

ОПИСАНИЕ ФАЙЛА

Проскуряков М.А. Закономерности формирования пространственной структуры древостоя горных еловых лесов Тянь-Шаня

Статья. — Лесоведение. — 1971. — №6. — С. 3-10.

В статье на примере чистых еловых лесов Тянь-Шаня показано, что в горах преобладает групповое размещение деревьев. В пессимальных условиях среды обитания такие контагиозные скопления деревьев в виде биогрупп формируют лишь редины, в которых биогруппы не влияют друг на друга, а являются только фрагментами леса. В этих биогруппах главенствуют законы внутреннего взаимодействия между их деревьями. Однако по мере приближения к оптимуму произрастания увеличивается густота стояния биогрупп и степень взаимовлияния между ними, что при определенных пределах плотности их стояния ведет к образованию целостного явления уже нового уровня – древостоя лесного биогеоценоза. В древостоях лесных биогеоценозов имеет место снижение роли господствующих деревьев внутри биогрупп. Притом тем сильнее, чем плотнее стоят биогруппы. Закономерности формирования древостоя биогеоценоза как нового комплексного целого складываются в результате действия закономерностей формирования слагающих его биогрупп и нарастания силы взаимосвязей между ними. Знание данных закономерностей поможет разработке более совершенных методов изучения леса, классификации лесных биогеоценозов, оценке и содействию естественному возобновлению лесообразующих пород, в разработке рациональных способов рубок и ухода за лесом. А также в совершенствовании методов математического моделирования, прогнозирования динамики формирования хозяйственной и биологической ценности лесов, управления строением и продуктивностью искусственных и естественных биогеоценозов.

Далее следуют материалы опубликованного файла статьи.

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 634.0.582.475

М. А. ПРОСКУРЯКОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЯ ГОРНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ТЯНЬ-ШАНЯ

Рассматриваются особенности пространственного строения древостоев в чистых еловых насаждениях Тянь-Шаня. Показано, что в пределах насаждений деревья распределяются преимущественно биогруппами. Законы формирования древостоя внутри биогрупп являются основными как для биогрупп, так и для всего древостоя насаждения.

Перед учеными и практиками лесного хозяйства все еще стоят такие насущные вопросы, как типологическая классификация лесов, оценка и содействие естественному возобновлению лесообразующих пород, разработка рациональных способов рубок, уход за лесом, лесопосадки.

Становится все более очевидным, что проявляющаяся при исследовании лесов тенденция дробления их на основные составляющие части с последующим их изучением (наряду с общим целым) является весьма перспективной. В качестве примера можно сослаться на развивающиеся методы анализа лесных биогеоценозов по типам биогеоценологических парцелл, микроассоциаций и др. (Дылис, Уткин, Успенская, 1964; Ярошенко, 1958 и др.). Данные такого анализа даже на первоначальном этапе разработки позволили внести существенные коррективы в методику лесоводческих исследований.

На работу, проведенную нами в этом направлении, существенное влияние оказало учение о биогеоценологических парцеллах. Дело в том, что при выделении биогеоценологических парцелл как комплексных частей от столь же комплексного целого — биогеоценозов особое внимание обращается не только на существование глубокой органической связи между парцеллами биогеоценоза, но и на наличие внутренних связей между составляющими парцеллу компонентами. При этом подчеркивается, что в случае отсутствия внешних связей парцелла теряет свое качество как часть биогеоценоза.

Взяв за основу и развивая дальше эти положения, мы разработали гипотезу о характере и общих закономерностях формирования пространственной структуры лесного биогеоценоза. Сущность гипотезы в биогеоценологическом плане сводится к следующим положениям.

1. Закономерности, действующие внутри основных типов биогеоценологических парцелл, являются главными как для самих парцелл, так и в целом для биогеоценозов, в которых они находятся.

2. Закономерности формирования биогеоценоза как целого складываются под влиянием закономерностей формирования слагающих его взаимодействующих между собой основных парцелл. Степень взаимовлияния закономерностей формирования основных типов парцелл и за-

кономерностей формирования биогеоценоза зависит от плотности размещения парцелл в биогеоценозе, а также от набора типов основных парцелл и их свойств.

В связи с этой гипотезой возникает задача разграничения связей на внутри- и межпарцеллярном уровнях. В случае подтверждения гипотезы можно было бы приступить не только к анализу качественного становления биогеоценоза как комплексной системы, но и к прогнозированию возможностей формирования биогеоценологических систем статистическими методами. Для проверки гипотезы был проведен анализ формирования древостоя основной породы насаждений.

На обсуждаемом этапе исследований использовались интегральные оценки роста и развития лесного древостоя, так как это требует меньших материальных затрат, чем изучение процессов метаболизма, и в то же время является наглядным следствием последнего.

Одним из наиболее подходящих объектов для наблюдения являются чистые еловые леса Тянь-Шаня, формирующиеся в условиях исключительной пестроты макро- и микрорельефа местообитаний, расположенных в пределах довольно значительного диапазона по абсолютной высоте.

В условиях Тянь-Шаня можно встретить варианты и с очень редким размещением обособленных деревьев или их групп, когда трансформирующая среда обитания влияние деревьев сказывается лишь в небольшом радиусе от их местоположения. В таких случаях взаимовлияние между небольшими локальными поселениями ели отсутствует, а следовательно, и отсутствуют лесные биогеоценозы. Имеются также и лесные биогеоценозы, характеризующиеся тесным контактом и сильным взаимовлиянием всего древостоя на значительной площади.

В тех случаях, когда сомкнутость полога основного вида (ели Шренка) по каким-либо причинам снижается, свободные от ели промежутки не заполняются другими столь же мощными видами древесных пород. Чаще всего эти места заселяются травостоем, довольно низкими кустарниками, кустарничками. Это значительно облегчает наши исследования, так как становится очевидным, что влияние кустарниковой и травянистой растительности на формирование елового древостоя наиболее сильно сказывается лишь на первых этапах поселения и закрепления елового самосева. Причем в сомкнутых еловых лесах взаимодействие между основными древесными породами сводится к взаимодействию только между деревьями ели Шренка.

В дальнейшем мы избегаем употребления термина «парцелла», поскольку это понятие обычно используется в биогеоценологическом смысле. В нашей же работе будут рассматриваться вопросы распределения и взаимовлияния только деревьев, а не комплексных в биогеоценологическом отношении образований.

Результаты изучения ельников Тянь-Шаня позволяют с 5%-ной достоверностью отметить всеобщий для исследуемого района (хребты Заилийский и Кунгей Алатау) факт неслучайного, контагиозного (группового) распределения деревьев как в пределах лесных биогеоценозов, так и вне их, когда формируются не связанные в биогеоценоз фрагменты леса.

Этот вывод основывается не только на визуальных, но и на статистических данных, полученных методами анализа дисперсии распределения численности деревьев в зависимости от размера учетной площадки в длину по трансекту (Грейг-Смит, 1967), а также оценкой гомогенности распределения деревьев путем сравнения его с распределением Пуассона (Василевич, 1969).

Иллюстрируем результаты анализа по двум местоположениям (Заилийский Алатау): характерно, что здесь, на высоте 1900 м над уровнем моря, формируется лесной биогеоценоз, а на высоте 2400 м (вблизи верхних пределов распространения ели) имеются лишь еловые фрагменты, не связанные взаимовлиянием.

Графическое изображение дисперсии численности деревьев (рис. 1) в обоих случаях дает пики, которые приходятся против длины учетных площадок, соответствующих среднестатистическому диаметру скопления деревьев. В конкретных примерах средние размеры скоплений соответствуют 10—12 м. Характерно, что размещение самосева также носит контагиозный характер.

Наличие контагиозности подтверждается данными проверки размещения древостоя и самосева путем сравнения его с распределением Пуассона (табл. 1).

Данные анализа распределения деревьев позволили выдвинуть для решения следующие основные вопросы: 1) поскольку распределение скоплений деревьев и самосева неслучайное, то от какой группы факторов оно зависит? 2) что представляют собой скопления деревьев и самосева, и имеются ли внутри них закономерности, управляющие их ростом и развитием?

Чтобы получить ответ на первый вопрос, можно временно абстрагироваться от возрастных и прочих особенностей формирования деревьев и рассматривать лишь их скопления.

Исследования в этом плане позволили сделать вывод о том, что на характер распределения скоплений действует вполне определенная группа факторов среды обитания, подающаяся учету и оценке в конкретных величинах. В подтверждение сошлемся на результаты факторного анализа дисперсий количественного распределения скоплений на единицу площади, а также количества господствующих деревьев внутри скоплений в различных местообитаниях. По данным табл. 2 с 1%-ной достоверностью можно утверждать, что к числу факторов, действующих на распределение и размеры контагиозных скоплений деревьев, относятся высота местоположения над уровнем моря, крутизна склона и его ориентация и, очевидно, некоторые другие.

Перечисленные косвенно действующие факторы, как правило, объединяют в себе ряд комбинаций более конкретных, прямо действующих факторов: температуры, радиации, осадков, наложения взаимоотношений между самосевом ели и другими видами растений. Наконец, об-

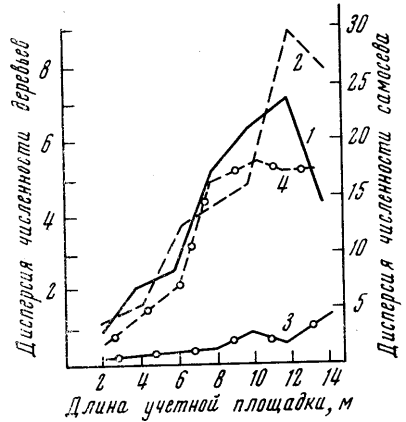


Рис. 1. Зависимость дисперсии от размера (по длине) учетной площадки.

Участок лесного биогеноза: 1 — дисперсия численности деревьев; 2 — то же, самосева. Участок с лесными фрагментами: 3 — дисперсия численности деревьев; 4 — то же, самосева

Таблица 1

Результаты анализа размещения деревьев и самосева на пробных площадях

Объекты учета	Размер площадок для учета численности, м ²	Количество учетных площадок	Фактическое отношение наблюдаемой дисперсии численности к ожидаемой	95%-ные доверительные границы отношения дисперсий (по Грей-Смит, 1967)
Лесной биогеноз				
Деревья	20	25	2,08	0,52—1,64
Самосев	20	50	4,18	0,64—1,44
Участок с лесными фрагментами				
Деревья	20	25	1,86	0,52—1,64
Самосев	2	50	2,30	0,64—1,44

щая картина пространственной структуры должна корректироваться и такими факторами, как возраст древостоя насаждений, средообразующее влияние сформировавшихся еловых биогрупп и т. д. Однако все это, хотя и усложняет дальнейшее изучение, не снимает правомочности общего вывода о том, что распределение деревьев ели неслучайное, контагиозное и зависит от группы действующих факторов среды. В результате изменчивости действующих факторов среды в одних местообитаниях

Таблица 2

Результаты факторного анализа дисперсий количества контагиозных скоплений на единицу площади (I) и количества деревьев в контагиозных скоплениях (II)

Разброс	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Дисперсия	Отношение дисперсий	Табличное значение критерия Фишера	
					5%	1%
I						
По фактору абсолютной высоты местоположения	90,68	3	30,23	9,72	2,65	3,88
Остаточный	381,18	187	3,11			
II						
По фактору абсолютной высоты местоположения	36,41	3	12,14	6,32	2,65	3,88
Остаточный	360,59	188	1,92			
По фактору крутизны склона	55,03	4	13,76	6,20	2,41	3,41
Остаточный	413,69	186	2,22			
По фактору ориентации склона	47,76	4	11,69	5,34	2,41	3,41
Остаточный	406,52	186	2,19			

формируются лишь обособленные, контагиозные скопления деревьев, не связанные взаимовлиянием между собой; в других (ближе к оптимальным) — формируется такое количество контагиозных скоплений деревьев, что начинает проявляться взаимовлияние между ними. Тогда появляется лесной биогеоценоз. Таким образом, внутренние законы роста и формирования древостоя в контагиозных скоплениях для определенных пределов плотности пространственной структуры лесного биогеоценоза должны сохранять свое ведущее значение. В подтверждение рассмотрим ряд особенностей роста деревьев в контагиозных скоплениях (второй из поставленных ранее вопросов).

Поскольку факт контагиозного распределения деревьев в насаждениях уже неоднократно отмечался (Грибанов, 1965; Лесков, 1956; Логвинов, 1955; Макаренко, 1965; Симон, 1926, и др.), в дальнейшем представляется целесообразным воспользоваться общепринятым для обозначения таких скоплений деревьев термином «биогруппы».

Как видно из табл. 3, существенных различий в густоте размещения 70—90-летних деревьев внутри обособленных биогрупп (у крайних границ распространения ели) и биогрупп в относительно сомкнутом лесу не имеется, что обусловлено внутренними законами их формирования.

Результаты анализа древостоя 133 биогрупп, расположенных в лесу средней сомкнутости и обособленно, приведены в табл. 4. Парные коэффициенты корреляции между наиболее существенными показателями древостоя внутри сформировавшихся еловых биогрупп свидетельствуют о том, что тенденции в знаках связей не зависят от условий, в которых находится биогруппа: внутри насаждения или изолированно, в пределах экологического оптимума или вне его.

Корреляционный анализ подтверждает, что внутренние закономерности формирования биогрупп являются следствием совместного очень тесного роста особей, результатом формирования определенного ведущего комплекса древесных растений.

Из приведенного корреляционного анализа следует, что на действующие внутри биогрупп общие закономерности формирования древостоя может накладываться влияние окружающих еловых биогрупп. Например, для биогрупп, расположенных в относительно сомкнутом лесу, это особенно наглядно проявляется в резком снижении роли господствующих деревьев, а также и в хорошо заметном снижении абсолютной величины парных корреляций по всем прочим вариантам расчетов.

Таблица 3

Результаты сравнения дисперсий густоты размещения 70—90-летних деревьев в биогруппах по фактору абсолютной высоты их местообитания

Разброс	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Дисперсия	Отношение дисперсий	Табличное значение критерия Фишера	
					5%	1%
По фактору абсолютной высоты	3,16	1	3,16	2,01	4,06	7,24
Остаточный	70,81	45	1,57			

Таблица 4

Парные коэффициенты корреляции между показателями древостоя внутри еловых биогрупп

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

Примечание. Вверху каждой клетки таблицы записаны парные корреляции для биогрупп, расположенных в насаждении с древостоем средней полноты; внизу — для биогрупп, не влияющих одна на другую, расположенных в виде отдельных лесных фрагментов (у верхних высотных пределов распространения ели).

Следовательно, хотя внутренние закономерности развития древостоя в биогруппах и являются основными, ведущими, нарастание численности биогрупп по мере приближения к оптимуму обитания может привести к значительному увеличению роли связей между биогруппами.

Предложенный прием сравнительного анализа корреляционных связей параметров древостоя внутри биогрупп основных лесообразующих видов позволяет давать оценку процессов становления древостоя биогеоценозов. Появляется возможность оценки начала появления взаимовлияния между биогруппами и степени его нарастания в направлении от крайних к оптимальным условиям. Поэтому можно проводить не только количественный анализ степени взаимодействия между структурными частями древостоя, но и устанавливать границы: когда имеется насаждение как комплексная система взаимодействующих биогрупп, а когда имеются только обособленные биогруппы в виде фрагментов леса.

Можно сделать вывод, что биогруппы представляют собой в известных пределах саморегулирующиеся системы, имеющие определенный

цикл формирования. Это положение наглядно проявляется при изучении возрастной динамики формирования их древостоя.

Как видно из рис. 2, за период формирования внутри еловых биогрупп происходит весьма интенсивный отпад деревьев, свидетельствующий о чрезвычайно высокой плотности древостоя и о напряженности процесса его дифференциации. Численность особей, а также размер занимаемой

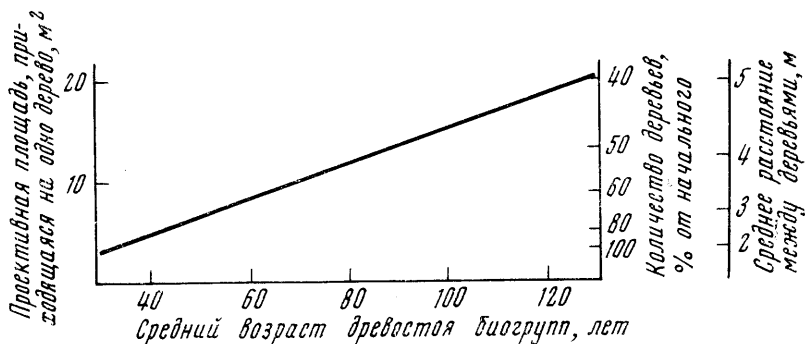


Рис. 2. Возрастная динамика некоторых параметров древостоя в биогруппах

ими площади регулируется главным образом биологическими возможностями выживания взаимодействующих особей.

На примере анализа древостоя одной из таких биогрупп, расположенных в лесном биогеоценозе (табл. 5), видно, что в категорию отпада и угнетенных деревьев в первую очередь попадают особи, отставшие во времени поселения и по высоте ствола.

Таблица 5

Распределение деревьев различной степени угнетения по возрасту и высоте внутри биогруппы

Степень угнетения	Количество деревьев, шт.	Доверительные интервалы	
		возраст деревьев, лет	высота ствола, м
Господствующие деревья	39	53,00—51,94	14,86—14,06
Угнетенные деревья	86	32,73—32,01	2,24—1,70
Мертвые, сухие деревья	63	25,37—24,55	1,99—1,37

Образование еловых биогрупп с несколькими господствующими деревьями объясняется наличием таких площадей местообитаний, которые пригодны для поселения и удовлетворительного роста, развития особей вида, вынужденных в дальнейшем соседствовать друг с другом. Однако размеры, пригодных для ели местообитаний, в пределах лесной площади варьируют в зависимости от степени благоприятности среды в целом. Поэтому по мере ухудшения среды на лесной площади все больше будут появляться незначительные по размерам локальные участки местообитаний, заселяемые несколькими молодыми особями. Когда древостой достигает зрелого возраста, такие местообитания оказываются пригодны для нормального развития всего одного дерева. Сопутствующие этому дереву особи или находятся в сильно угнетенном состоянии, лишь дополняя онтогенетически сложившуюся биогруппу, или отмирают и выпадают.

Общая картина изменения пространственной структуры древостоя в зависимости от факторов среды может быть дополнительно иллюстриро-

вана анализом отношения числа господствующих деревьев, расположенных сомкнутыми группами (контагиозно), к числу относительно обособленно растущих господствующих деревьев в насаждениях (табл. 6).

По данным дисперсионного анализа этот показатель существенно зависит от условий обитания (достоверно на 1% -ном уровне).

Таблица 6

Результаты факторного анализа дисперсии отношения числа господствующих деревьев, расположенных группами, к числу относительно обособленных господствующих деревьев в насаждении

Разброс	Сумма квадратов отклонений	Число степеней свободы	Дисперсия	Отношение дисперсий	Табличные значения критерия Фишера	
					5%	1%
По фактору абсолютной высоты местообитания	132,24	3	44,08	35,55	2,65	3,88
Остаточный	233,01	188	1,24			
По фактору крутизны склона	34,86	4	8,72	4,90	2,41	3,41
Остаточный	333,62	187	1,78			
По фактору ориентации склона	29,30	4	7,35	4,06	2,41	3,41
Остаточный	339,09	187	1,81			

С ухудшением условий обитания отношение количества господствующих деревьев, растущих сомкнутыми группами, к числу относительно обособленных снижается, что свидетельствует об увеличении количества последних. Степень влияния анализируемых факторов среды на этот показатель, рассчитанная по данным дисперсионного анализа, высока. Например, влияние фактора высоты над уровнем моря составляет 35,24%.

В табл. 7 показаны наиболее существенные различия в законах формирования древостоя внутри био группы и древостоя биогеоценоза в целом. Как видно из сказанного выше, выдвинутая рабочая гипотеза в приложении к основным закономерностям формирования древостоя для нашего объекта представляется справедливой.

Действительно, как мы видели, закономерности, действующие внутри еловых био групп, являются определяющими. Они сохраняют свое значение и внутри биогеоценоза, где имеется комплекс взаимодействующих био групп. Формирование древостоя биогеоценоза как комплексного целого складывается в результате влияния закономерностей формирования слагающих его био групп и взаимосвязей между ними. Это стимулирует выработку более общих законов формирования древостоя биогеоценоза, которые в свою очередь несколько видоизменяют по форме (но не по содержанию) законы формирования био групп. Причем степень такой трансформации опять-таки зависит от плотности размещения био групп в биогеоценозе, т. е. от количества био групп и, конечно, от их видового состава.

В настоящей работе рассматривалось основное звено леса — лесобразующая порода. С ней, как известно, весьма тесно увязываются все прочие характеристики лесных биогеоценозов, поэтому комплексное биогеоценотическое изучение лесов Тянь-Шаня целесообразно проводить с учетом выявленных особенностей структуры их древостоев.

Поскольку гипотеза подтверждалась на объекте, имитирующем с известными допущениями широтную зональность в распределении лесной растительности, то можно предполагать, что основные ее положения окажутся справедливыми и в географических зональных масштабах формирования лесных биогеоценозов. Это видно и из ряда сводок по лесной растительности Крайнего Севера, Сибири, средней полосы европейской части СССР. При сравнении сводок хорошо прослеживается изменение оценок пространственного строения древостоев в лесах.

Нужно иметь ввиду вероятность исключительно сильного усложнения связей внутри древостоев смешанных, сомкнутых лесов, близких к

оптимальным широтам. Особенно сложны для изучения в этом плане леса, подвергавшиеся интенсивному вмешательству человека, где естественные закономерности формирования древостоя неоднократно нарушались.

Понимание прослеженных закономерностей поможет в разработке более совершенных методик изучения леса, классификации биогеоценозов.

Таблица 7

Основные различия в формировании древостоя еловых биогрупп и насаждений

Биогруппы	Древостой насаждения в целом
Скученное, контактное размещение особей	Вероятностное распределение биогрупп или относительно обособленных отдельных особей
Высокая густота размещения и взаимовлияние особей, поддерживающиеся с начала тесного их контакта	Взаимное влияние частей древостоя варьирует в широких пределах
Цикличность возвратного формирования древостоя	Сочетание процессов старения и обновления

Знание этих закономерностей необходимо для математического моделирования и прогнозирования естественных лесных биогеоценозов (их хозяйственной и биологической ценности) и, наконец, для разработки методов управления строением и продуктивностью искусственных и естественных биогеоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. «Наука», Л., 1969.
 Грейг-Смит П. Количественная экология растений. «Мир», М., 1967.
 Грибанов Л. Н. Сосновые леса Казахстана и биологические основы хозяйства в них. Автореф. докт. дис. Свердловск, 1965.
 Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., т. 69, вып. 4, 1964.
 Лесков Н. Д. Особенности таксационной характеристики и структуры биогрупп в типе леса бор-брусничник. Тр. по лесному хоз-ву Уральского лесотехн. ин-та, вып. 4. Свердловск, 1956.
 Логвинов И. В. О некоторых особенностях в строении и росте смешанных сосново-еловых насаждений типа леса сосняк-черничник Ленинградской области. Технич. информ. по результатам научно-исслед. работ ЛТА, № 26. Л., 1955.
 Макаренко А. А. Перегруппировка деревьев по высоте. Вестн. сельхоз. науки Казахстана, № 9, 1965.
 Спмон Ф. Ф. Опыт исследования естественного возобновления сосны. Изв. Казанск. ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства. 1926.
 Ярошенко П. Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Ботан. ж., т. 43, № 3, 1958.

Алма-Атинский заповедник

Поступила
8 III 1971

M. A. PROSKURIAKOV

**REGULARITIES OF THE FORMATION OF SPACE STRUCTURE
BY MOUNTAINOUS SPRUCE FORESTS IN THE TIAN-SHAN MOUNTAINS**

In pure spruce forests in the Tian-Shan mountains trees are distributed by biogroups. High density and mutual influence of trees within the biogroup account for a series of stable specific regularities of tree formation. Consequently the biogroups prove to be main nuclei in the biogeocoenosis, where the processes of stand formation and differentiation take place. Regularities of the stand formation in a biogeocoenosis, being a complex of the interacting biogroups, develop as a result of their interaction and regularities of their formation.