03376	11,61
2,4	-0,162	0,10597	1,53	0,162	0,10597	1,53
2,5	-0,017	0,05831	0,29	-0,081	0,05831	1,39
3,4	0,271	0,10075	2,69	-0,230	0,10075	2,28
3,5	0,416	0,04817	8,64	-0,473	0,04817	9,82
4,5	0,145	0,11140	1,30	-0,243	0,11140	2,18

Примечание. Табличные значения критерия $t_{0,05}=2,0$.

их особей в зависимости от изменения условий обитания варьирует слабо. В количественном отношении формы с кисло-сладкими и кислыми плодами представлены в изученных ценозах небольшим числом особей (соответственно 16+29% и 3+11%).

Отделяемость косточек от мякоти плодов. Отделяемость косточек от мякоти плода – очень важный признак, его учет позволяет значительно повысить эффективность перера-

абрикоса, отличающихся вкусовыми качествами плодов,
на пробных площадях

ды					
Кислые			Кислового-сладкие		
Разность средних, d	Ошибка разности, Sd	t факт.	Разность средних, d	Ошибка разности, Sd	t факт.
-0,071	0,06042	1,18	-0,035	0,06042	0,58
-0,013	0,05070	0,26	-0,052	0,06070	1,03
-0,054	0,11247	0,48	-0,052	0,11247	0,46
-0,082	0,06950	1,18	0,074	0,06950	1,06
0,058	0,03376	1,72	-0,017	0,03376	0,50
0,017	0,10597	0,16	-0,017	0,10597	0,16
-0,011	0,05831	0,19	0,109	0,05831	1,87
-0,041	0,10075	0,41	0,000	0,00000	-
-0,069	0,04817	1,43	0,126	0,04817	2,62
-0,028	0,11140	0,25	0,126	0,11140	1,13

ботки плодов. В ходе анализа все особи подразделялись на 2 типа: 1) с легко и чисто отделяющимися косточками плодов и с плохо отделяющимися (с частью мякоти) косточками.

Полученные результаты полевых исследований обрабатывали методами математической статистики (Доспехов, 1973). Анализ показателей в табл. 20 и 21 позволяет сделать вывод о том, что наибольшее количество деревьев (до 100%) с легкоотделяющимися косточками плодов находится в лес-

Таблица 19. Соотношение особенностей абрикоса обыкновенного, отличающихся вкусом плодов, в зависимости от местоположения пробных площадей

Высота, м над ур.м.	Возможный годовой приход прямой солнечной радиации, ккал/см ² .год	
	37,5-67,5	97,6-127,5
1300	№ 1 Сладк. - 54,8 Сл.-кисл. - 18,3 Кисл.-сл. - 24,0 Кисл. - 2,9	
1200	№ 2 Сладк. - 15,0 Сл.-кисл. - 47,5 Кисл. - сл. - 27,5 Кисл. - 10,0	
1100	№ 3 Сладк. - 58,3 Сл.-кисл. - 8,3 Кисл.-сл. - 29,2 Кисл. - 4,2	
1000	№ 4 Сладк. - 31,2 Сл.-кисл. - 31,2 Кисл.-сл. - 29,2 Кисл. - 8,3	№ 5 Сладк. - 16,7 Сл.-кисл. - 55,6 Кисл.-сл. - 16,6 Кисл. - 11,1

ных сообществах, приуроченных к высотам 1100-1300 м над ур.м. и склонам с приходом прямой радиации в пределах 37,5 - 96,5 ккал/см².год. Большой процент таких деревьев наблюдается и в насаждениях, расположенных в нижней части дикоплодовых лесов (на высоте 1000 м над ур.м.), но уже на сильно инсолируемых склонах (97,6-127,5 ккал/см².год).

Таблица 20. Встречаемость абрикоса обыкновенного с легко отделяющимися косточками (95% доверительный интервал) в зависимости от абсолютной высоты и инсолируемости местообитаний, %

Высота, м над ур.м.	Показатель	Возможный приход радиации, ккал/см ² · год		
		37,5-67,5	67,6-97,5	97,6-127,5
1300	В 8	12	25	9
	О -	100,0(7)	73,1÷88,5(1)	-
1200	В 13	26	35	27
	О -	-	88,1÷100,0(2)	38,5÷74,6(6)
1100	В 56	46	35	16
	О 100,0(3)	-	-	-
1000	В 54	21	11	8
	О 79,9÷98,3(4)	-	100,0(5)	-

Примечание. В - встречаемость; О - отделяемость; в скобках указаны номера пробных площадей, где оценивалась доля осебей.

Таблица 21. Результаты сравнения доли деревьев с легко отделяющимися косточками плодов

Сравниваемые пробные площади	Разность средних, d	Ошибка разности, Sd.	t факт
1,2	+0,1423	+0,0518	2,75
1,3	+0,1923	+0,0386	4,98
1,4	+0,0836	+0,0600	1,39
1,5	+0,1923	+0,0386	4,98
1,6	+0,2417	+0,0984	2,46
1,7	+0,1923	+0,0386	4,98
2,3	+0,0500	+0,0345	1,45
2,4	+0,0587	+0,0574	1,02
2,5	+0,0500	+0,0345	1,45
2,6	+0,3840	+0,0968	3,97
2,7	+0,0500	+0,0345	1,45
3,4	+0,1087	+0,0459	2,37
3,5	+1,0000	0,0000	0,00
3,6	+0,4340	+0,0905	4,79
3,7	+1,0	0,0000	0,00
4,5	+0,1087	+0,0459	2,38
4,6	+0,3253	+0,1014	3,21
4,7	+0,1087	+0,0459	2,37
5,6	+0,4340	+0,0284	15,28
5,7	+1,0000	0,0000	00,00
6,7	+0,4340	+0,0905	4,79

Примечание. $t_{0,05} = 2,00$.

Снижение доли деревьев с легко отделяющимися косточками плодов отмечается в пределах высотно-климатической полосы, расположенной на 1200 м над ур.м. в насаждениях сильно инсолируемых склонов (127,5-157,5 ккал/см².год). Здесь количество таких деревьев варьирует от 38,5 до 74,7%, количество деревьев с трудно отделяющимися косточками соответственно возрастает.

В остальных изученных экологических ситуациях доля особей с легко отделяющимися косточками характеризовалась промежуточными показателями. Связи между обилием вида и изменчивостью признака отделяемости косточек не обнаружилось. Следовательно, проявление признака отделяемости косточек от мякоти плодов у абрикоса обыкновенного заилийской популяции связано главным образом с условиями обитания ценопопуляций, что необходимо учитывать при планировании промышленной заготовки плодов при исследованиях, связанных с изучением форм абрикоса, его селекцией и интродукцией в другие районы.

Изменчивость окраски плодов абрикоса. При исследованиях на пробных площадях были приняты три степени окраски плодов абрикоса: 1) светло-желтая, 2) желтая, 3) оранжевая. На каждой пробной площади у деревьев абрикоса определяли соотношение особей, отличающихся по данному признаку (табл. 22).

Как видим, в диапазоне сочетаний абсолютной высоты и инсолируемости склонов доля особей, отличающихся той или иной окраской плодов, варьирует в следующих пределах: с желтыми плодами - 20,8-93,3%, с оранжевыми 0-66,7%, со светло-желтыми - 3,3-45,8%.

С увеличением высоты от 1000 до 1300 м над ур.м. доля особей с желтыми плодами уменьшается, с оранжевыми - увеличивается. Эта закономерность прослеживается как на 3 и 4 пробных площадях, так и на 1 и 2. (табл.23).

В ценопопуляциях, расположенных в нижней части пояса дикоплодовых лесов на более теплообеспеченных склонах, преобладают особи с желтыми плодами (88,9%), на менее теплообеспеченных склонах северной ориентации повышается доля особей со светло-желтыми плодами.

В ценопопуляциях, приуроченных к более инсолируемым склонам (97-127 ккал/см².год, пробные площади 1, 2), соотношения особей с разной окраской плодов изменяются плавно. В ценопопуляциях на менее инсолируемых крутых северных (кругизна 35-40°), северо-восточных и северо-западных (45-50°) склонах с инсолируемостью 37 - 67 ккал/см².год (пробные площади 3 и 4), эти изменения

Таблица 22. Соотношение числа деревьев разных форм абрикоса, отличающихся окраской плодов

Окраска плодов	Пробная пло-шадь	Кол-во деревьев, шт.	Доля особей, P	Стандартное отклонение, S	Коэффициент вариации, Vp	Ошибка доли, Sp	$\pm t \cdot \text{факт} \cdot Sp$
				97,5-127,5 ккал/см ² · год, H 1300 м			
Желтая		68	0,654				
Оранжевая	1	25	0,240	0,2563	76,67	0,0025	$\pm 0,0050$
Светло-желтая		11	0,106				
Итого		104					
				97,5-127,5 ккал/см ² · год, H 1200 м			
Желтая		29	0,725				
Оранжевая	2	15	0,125	0,2830	84,98	0,047	$\pm 0,0894$
Светло-желтая		6	0,150				
Итого		50					
				37,5-67,5 ккал/см ² · год, H 1100 м			
Желтая		5	0,208				
Оранжевая	3	16	0,667	0,2588	77,72	0,0528	$\pm 0,1109$
Светло-желтая		3	0,125				
Итого		24					

37,5-67,5 ккал/см². год, Н 1000 м

Желтая	19	0,395			
Оранжевая	4	7	0,147	0,2985	83,64
Светло-желтая	22	0,458			0,0431
Итого	48				±0,0862

97,5-127,5 ккал/см². год, Н 1000 м

Желтая	16	0,889			
Оранжевая	5	-	0,995	19,90	0,0235
Светло-желтая	2	0,111			±0,0470
Итого	18				

127,5-157,5 ккал/см². год Н 1200 м

Желтая	28	0,933			
Оранжевая	6	1	0,033	0,0217	6,52
Светло-желтая	1	0,033			0,0040
Итого	30				±0,0082

67,5-97,5 ккал/см². год, Н 1300 м

Желтая	17	0,680			
Оранжевая	7	2	0,080	0,0236	7,15
Светло-желтая	6	0,240			0,0047
Итого	25				±0,0097

Таблица 23. Зависимость окраски плодов абрикоса от высоты и инсолируемости

Высота, м над ур.м.	Возможный приход прямой солнечной радиации, ккал/см ² . год		
	37,5-67,5	67,6-97,5	97,6-127,5
1300	№ 7	№ 1	
	Желтые -68,0 ^x	Желтые -65,4	
	Оранж. - 8,0	Оранж. - 24,0	
1200	Светло-желтые -24,0	Желтые -10,6	
		№ 2	№ 6
		Желтые -72,5	Желтые -93,3
1100		Оранж. -12,5	Оранж. - 3,3
		Светло-желтые -15,0	Светло-желтые - 3,3
	№ 3		
1000	Желтые -20,8		
	Оранж. - 66,7		
	Светло-желтые -12,5		
1000	№ 4	№ 5	
	Желтые -39,5	Желтые -88,9	
	Оранж. - 14,7	Оранж. - -	
	Светло-желтые -45,8	Светло-желтые -11,1	

Примечание. Доля плодов выражена в процентах.

происходят быстрее. Так, на более прогреваемых склонах (97-127 ккал/см².год) с увеличением абсолютной высоты от 1200 до 1300 м над ур.м. доля особей с оранжевыми плодами возрастает вдвое, на менее прогреваемых склонах северной экспозиции с подъемом местности от 1000 до 1100 м - возрастает в 5 раз.

Выявленные закономерности количественного соотношения деревьев по окраске плодов и встречаемости абрикоса позволяют сделать следующие рекомендации.

Отбор репродукционного материала форм абрикоса со

Светло-желтыми плодами целесообразно выполнять в насаждениях, расположенных на абсолютной высоте 1000 м над ур.м. по склонам северной (крутизна $35-40^{\circ}$), северо-восточной и северо-западной ($45-50^{\circ}$) ориентации. На склонах этой же ориентации, но уже в насаждениях на высоте 1100 м над ур.м. нужно отбирать формы абрикоса с оранжевой окраской плодов. Формы абрикоса с желтыми плодами целесообразнее отбирать в насаждениях, приуроченных к абсолютной высоте 1200 м над ур.м. на склонах южной, юго-восточной и юго-западной (крутизна $5-15^{\circ}$) ориентации.

светло-желтыми плодами целесообразно выполнять в насаждениях, расположенных на абсолютной высоте 1000 м над ур.м. по склонам северной (крутизна $35-40^{\circ}$), северо-восточной и северо-западной ($45-50^{\circ}$) ориентации. На склонах этой же ориентации, но уже в насаждениях на высоте 1100 м над ур.м. нужно отбирать формы абрикоса с оранжевой окраской плодов. Формы абрикоса с желтыми плодами целесообразнее отбирать в насаждениях, приуроченных к абсолютной высоте 1200 м над ур.м. на склонах южной, юго-восточной и юго-западной (крутизна $5-15^{\circ}$) ориентации.

Глава 6

ОБОСНОВАНИЕ ВЫДЕЛЕНИЯ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Биологический вид не представляет собой суммы генотипически идентичных особей. Генофонд вида лабилен вследствие спонтанных мутаций, рекомбинаций и естественного отбора. При этом именно в биоценозах под влиянием абиотической и биоценогической сред имеют место изменчивость, борьба за существование и естественный отбор (в том числе экотипический и фитоценогический), только в биоценозах усложняются и совершенствуются свойства растений, обеспечивающие их адаптацию к консортивным отношениям, к воздействию биоценогической среды на организмы, аллелопатии, конкуренции за элементы пищи и т.д. В связи с этим решение проблемы сохранения генофонда растительного вида невозможно без решения вопросов обоснования выделения особо охраняемых ценопопуляций. Для этого необходимо проведение специальных комплексных исследований.

Не претендуя на исчерпывающую полноту, рассмотрим данный вопрос с позиции предлагаемого нами методического подхода к ординации видов и внутривидовых таксонов.

Методика обоснования выделения особо охраняемых ценопопуляций. К числу особо охраняемых ценопопуляций должны быть отнесены те, в которых наиболее полно представлено разнообразие имеющихся форм растений. Следовательно, суть методического решения задачи состоит в том, чтобы при помощи рассматриваемой методики можно было определять

координаты ценопопуляций, где вид наиболее полиморфен.

Как известно, аборигенным видам растений свойствен центростремительный (стабилизирующий) естественный отбор. Он направлен на то, что при сохранении среднего уровня условий среды обитания в популяции воспроизводятся и сохраняются особи, у которых характеристика комплекса признаков близка к средней для всей популяции. Отклоняющиеся от модального для популяции типа особи элиминируются. Таким образом, наиболее полно все формовое разнообразие вида будет представлено там, где среда обитания вида соответствует уровню требований основного большинства особей. Исходя из этого, следовало бы для охраны выделять те ценопопуляции, где вид имеет наибольшее обилие представленных особей, что свидетельствует о близости условий обитания к оптимальной для вида норме. Однако это не совсем так, и решение задачи оказалось значительно сложнее.

Дело в том, что отбор осуществляется под действием как абиотических, так и биотических факторов. Поэтому в природных условиях могут наблюдаться существенные сдвиги экологического и фитоценотического оптимумов вида относительно друг друга. Причем они могут происходить как в центре экологического ареала растений, так и на периферии. Такие сдвиги делают картину варьирования обилия представленных в ценопопуляциях особей вида пестрой и запутанной.

Мы видим методическое решение поставленной задачи в обобщении результатов решения ряда вопросов: 1) нахождения координат экологического и фитоценотического оптимумов вида; 2) изучения формового разнообразия вида; 3) анализа количественного соотношения форм вида в его ценопопуляциях в пределах занимаемого ареала; 4) нахождения и обоснования координат ценопопуляций, в которых вид представлен наибольшим количеством форм и численностью особей.

При решении каждого вопроса целесообразно использовать региональные экологические шкалы ординации растительных сообществ. В некоторых случаях определение координат экологического и фитоценотического оптимумов видов

Таблица 24. Зависимость встречаемости шиповника от обилия лесообразующих видов в фитоценозах на склонах хребта Заийского Алатау, где приход радиации составляет 37-67 ккал/см² · год

Высота, м над ур.м.	Встречаемость, %	
	Шиповник широкоши- повый	Другие породы
1300	46	8Абр., 8Брк.
1200	30	26Брк., 13Абр., 4Яб., 4Кл.
1100	11	89Брк., 56Абр., 11Яб.
1000	74	54Абр., 49Брк., 14Кл., 8Вз., 6Яб.
900	100	15Абр., 15Кл., 8Вз.

на основе экологической шкалы ординации сообществ может быть выполнено путем анализа характера природной изменчивости обилия исследуемого и сопутствующих видов. В качестве примера рассмотрим характер варьирования встречаемости шиповника широкошипового и сопутствующих ему пород в пределах поля экологических координат, описываемого экологической шкалой (табл. 24). С изменением высоты местности от 900 до 1100 м над ур.м. встречаемость шиповника снижается до 11%, однако при дальнейшем подъеме местности его встречаемость в растительных сообществах растет и уже на 1300 м над ур.м. достигает 46%. Сопоставление этих данных с оценками доли встречаемости лесообразующих пород деревьев позволяет сделать вывод, что наименьшая доля встречаемости шиповника наблюдалась там, где обилие деревьев лесообразующих пород достигало максимума (при 1100 м абсолютной высоты местности). Это подтверждает сравнительный анализ встречаемости пород - лесообразователей.

Следовательно, у шиповника в пределах высот от 1000 до 1200 м над ур.м. наблюдается сдвиг фитоценотического и экологического оптимумов относительно друг друга. Низкое обилие данного вида в растительных сообществах на высоте 1100 м над ур.м. вызвано, главным образом, действием

биотического, а не экологического отбора. Продолжая данный анализ в пределах всего поля экологических координат, описываемого шкалой ординации сообществ (см. табл. 5), можно выделить и уточнить области экологического и фитоценологического оптимумов вида.

Иногда картина изменчивости обилия изучаемого вида не столь явно, как было показано, отражает сдвиги фитоценологического и экологических оптимумов. В таких случаях необходимо привлекать данные о продуктивности вида, что немаловажно и для уточнения выводов. Если окажется, что в целом обилие вида низкое, но особи высокопродуктивны, то можно говорить о сдвигах оптимумов. Так, например, анализ шкалы обилия для условий Алма-Атинского заповедника (Проскуряков, 1983) показал, что наиболее продуктивные ценопопуляции ель Шренка формирует при бонитетах II, 5-Ш на мало инсолируемых склонах в пределах высот 1800-2100 м над ур.м. В ценопопуляциях нижней части лесного пояса бонитет ели самый высокий (балл 1,5), но в формировании сообществ участие этой породы незначительно. Высокий бонитет у ели в нижней части лесного пояса и в то же время ее слабое участие в формировании растительных сообществ говорят о том, что здесь данная порода оттесняется конкурентно более мощными видами, для нее наблюдается сдвиг фитоценологического и экологического оптимумов.

Вслед за определением для изучаемого вида, границ фитоценологического и экологического оптимумов, необходимо на экологической шкале ординации растительных сообществ наметить соответствующие им координаты растительных сообществ. Очевидно, такие ценозы могут быть выделены как особо охраняемые.

При выполнении производственных работ, связанных с инвентаризацией растительности обширных земельных пространств, можно выделить особо охраняемые растительные сообщества, ограничиваясь рассмотренным выше объемом работ. Однако в тех случаях, когда речь идет об исчезающих видах, занесенных в Красную книгу, необходимо проведение дополнительных исследований, и прежде всего выявление формового разнообразия данного вида. Для таких исследований необходимо

подобрать ключевые участки и заложить на них пробные площади, где и выявляются соотношение и обилие особей вида по установленным формам. Результаты этой работы позволяют к числу особо охраняемых растительных сообществ отнести те, в которых ценопопуляции вида находятся в условиях оптимума (экологического, фитоценотического) и обильно представлены формами растений.

Рассмотрим решение задачи обоснования выделения особо охраняемых сообществ на примере абрикоса обыкновенного.

Пример обоснования выделения особо охраняемых ценопопуляций абрикоса в Заилыском Алатау. Обосновывая выделение особо охраняемых ценопопуляций абрикоса, рассмотрим прежде всего соотношение экологических и фитоценотических оптимумов данной породы. Для решения этой задачи воспользуемся результатами выполненных нами анализов хода роста деревьев абрикоса на постоянных пробных площадях и материалами по изменчивости обилия абрикоса, отраженными в шкале ординации сообществ. Анализ хода роста абрикоса показывает, что самым высоким классом бонитета отличаются насаждения абрикоса на пробных площадях 4 и 5 (табл. 25), которые располагаются на высоте 1000 м над ур.м. и характеризуют основной диапазон разнообразия насаждений, отличающихся по степени инсолируемости местообитаний (см. таблицы 9, 12). Так, на высоте 1000 м над ур.м. для абрикоса отмечается экологический оптимум, в особенности на крутых склонах северной ориентации. Вместе с тем с подъемом в горы бонитет древостоев резко снижается: уже на высоте 1100 м над ур.м. при инсолируемости 37–67 ккал/см² · год он соответствует У классу (пробная площадь 3). На более инсолируемых склонах он так же снижается: при инсолируемости 97–127 ккал/см · год и перепаде абсолютных высот местообитаний от 1000 до 1300 м бонитет изменяется от II до IV класса (пробные площади 1, 5).

Характер изменения бонитета деревьев не аналогичен изменению обилия абрикоса, следовательно существует сдвиг фитоценотического и экологического оптимумов (см. табл. 2-5).

Таблица 25. Бонитировочная характеристика древостоев абрикоса на постоянных пробных площадях

Высота, м над ур.м.	Приход радиации, ккал/см ² год	Встречаемость, %	Высота дерева в 20-летнем возрасте, м	Бонитет	Пробная площадь
1000	37,5-67,5	$\frac{54}{79}$	6,5	I	4
1000	97,6-127,5	$\frac{11}{39}$	5,9	II	5
1200	97,6-127,5	$\frac{35}{67}$	4,5	III	2
1300	97,6-127,5	$\frac{25}{56}$	3,9	IV	1
1100	37,5-67,5	$\frac{56}{100}$	2,8	V	3

Примечание. В числителе - встречаемость абрикоса, в знаменателе - всей совокупности лесообразующих пород.

Так, на высоте 1100 м над ур.м. встречаемость абрикоса наибольшая, а бонитет - самый низкий. Таким образом, здесь фитоценотические условия благоприятны для данного вида, а экологический нет. Однако в местообитаниях абрикоса, приуроченных к высоте 1000 м над ур.м. по крутым склонам северной ориентации (37-67 ккал/см² · год), как обилие абрикоса, так и класс бонитета формируемых им насаждений достигают наибольших значений. Исходя из первого основного положения предложенной нами методики, можно предполагать, что именно ценопопуляции подобных местообитаний должны быть выделены как особо охраняемые.

Для более полного обоснования сделанного вывода, необходимо привлечь материалы по характеристике формового разнообразия абрикоса. Для этого рассмотрим данные по численности деревьев различных форм абрикоса в пересчете на 1 га площади, занимаемой ценопопуляциями. Выбор в качестве показателя численности деревьев, а не процентного соотношения особей представленных форм абрикоса более оправдан, так как для ряда местообитаний процент особей

Таблица 26. Количество деревьев различных форм абрикоса на ключевых участках, шт./га

Ключевой участок (пробная площадь)	Характеристика плодов									
	Цвет			Вкус				Форма		
	желтый	оранжевый	светло-желтый	сладкий	сладо-кислый	кислый	кисло-сладкий	плоская	округлая	яйцевидная
1	281	103	46	236	79	12	103	33	215	182
2	268	46	56	56	176	37	101	139	139	92
3	20	65	12	57	8	4	28	4	89	4
4	212	79	246	168	167	45	157	23	313	201
5	68	-	9	13	43	8	13	4	51	22
6	69	2	3	15	25	15	19	25	10	39
7	74	9	26	48	26	17	18	48	30	31

Окончание табл. 26

Ключевой участок (пробная площадь)	Характеристика плодов								
	Наличие румянца		Отделяемость косточки		Поражаемость болезнями и вредителями по баллам				
	есть	нет	отделяется	не отделяется	0	1	2	3	4
1	211	219	347	83	-	-	117	243	64
2	166	204	351	19	-	64	183	123	-
3	97	-	97	-	-	-	16	62	19
4	140	397	478	59	17	290	170	47	13
5	13	64	77	-	-	23	23	27	4
6	39	35	35	39	-	-	-	-	-
7	30	79	109	-	-	-	-	-	-

какой либо формы может быть и высоким, но общая численность особей оказывается незначительной из-за низкого обилия вида.

Материалы табл. 26 позволяют отметить, что на ключевых участках, представленных постоянными пробными площадями 1-3, 5, 7, как правило, отсутствует какая-либо из выделенных форм абрикоса обыкновенного, что говорит об обеднении полиморфности вида в этих условиях, недостаточной полноте представительства имеющихся форм.

Особого же внимания заслуживает пробная площадь 4, на которой произрастают все выделенные формы абрикоса, причем в максимальном количестве. Ценопопуляции с аналогичными экологическими условиями, характеризующимися приуроченностью к высоте 1000 м над ур.м. и приходом радиации 37-67 ккал/см² · год, следует выделять как особо охраняемые. Такие ценопопуляции наиболее полно представляют генофонд изучаемого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе мы рассматривали один из методических подходов к изучению проблемы внутривидовой изменчивости растений в горах, основу которого составляют шкалы ординации растительных сообществ, позволяющие исследовать изменчивость растений с учетом характера переирования условий обитания.

Предлагаемое методическое решение позволило повысить эффективность как нестационарных, так и стационарных исследований. Его использование помогает со сравнительно небольшими затратами труда и времени получить данные об экологической изменчивости формовой структуры ценопопуляций основных лесообразующих видов для крупных районов их обитания. Появилась возможность для объективного обоснования ключевых участков и выполнения интерполяции данных, полученных на постоянных пробных площадях, детального обоснования особо охраняемых ценопопуляций, где внутривидовая изменчивость растений представлена наиболее полно.

Предложенные методические решения позволяют не только полнее и глубже вскрыть картину экологической изменчивости растений, но и точнее ориентироваться в экологическом и биоценоотическом адресе изучаемых ценопопуляций, что очень важно для практического использования результатов исследований.

В прикладном аспекте предлагаемый методический подход позволяет, на наш взгляд, получить необходимую основу для решения широкого круга задач. Например, поскольку появилась возможность ординировать формовое разнообразие расте-

ний ценопопуляций с учетом их экологических и ценотипических координат, становится возможным и решение проблемы типизации биоценозов с учетом формовой структуры их ценопопуляций. Эти же результаты могут быть использованы для конструирования и создания биологически устойчивых искусственных растительных сообществ, что очень важно не только в целях зеленого строительства, но и для решения проблемы сохранения редких и исчезающих видов растений, а также для рекультивации нарушенных земель.

Рассмотренный в книге методический подход позволит получить фактическую основу для практической реализации идеи организации интродукционной работы по принципу экологических аналогов (Вавилов, 1965). Осуществление этого принципа при работе с растениями в горных районах дает возможность получить конкретную информацию о диапазоне экологических свойств различных форм растений и координатах местообитаний, откуда они могут быть получены. Применение и развитие данного методического подхода ускорит решение проблемы выяснения полиморфизма горных видов.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Виды деревьев и кустарников, произрастающих на пробных площадях (1983 г.)

Вид	Пробная площадь, №						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Sorbus tianschanica</i> Rupr.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salix pyrofolia</i> Ldb.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Populus tremula</i> L.	-	-	-	-	-	-	+
<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Crataegus songorica</i> C.Koch	+	+	+	+	+	+	+
<i>Crataegus almaatensis</i> Pojark.	+	+	+	+	+	-	+
<i>Malus sieversii</i> (Ldb.) M.Roem	+	+	+	-	-	-	+
<i>Acer semenovii</i> Rgl. et Herd	+	-	+	+	+	+	+
<i>Juniperus pseudosabina</i> Fisch et Mey	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Berberis heteropoda</i> Schrenk	+	+	+	+	+	-	+
<i>Cotoneaster racemifolia</i> (Desf.) C.Koch	-	-	-	-	-	-	-
<i>Atrophaxis muschketovii</i> Krassn.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Spirea hypericifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	-
<i>Lonicera tatarica</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lonicera hispida</i> Pall.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lonicera tianschanica</i> Pojark.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euonymus semenovii</i> Rgl.	+	+	+	+	+	-	+
<i>Rosa beggeriana</i> Schrenk	-	-	-	+	+	+	-
<i>Rosa laxa</i> Retz.	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rosa platyacantha</i> Schrenk	+	+	+	+	+	-	+
<i>Viburnum opulus</i> L.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Rubus idaeus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ribes meyeri</i> Maxim.	-	-	-	-	-	-	+
Итого	13	12	14	13	13	9	15

Характеристика постоянных и временных пробных площадей, заложенных в ул. Когур-Булак

Высота, м над ур.м.	ВНПСР, ккал/см ² .год	Встречаемость по породам *	Сумма встречае- мости
1	2	3	4
		Постоянные пробные площадки	
1300	106,5	41Аб., 20Брк., 19Яб., 6Кл. 41Кр., 33Жм., 27Шп., 25Брб., 22Кз., 1Крч.	<u>55</u> 78
1200	112,5	56Аб., 37Брк., 10Яб., 3Кл. 63Кр., 39Жм., 18Брб., 10Шп., 2Кз.	<u>79</u> 90
1100	54,0	41Брк., 41Аб., 19Кл., 11Яб. 32Жм., 13Кр., 12Брб., 12Шп., 7Тв., 4Кз.	<u>81</u> 47
1000	48,0	64Аб., 50Брк., 48Кл., 3Вз., Ед.Яб., 47Шп., 36Жм., 27Кз., 23Крч., 19Кр., 13Тв., 9Брб.	<u>78</u> 92
1000	109,5	49Брк., 19Аб., 14Кл., 1 Вз. 66Шп., 48Тв., 9Крч., 8Жм., 6Брб., 3Кр., 1Кз.	<u>51</u> 86
1200	143,0	33Аб., 30Брк., 8Кл. 31Шп., 14Кр., 13Тв., 12Крч., 4Жм., 4Брб., 3Кз.	<u>80</u> 90

1300	85,5	<u>19Брк., 14Яб., 12Аб., 12 Ос., 6Кл.</u>	<u>80</u>
		26Жм., 17Кр., 9См., 3Шп., 2Брб.	40
1800	87,0	<u>34Е., 13 Ос.</u>	<u>44</u>
		29Мл., 28Шп., 23Жм., 9Брб., 8Ив., 5Брк., 2Кз.	59
2300	109,5	<u>43Е.</u>	<u>43</u>
		27Шп., 19Рб., 12Ив., 1ОЖм.	45
		Временные пробные площади	
1300	112,5	<u>46Аб., 21Брк., 16Яб., 5Кл.</u>	<u>61</u>
		51Кр., 1ОЖм., 1ОШп., 8Брб., 8Кз., 4Крч.	74
1300	112,5	<u>27Аб., 24Брк., 19Яб., 7Кл.</u>	<u>39</u>
		45Кр., 21Кз., 15Жм., 13Брб., 2Шп., 1Тв.	69
1100	58,9	<u>54Брк., 44Аб., 13Кл., 6Яб., 4Вз.</u>	<u>70</u>
		43Жм., 11Брб., 7Тв., 7Кр., 4Шп., 1Кз.	53
1200	128,8	<u>38Аб., 38Брк., 24Яб., 12Кл., 6Вз.</u>	<u>60</u>
		37Кр., 21Жм., 10Брк., 5Шп.	48
1100	63,0	<u>51Аб., 33Брк., 22Кл., 2Вз., 1Яб.</u>	<u>61</u>
		24Жм., 11Кр., 5Шп., 3Брб., 1Кз.	36

1	2	3	4
1200	114,5	50Аб., 31Брк., 15Яб., 2Кл., 74Кр., 43Жм., 27Кз., 14Шп., 4Брб.	<u>67</u> 91
1000	52,5	74Аб., 52Кл., 41Брк., 34Ж., 28Кз., 26Крч., 23Шп., 13Кр., 8Тв., 7Брб.	<u>76</u> 75
1000	106,4	31Аб., 30Брк., 18Кл., 1Яб 58Шп., 32Тв., 16Крч., 2Брб., 1Кз., 1Яб.	<u>39</u> 81
1200	92,0	56Аб., 24Брк., 18Яб., 16Кл., 4Вз. 56Кр., 39Жм., 6Шп., 4Тв., 3Брб.	<u>62</u> 80
1200	110,4	46Аб., 38Брк., 10Яб., 3Кл. 62Кр., 39Жм., 19Брб., 11Шп., 2Кз.	<u>61</u> 90
1800	46,5	60Е., 41 Ос. 42Шп., 18Жм., 12Брз., 12Рб., 5Мл., 4Ив., 3Брк., 1См., 1Брб.	<u>71</u> 51
2300	96,1	52Е. 38Шп., 21Жм., 14Мл., 12Рб., 5Ив.	52 <u>64</u>

*В числителе - деревья, в знаменателе - кустарники.

Оценка надежности вычисленной доли
встречаемости вида

Для оценки степени надежности вычисленной доли нужно прежде всего выяснить величину средней ошибки оценки доли. Средняя ошибка доли определяется по формуле

$$m = \pm \sqrt{\frac{P \cdot (100 - P)}{n}}$$

где m - средняя ошибка доли, %; P - величина доли занятых учетных площадок, %; n - общее количество заложенных учетных площадок.

Степень достоверности найденной доли оценивается по величине фактического значения критерия t -Стьюдента, который рассчитывается по формуле

$$t_{\text{факт}} = \frac{P}{m}$$

Рассчитанное $t_{\text{факт}}$ сравнивается с $t_{\text{табл}}$, которое берется для 1%-го уровня значимости и с учетом количества наблюдений (общего числа заложенных учетных площадок).

Если окажется, что $t_{\text{факт}} < t_{\text{табл}}$, то найденную оценку доли нельзя считать надежной. В таком случае необходимо увеличить количество учетных площадок и вновь рассчитать долю занятости их. В целом же нужно иметь в виду, что ошибка доли имеет максимальную величину, когда доля равна 50%. Чем дальше от этой величины (в большую или меньшую сторону), тем меньше ошибка. Соответственно этому, если занятость площади близка к 50%, требуется наибольшее количество учетных площадок.

Пример. В таблице указано, что из 155 учетных площадок 81 занята пихгой. Доля занятости составила 52,3%, ошибка -

$$m = \pm \sqrt{\frac{52,3 \cdot (100 - 52,3)}{155}} = \pm 4;$$

$$t_{\text{факт}} = \frac{52,3}{4} = 13,1.$$

Согласно приложению 4, табличное значение критерия t -Стьюдента для 1%-го уровня значимости при 155 наблюдениях (т.е. 154 числе степеней свободы) равно 2,576, следовательно, рассчитанная доля надежна на 1%-ном уровне значимости. Ее уверенно можно использовать для того, чтобы судить по ней о выборке и генеральной совокупности, которые она характеризует.

Приложение 4
Значения критерия t =Стьюдента*

n'	Уровень значимости, В		n'	Уровень значимости, В	
	0,05	0,01		0,05	0,01
1	12,706	63,657	16	2,120	2,921
2	4,303	9,925	17	2,110	2,898
3	3,182	5,841	18	2,101	2,878
4	2,776	4,604	19	2,093	2,539
5	2,571	4,032	20	2,086	2,845
6	2,447	3,707	21	2,080	2,831
7	2,365	3,499	22	2,074	2,819
8	2,306	3,355	23	2,069	2,807
9	2,262	3,250	24	2,064	2,797
10	2,228	3,169	25	2,060	2,787
11	2,201	3,106	26	2,056	2,779
12	2,179	3,055	27	2,052	2,771
13	2,160	3,012	28	2,048	2,763
14	2,145	2,977	29	2,045	2,756
15	2,131	2,947	30	2,042	2,750
			∞	1,960	2,576

* n' - число степеней свободы, равное общему числу наблюдений минус единица ($n-1$).

Приложение 5

Выравнивание расчетных долей встречаемости по фактору инсолируемости склонов в горах

Выравнивание производится способом скользящей средней. Сущность его заключается в том, что для каждого значения инсолируемости склонов доля встречаемости рассчитывается как средняя арифметическая из трех значений: предыдущей, последующей и соответствующей доле данной градации инсолируемости склона. При этом для сглаживания крайних долей по выравниваемому их ряду берется удвоенная величина крайней доли ряда; к которой прибавляется последующая (или предшествующая) доля, а полученную сумму также делят на три.

Пример. В таблице (приложение 6) имеем следующий ряд рассчитанных долей: 59,3; 57,2; 52,3; 18,6.

Сглаженная величина первой расчетной доли получится, если: $\frac{59,3+59,3+57,2}{3} = 58,6$; второй $\frac{59,3+57,2+52,3}{3} = 56,2$; третьей $\frac{52,3+18,6+18,6}{3} = 29,8$.

Приложение 6

Оценка средней разности для сопряженных выборок

Для определения существенности средней разности сопряженных по какому-либо фактору выборок долей встречаемости растений необходимо знать: 1) величину средней разности $(-d)$ и 2) величину ошибки этой разности, т.е. m_{-d} , которая определяется по формуле

$$m_{-d} = \sqrt{\frac{\sum d^2 - (\sum d)^2 : n}{n(n-1)}}$$

где d - разность между сопряженными парами оценок долей встречаемости; n - общее число сопряженных пар долей встречаемости.

Существенность разности оценивается по критерию t -Стьюдента. Для этого сначала рассчитывается фактическое значение критерия t -Стьюдента:

$$t_{\text{факт}} = \frac{-d}{m}$$

Затем с учетом числа степеней свободы по таблице приложения 2 определяется табличное значение критерия Стьюдента для 1%-го уровня значимости. Если фактическое значение критерия больше табличного, то разность существенна. Если фактическое значение критерия меньше табличного, то разность нельзя признать существенной. В этом случае делается заключение о сходстве сравниваемых сопряженных выборок.

Пример. Необходимо сравнить оценки встречаемости видов, полученные на группе контрольных растительных сообществ в натуре, и имеющиеся для них оценки встречаемости по модели. Поскольку каждая из оценок для каждого сообщества берется с учетом факторов среды, следовательно, мы имеем сопряженные выборки. Сравнить их нужно методом попарных сравнений.

Результаты сравнения оценок встречаемости вида

Встречаемость вида, %		Разность, d	Квадрат разности, d ²
замер в натуре	по модели		
18,6	17,8	+0,8	0,64
16,2	15,4	+0,8	0,64
17,4	16,5	+0,9	0,81
20,2	19,5	+0,7	0,49
Суммы 72,4	69,2	3,2	2,58
Средние 18,1	17,3	0,8	-

$$m_d = \sqrt{\frac{\sum d^2 - (\sum d)^2 : n}{n(n-1)}} = \sqrt{\frac{2,58 - 3,2^2 : 4}{4(4-1)}} = 0,04;$$

$$t_{\text{факт}} = \frac{-\bar{d}}{m} = \frac{0,80}{0,04} = 20,0$$

Для трех степеней свободы ($4-1=3$) значение $t_{0,5} = 3,18$, $t_{0,1} = 5,84$. Следовательно, даже при строгой оценке, разность в долях встречаемости вида в контроле и оцениваемая по модели существенна.

Приложение 7

95%-ный доверительный интервал для долей встречаемости видов растений

Для того чтобы оперировать вычисленными выборочными долями встречаемости, нужно знать, насколько точно они характеризуют исследуемое растительное сообщество в целом, т.е. генеральную совокупность, из которой была сделана выборка. Некоторое представление об этом дает уже и величина ошибки выборочной доли встречаемости. Но эта величина сама по себе позволяет судить лишь о том, как надежно охарактеризована сама выборка. Чтобы судить по этой выборке о средней доле встречаемости в целом для растительного сообщества, нужно с учетом выборочной доли и ее ошибки рассчитать доверительный интервал генеральной средней оценки доли встречаемости.

В общем виде доверительный интервал для генеральной средней доли встречаемости вида растений записывается так:

$$P \pm t \cdot m_{\bar{p}}$$

Здесь $t \cdot m_{\bar{p}}$ - предельная ошибка выборочной средней доли при данном числе степеней свободы и принятом уровне значимости.

Порядок расчета величины $m_{\bar{p}}$ описан в приложении 1. Величину критерия t - Стьюдента можно взять из таблицы приложения 4. Ее надо брать для 5%-го уровня значимости, так как именно он принят для большинства биологических исследований.

Пример. В приложении 3 дается пример анализа выборки, где оценка выборочной доли встречаемости пихты составила 52,3%. Для установления этой оценки было заложено 155 учетных площадок. Отсюда число степеней свободы равно $155-1=154$. Выборочная ошибка доли равнялась ± 4 .

По таблице значения критерия t -Стьюдента (см. приложение 4) находим, что для данного числа степеней свободы при 5% уровне значимости критерий Стьюдента равен 1,96. Соответственно этому по формуле (5) имеем следующие границы доверительного интервала:

$$52,3 \pm 1,96 \cdot 4\% = 44,46 \text{ -- } 60,14\%.$$

Смысл этих интервалов таков: можно быть уверенным в том, что фактический процент встречаемости вида в растительном сообществе, из которого была взята выборка, находится в интервале от 44,46% до 60,14%. Взятый нами за основу расчетов 5% уровень значимости интервала указывает на степень уверенности нашего суждения.

Для облегчения расчетов доверительных интервалов можно использовать готовые таблицы.

95%-ный доверительный интервал для биномиального распределения

Число наблюдений, f	Размер выборки			
	20	30	50	100
1	2	3	4	5
0	0-17	0-12	0-07	0-04
1	0-25	0-17	0-11	0-05
2	1-31	1-32	0-14	0-07
3	3-38	2-27	1-17	1-08
4	6-44	4-31	2-19	1-10
5	9-49	6-35	3-22	2-11
6	12-54	8-39	5-24	2-12
7	15-59	10-43	6-27	3-14
8	19-64	12-46	7-29	4-15
9	23-68	15-50	9-31	4-16
10	27-73	17-53	10-34	5-18
11	32-77	20-56	12-36	5-19
12	36-81	23-60	13-38	6-20
13	41-85	25-63	15-41	7-21
14	46-88	28-66	16-43	8-22
15	51-91	31-69	18-44	9-24
16	56-94	34-72	20-46	9-25

Окончание таблицы

1	2	3	4	5
17	62-97	37-75	21-48	10-26
18	69-99	40-77	23-50	11-27
19	75-100	44-80	25-53	12-28
20	83-100	47-83	27-55	13-29
21		50-85	28-57	14-30
22		54-88	30-59	14-31
23		57-90	32-61	15-32
24		61-92	34-63	16-33
25		65-94	36-64	17-35
26		69-96	37-66	18-36
27		73-98	39-68	19-37
28		78-99	41-70	19-38
29		83-100	43-72	20-39
30		88-100	45-73	21-40
31			47-75	22-41
32			50-77	23-42
33			52-79	24-43
34			54-80	25-44
35			56-82	26-45
36			57-84	27-46
37			59-85	28-47
38			62-87	28-48
39			64-88	29-49
40			66-90	30-50
41			69-91	31-51
42			71-93	32-52
43			73-94	33-53
44			76-95	34-54
45			78-97	35-55
46			81-98	36-56
47			83-99	37-57
48			86-100	38-58
49			89-100	39-59
50			93-100	40-60

Примечание. Если число наблюдений превосходит 50, то следует брать за наблюденное число 100- $\frac{1}{2}$ и вычитать каждый доверительный предел из 100

Для использования этой таблицы сначала находят колонку цифр доверительных интервалов, соответствующую общему числу заложенных учетных площадок (размер выборки). Затем по графе "число наблюдений" находят цифру, соответствующую количеству занятых учетных площадок видом. На пересечении соответствующих ряда и колонки определяем границы доверительных интервалов.

Пример. Всего заложено 100 учетных площадок. 30 площадок оказалось занятыми : видом. Отсюда доверительный интервал будет равен 21-40%, средняя встречаемость вида растения - 30%.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Алма-Атинской области. Л., 1961. с.220.

Березин Э.Л. Особенности роста ели Шренка с разными типами ветвления побегов. - Тр. КазНИИ лесн. хоз-ва, 1965, вып.5, № 2, с.3-15.

Березин Э.Л. Внутривидовая изменчивость ели Шренка. - В кн.: Научные основы восстановления лесного фонда и повышение продуктивности лесов Казахстана. Алма-Ата, 1967, с.17-34.

Березин Э.Л. К систематике и формовому разнообразию ели Шренка. - В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноведение. (Матер. совещ. 1967 г.). Петрозаводск, 1970а, с.199-202.

Березин Э.Л. Внутривидовая изменчивость ели Шренка. - В кн.: Научные основы восстановления лесного фонда и повышение продуктивности лесов Казахстана. Кокчетав, 1970б, с.118-211.

Бицин Л.В. Строение и продуктивность горных лесов. М., 1965. 128 с.

Вавилов Н.И. Географическая изменчивость растений. Избр. тр.: В 5 томах. М.; Л., 1965а, т.5, с.120-126.

Вавилов Н.И. Проблема происхождения культурных растений в современном понимании. Избр. тр.: В 5 томах. М.; Л., 1965б, т.5, с.131-142.

Вавилов Н.И. Интродукция растений в советское время и ее результаты. Избр. тр.: В 5 томах. М.; Л., 1965в, т.5, с.674-689.

Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. Избр. тр.: В 2 томах. М.; Л., 1967а, т.1, с.88-202.

Вавилов Н.И. Дикие родичи плодовых деревьев. Избр. тр.: В 2 томах. М.; Л., 19676, т.1, с.225-247.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 236 с.

Волкова Н.К. Популяции дикого абрикоса Заилийского и Джунгарского Алатау и использование ценных форм в селекции и производстве. - В кн.: Материалы научно-методического совещания по культуре абрикоса в Средней Азии. Ташкент, 1977, с.95-106.

Воробьев Д.В. Классификация и методика исследования типов леса в горных лесных массивах. - В кн.: Классификация типов горных лесов Казахстана. Целиноград, 1966, вып.5, с.24-38.

Выгодская Н.Н. Радиационный режим и структура горных лесов. Л., 1981. 255 с.

Гались И.А. Влияние экспозиции и состава насаждений на продуктивность пихтово-буковых древостоев влажных буцин. - В кн.: Сб. научных трудов Харьковского с.-х. ин-та, 1982, вып.286, с.66-69.

Ган П.А. Экологические основы интродукции и лесоразведения в поясе еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе, 1970. 295 с.

Глазовская М.А. Материалы для классификации почв северных склонов Заилийского Алатау. - Изв. АН КазССР. Сер. почв., 1946, № 3(28), с.20-42.

Голгофская К.Ю. Изменчивость растительности верхнего предела леса в Кавказском заповеднике. - В кн.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Фрунзе, 1967, с.45-50.

Голод Д.С. Некоторые закономерности в распределении форм ели обыкновенной по типам леса. - В кн.: Сб. ботанических работ Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества, 1971, вып.3, с.15-22.

Голубева Е.И., Лебедева М.Г., Максимова В.Ф., Пузаченко З.М. Влияние радиационного режима на формирование продукции наземной фитомассы во вторичных лесах среднего Сихото-Алиня. - В кн.: Фитоактинометрические исследования горных лесов. Владивосток, 1977, с.188-199.

Гулисашвили В.З. Горное лесоводство. М.; Л., 1956. 350 с.

Гуриков Д.Е., Печенкина С.Н. Типы еловых лесов Северного Тянь-Шаня. - В кн.: Научные основы повышения продуктивности лесов. Алма-Ата, 1971, с.33-42.

Данченко А.М. Феногеографический анализ структуры популяции березы в Северном Казахстане. - В кн.: Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных пород. Свердловск, 1975, вып.91, с.18-25.

Данченко А.М., Дубынин Г.Б. Оценка устойчивости количественных признаков вегетативных органов березы. - В кн.: Рациональное использование и повышение устойчивости лесов Казахстана. Шучинск, 1983, с.66-77.

Джангалиев А.Д. Агрометеорологические условия произрастания яблоневых лесов в Заилийском и Джунгарском Алатау. Алма-Ата, 1969. 22 с.

Джангалиев А.Д. Рост и развитие яблоневых лесов в связи с особенностями микроклимата высотных зон Заилийского и Джунгарского Алатау. Алма-Ата, 1973. 126 с.

Джангалиев А.Д. Охрана и воспроизводство генофонда плодовых лесов Казахстана. - Бюл. ГБС АН СССР, 1976, вып.102, с.107-111.

Джангалиев А.Д. Дикая яблоня Казахстана. Алма-Ата, 1977. 280 с.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1973. 235 с.

Драгавцев В.А. Феногенетический анализ изменчивости в растительных популяциях. - Вестн. АН КазССР, 1963, № 10, с.33-42.

Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М., 1961. 208 с.

Завадский К.М. Учение о виде. Л., 1961. 489 с.

Зайцев Г.Н. Методические указания по биометрическим вычислениям в исследованиях по растениеводству. Применение биометрических методов в изучении явлений возмещающей изменчивости у растений. Л., 1967. 87 с.

Зайцев Г.Н. Корреляционные связи между количеством цветков, их диаметром и высотой растений у гелениума осеннего. - В кн.: Математические методы в биологии. Л., 1972, с.127-133.

Калмыкова В.Г. Биоклиматические черты горной природы. Калинин, 1975. 128 с.

Камчибеков Н.К. Формы ели тянь-шаньской. Фрунзе, 1978. 110 с.

Киргизов Н.Я. Внутривидовая изменчивость и семеноводство пихты сибирской в восточном Казахстане. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Рига, 1979. 20 с.

Киргизов Н.Я. Изменчивость пихты сибирской в зависимости от высоты над уровнем моря. - Экология, 1981, № 6, с.93-94.

Кожевникова Н.Д. Еловые леса Тянь-Шаня. Фрунзе, 1976а. 181 с.

Кожевникова Н.Д. Многолетний прирост побегов ели Шренка и их охвоенность в зависимости от возрастного состава деревьев и экологических условий в различных частях географического ареала. - В кн.: Экология и биология ельников Тянь-Шаня. Фрунзе, 1976б, с.117-132.

Кожевникова Н.Д. Морфологические особенности ели Шренка в онтогенетическом ряду возрастных состояний. - В кн.: Биоэкологические исследования в еловых лесах Тянь-Шаня. Фрунзе, 1981, с.68-93.

Кожевникова Н.Д. Биология и экология тянь-шаньской ели. Фрунзе, 1982. 238 с.

Кокорева И.И. Боярышник алма-атинский в ценозах дико-плодовых лесов Заилийского Алатау. - В кн.: Изучение и охрана заповедных объектов. Алма-Ата, 1984, с.92-93.

Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения: Полевая геоботаника. М.; Л., 1964, т.3, с.154-178.

Косец Н.И. Основные закономерности распределения лесной растительности в советских Карпатах и Прикарпатье. - Бот. журн., 1967, т.52, № 3, с.317-331.

Костина К.Ф. Абрикос. Л., 1936. 291 с.

Кочергина А.А., Кожевникова Н.Д. Транспирация ели

Шренка в зависимости от биологических особенностей и экологических условий. - В кн.: Экология и биология ельников Тянь-Шаня. Фрунзе, 1976, с.101-115.

Кречетова Н.В. К вопросу о внутривидовой изменчивости ясеня маньчжурского. - В кн.: Закономерности внутривидовой изменчивости древесных пород. Свердловск, 1975, с.38-43.

Кречетова Н.В. Экологическая изменчивость кедра корейского. - В кн.: Экология и защита леса. Л., 1982, вып.7, с.28-34.

Лигачев И.Н. Природные популяции дуба и их использование при повышении продуктивности кавказских лесов. - В кн.: Охрана природы Адыгеи. Майкоп, 1978, с.88-91.

Маликова Г.И. О некоторых микроклиматических особенностях горных склонов Заилийского Алатау и влиянии их на произрастание плодовых культур. - В кн.: Повышение продуктивности плодово-ягодных насаждений. Алма-Ата, 1972, с.34-37.

Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. I. Форма изменчивости. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1968а, вып.60, с.3-54.

Мамаев С.А. О закономерностях колебания амплитуды внутривидовой изменчивости количественных признаков в популяциях высших растений. - Журн. общ. биол., 1968б, т.29, вып.4, с.413-426.

Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1969, вып.64, с.3-38.

Мамаев С.А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. III. Экологическая изменчивость. - Тр. Ин-та экологических растений и животных, 1971, вып.82, с.3-29.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 271 с.

Мамаев С.А., Яценко В.М. Изменчивость некоторых количественных признаков боярышника сибирского, произраста-

юшего в восточной части Челябинской области. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1968, вып.60, с.76-85.

Манько Ю.И. Пихтово-эловые леса северного Сихотэ-Алиня. Л., 1967. 216 с.

Махнев А.К. О внутривидовой и географической изменчивости и морфогенезе листьев *Betula verrucosa* Ehrh., *B. pubescens* Ehrh. на Среднем Урале. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1969, вып.64, с.39-68.

Махнев А.К. Изменчивость генеративных органов березы в связи с эколого-географическими и генетическими факторами. - Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1971, вып.82, с.30-79.

Махнев С.А. Внутривидовая изменчивость уральских берез по биологическим свойствам семян. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1978, вып.116, с.11-62.

Медведев А.Н., Гуриков Д.Е. Лесорастительное районирование темнохвойных лесов Северного Тянь-Шаня. - В кн.: Актуальные вопросы лесного хозяйства Казахстана. Алма-Ата, 1972, вып.3, с.41-58.

Медведев А.Н. Экологические основы лесоразведения в подпоясе еловых лесов Северного Тянь-Шаня. - В кн.: Лесное хозяйство Казахстана. Алма-Ата, 1973, с.44-78.

Медведев А.Н. Значение инсоляции для формирования условий произрастания в горах Северного Тянь-Шаня. - В кн.: Проблемы лесного хозяйства Казахстана. Алма-Ата, 1975, с.91-97.

Медведев А.Н., Манько А.И. Типы лесорастительных условий склонов в еловом подпоясе Заилийского Алатау. - В кн.: Научные основы повышения продуктивности лесов. Алма-Ата, 1971, с.168-182.

Мухамедшин К.Д. Типология кленовников юга Киргизии. - Тр. Кирг. ЛОС, 1959, вып.2, с.3-33.

Мухамедшин К.Д. К методике исследования естественного возобновления арчи. - Тр. Кирг. ЛОС, 1962, вып.3, с.3-26.

Мухамедшин К.Д. Арчовые леса и редколесья Южной Киргизии. - Тр. Кирг. ЛОС, 1967, вып.5. 267 с.

Мякушко В.К., Плюта П.Г., Танцюра Ф.Б. Экологические формы дуба обыкновенного дубово-сосновых лесов Украин-

ского Полесья. - В кн.: Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск, 1982, № 8, с.74-77.

Назимова Д.И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Л., 1975. 116 с.

Никитинский Ю.И. О некоторых экологических особенностях видов арчи в бассейне реки Киргиз-Ата. - Тр. Кирг. ЛОС, 1958, вып.1, с.57-64.

Полевая геоботаника: В 5 томах. Л., 1964. Т.3. 563 с.

Пояркова А.И. Род 733. Боярышник - *Crataegus* L. - В кн.: Флора СССР. М.; Л., 1939, т.9, с.416-453.

Проскуряков М.А. К вопросу об элементарной структуре насаждений. - В кн.: Научно-производственная конференция по вопросам лесного хозяйства в Казахстане. Тез. докл. Алма-Ата, 1967а, с.15-16.

Проскуряков М.А. Горизонтальная структура ельников Тянь-Шаня. - В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967б, с.59-64.

Проскуряков М.А. Методика построения эмпирической модели размещения деревьев в горных лесах. - Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1978, № 1, с.17-24.

Проскуряков М.А. Региональные модели обилия лесобразующих пород как основа комплексных биоценотических исследований в горных лесах. - В кн.: Биоценотические исследования еловых лесов Прииссыкуля. Фрунзе, 1979, с.17-21.

Проскуряков М.А. Горизонтальная структура горных темнохвойных лесов. Алма-Ата, 1983. 202 с.

Проскуряков М.А., Кокорева И.И. Курчавка Мушкетова в Заилийском Алатау. - В кн.: Изучение и охрана заповедных объектов. Алма-Ата, 1984, с.93.

Проскуряков М.А., Пусурманов Е.Т. Размещение и охрана абрикоса обыкновенного в Заилийском Алатау. - В кн.: Изучение и охрана заповедных объектов. Алма-Ата, 1984, с.91-92.

Родионов Б.С. О внутривидовой дифференциации растительности северного макросклона центральной части Заилийского Алатау. - Бот. журн., 1976, № 2, т.61, с.200-210.

Родионов Б.С. Об использовании эколого-топографиче-

ского метода при изучении растительности гор: (на примере подпояса лиственного леса в Заилийском Алатау). - Бот. журн., 1981, т.66, № 9, с.1280-1293.

Розанова М.А. Вид как экологическая проблема. - Усп. совр. биол., 1947, т.23, вып.1, с.69-86.

Ролдугин И.И. О дифференциации растительности пояса еловых лесов Северного Тянь-Шаня. - В кн.: Взаимодействие биотических компонентов и среды в некоторых экосистемах Тянь-Шаня. Фрунзе, 1983, с.44-54.

Ротов Р.А. К вопросу о внутривидовой экологической дифференциации растений. - Бюл. ГБС АН СССР, 1974, № 94, с.47-50.

Русанов Ф.Н. Интродуцированные боярышники Ботанического сада АН УзССР. - В кн.: Дендрология Узбекистана. Ташкент, 1965. Т.1. 378 с.

Сабиров Б.Э. Видовой состав и вертикальные границы распределения диких плодовых растений на западном Гиссаре. - Бот. журн., 1959, т.44, № 4, с.519-521.

Северская В.Н. Географическая изменчивость размеров и формы листьев *Malus sieversii* (Ldb) M.Roem в лесных природных популяциях. - В кн.: Материалы научно-производственной конференции КазСХИ. Алма-Ата, 1973, с.82-86.

Серебряков И.Г. Биология тянь-шаньской ели и типы ее насаждений в пределах Заилийского и Кунгей-Алатау. - Тр. Бот. сада. АН КазССР, 1945, вып.82, т.5, с.103-175.

Синская Е.Н. Динамика вида. Л., 1948. 507 с.

Соседов И.С. Исследование баланса снеговой влаги на горных склонах в Заилийском Алатау. Алма-Ата, 1967. 199 с.

Справочник по климату СССР. Солнечная радиация, радиационный баланс и солнечное сияние. Л., 1967, вып.18, ч.1, с.15-28.

Сукачев В.Н. Очередные задачи русской дендрологии. - В кн.: Труды Всероссийской лесной конференции 10-17 ноября 1921 г. в Москве. М., 1922, вып.1, с.3-9.

Сукачев В.Н. Лесные породы. Систематика, география и фитосоциология. М., 1928. 80 с.

Тышкевич Г.Л. Еловые леса Советских Карпат. М., 1962. 171 с.

Углов В.А. Ландшафтно-экологическая изменчивость частот генов в популяциях растений. - Журн. общ. биол., 1980, т.41, № 3, с.425-435.

Фам ван Нанг. Сравнительно-анатомическое изучение некоторых предполагаемых гибридов в роде *Crataegus* L. - Узбекский биол. журн., 1976, № 6, с.48-52.

Филлипов Г.В., Рубцов В.Г., Чертов О.Г. Связь таксационных характеристик древостоев с условиями местопроизрастания. - Лесоведение, 1980, № 1, с.27-33.

Хуторцев И.И. Плодоношение буковых лесов в западной части северного Кавказа. - Тр. Тбилисского ин-та леса, 1976, вып.25, с.144-148.

Циновскис Р.Э. Боярышники Прибалтики. Рига, 1971. 381 с.

Чухахин В.М. Физическая география Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1964. 254 с.

Шалатова Л.И. Влияние ориентации на таяние снежников. - В кн.: Таяние снежников в горах Средней Азии. Ташкент, 1956, с.190-201.

Шейнгауз А.С. Анализ пространственной динамики состава пород в лесах Сихотэ-Алиня. - Лесоведение, 1979, № 4, с.13-14.

Шульгин И.А. Растение и солнце. Л., 1973. 251 с.

Шутилов В.А. Популяционная структура дуба черешчатого на Кавказе и перспективы ее использования в агролесомелиоративных целях. - Бюл. ВНИИагролесомелиор., 1982, № 2/38, с.18-21.

Dohrenbusch A. - Forstarchiv, 1982, Bd.53, N 6, S.199-204.

Духовников Ю., Богданов К. - Горско стопанство, 1979, т.38, № 10, с.19-22.

Gleason H.A. - Bull. Torrey Bot. Club, v.47, n.1, p.24-33.

Gostynska-Jakuszezowska M. - Arbor. korn, 1975, t.20, S.113-129.

Held M.E. - Bull. Torrey Bot. Club, 1983, v.10, N 1, p.55-62.

Hrabetova-Uhrova A. - *Biologia*, 1970, v.25, N 7, p.497-499.

Jentys-Szaferowa J. - *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1955, t.24, N 1, s.207-236.

Kronfuss H., Stern R. - *Pflanzensoziol.*, 1978, N 23, 78 S.

Lemke J. - *PTPN*. 1979, N 48, S.69-73.

Михайлов В. Върху ендегната изменчивост на иглиците и нейното значение за таксономията на черния бор (*Pinus nigra* ARN). *Горскостоп. наука*, 1983, т.20, № 1, с.3-20.

Mitton J.B., Grant M.C. - *Amer.J.Bot.*, 1980, v.67, N 2, p.202-209.

Reed K.L. - *Forest Sci.*, 1980, v.26, N 1, p.33-50.

Roiko-Jokela P. - *Folia forest.* 1980, N 452, 21 S.

Strahler A. - *Biogeogr.*, 1978, v.5, N 4, p.403-423.

Temps R.C., Coulson K.L. - *Solar Energy*, 1977, v.19, N 2, p.179-184.

Turesson G. - *J. of Heredity*, 1922, N 3, p.211-350.

Vooková V. - *Biología*, 1978, t.33, N 10, s.787-793.

White E.J. - *Forest Ecol. and Manag.*, 1982a, v.4, N 3, p.225-245.

White E.J. - *Forest Ecol. and Manag.*, 1982b, v.4, N 3, p.247-259.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
Глава 1. РАЗВИТИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В ГОРАХ	6
Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ МЕТОДИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	14
Глава 3. ОСОБЕННОСТИ ОРДИНАЦИИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В ГОРАХ.....	23
Глава 4. НЕСТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ	47
Глава 5. СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ В МОДЕЛЬНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ	59
Глава 6. ОБОСНОВАНИЕ ВЫДЕЛЕНИЯ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ	98
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	106
ПРИЛОЖЕНИЯ	108
ЛИТЕРАТУРА.....	121

Михаил Александрович Проскуряков,
Ертай Тлеулесович Пусурманов,
Ирина Ивановна Кокорева

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
В ГОРАХ. (Методические вопросы исследований)**

Утверждено к печати Ученым советом
Главного ботанического сада
Академии наук Казахской ССР

Зав.редакцией Н.Л.Селиванова
Редактор Р.А.Баяндина
Оформление художника Н.Ф.Чурсина
Ст.корректор А.А.Давыденко

ИБ № 2022

Подписано в печать 24.03.86. УГ 12029

Формат 60x84¹/16. Бум.тип. № 2

Офсетная печать. Усл.п.л. 7,7

Усл.п.кр.-отт. 7,7. Уч.-изд.л. 7

Тираж 500. Заказ 99. Цена 1 р. 10 к.

Издательство "Наука" Казахской ССР
480100, г.Алма-Ата, ул.Пушкина, 111/113
Типография издательства "Наука" Казахской ССР
480021, г.Алма-Ата, ул.Шевченко, 28