

Семихатова О. А. О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира. Бот. журнал, т. 47, 1962, № 5.

Семихатова О. А. Репараторная особенность как фактор стойкости высокогорных растений Памира. Проблемы соврем. ботаники II, Л., 1965. Тезисы докладов Всесоюзной научной конференции по изучению и освоению пустынных территорий Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1968. Труды Памирской биол. станции, т. 1, Душанбе, 1963.

Тюрин М. М. Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. Труды АН ТаджССР, Ин-т ботаники, т. 57, 1957.

Фазылова С. Влияние температуры на фотосинтетическую способность некоторых полкустарников, кустарников и древовидных форм пустынных растений. Тезисы докл. конференции по вопросам использования и улучшения пустынных пастбищ, Ташкент, Изд. АН УзССР, 1960.

Филиппова Л. А. Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений В. Памира. Труды БИН АН СССР, сер. 4, вып. 13, Л., 1959.

Хаджикурбанова Г. Водный режим эфемеров и эфемероидов юго-западных Кызыл-Кумов. Тезисы докл. конференции по вопросам использования и улучшения пустынных пастбищ, Ташкент, АН УзССР, 1960.

Язкулыев А. Повышение теплоустойчивости клеток злаков *Aristida Karelini* (Trin. et Ruor.) Roushev. и *Arundo donax* L., под влиянием температуры среды в природных условиях. Сб. Цитологические основы приспособления растений к факторам среды, ИИЛ., 1964.

Stocker O. Das Wasserdefizit von gefasspflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta, 7, H. 2—3, 1929.

УДК 634.9

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ДЕРЕВЬЕВ В ДРЕВОСТОЯХ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ РАЗЛИЧИЙ МЕЖДУ ТИПАМИ ЛЕСА В ГОРНЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Е. П. Смолоногов, П. Ф. Трусов

Рассмотрена морфометрическая изменчивость деревьев в древостоях двух контрастных по лесорастительным условиям типам леса. Сделан вывод о том, что характер варьирования морфометрических показателей в древостоях каждого типа леса своеобразен. При одинаковой форме связи, хорошо отражаемой логарифмической кривой, уровень варьирования и интенсивность его изменений во времени в каждом типе леса различны. Всякого рода сравнения морфометрической изменчивости в лесных сообществах возможны только на одинаковых этапах онтогенеза, только по однородным признакам и в сопоставимых единицах измерений.

Характерной особенностью древостоя — основного биологического компонента любого лесного биогеоценоза — является высокая морфометрическая изменчивость деревьев, слагающих древостой или их дифференциация. Изменчивость размеров деревьев можно оценить коэффициентами варьирования, либо параметрами и производными уравнений связи морфологических показателей, в частности, параметрами и производными уравнения индекса объема деревьев (Смолоногов, 1970). И в том, и другом случаях оценка характеризует всю совокупность совместно произрастающих деревьев, то есть древостой в целом.

Причину изменчивости надо искать в воздействии комплекса разнообразных факторов. Среди них существенную значимость несомненно будут иметь эколого-географические, биоценотические, генетические, а также неравнозначность условий среды внутри лесного участка, которая создается в результате изменений морфологической структуры древостоев во времени.

Поскольку в типах леса — элементарных классификационных единицах лесных биогеоценозов — объединяются участки, однородные или сходные по лесорастительным условиям, а также по процессам использования, преобразования, перераспределения, накопления и освобождения вещества и энергии, древостой каждого типа леса, по-видимому, должен характеризоваться не только определенными уровнями изменчивости, но и своеобразной формой возрастной динамики этих уровней. И если это так, то морфометрическая изменчивость становится важной качественной категорией, значительно расширяющей возможности использования результатов анализа древостоев не только для решения проблем лесной типологии, но и в других самых разнообразных лесозоологических и лесобиологических исследованиях.

В настоящем сообщении приводятся результаты изучения морфометрической изменчивости деревьев кедра в древостоях кедровника нагорного и кедровника зеленомошно-ягодникового, распространенных в разных высотных поясах изученной территории восточного макросклона Северного Урала и резко различающихся между собой по лесорастительным условиям.

Кедровник нагорный — высокогорный тип леса, занимающий плоские участки водоразделов или прилегающих частей склонов сравнительно невысоких горных хребтов или увалов, с маломощными примитивно-аккумулятивными горно-лесными почвами. Классификационный индекс лесорастительных условий этого типа леса — 311 (Кирсанов, Смолоногов, 1967). Кедровник зеленомошно-ягодниковый распространен в нижележащем высотном поясе, занимает обычно средние части склонов с бурными (по Фирсовой, 1969) горно-лесными слабо оподзоленными почвами средней мощности, индекс лесорастительных условий — 422.

Для анализа изменчивости использованы сплошные перечеты деревьев по ступеням толщины, а также замеры высот, диаметров и объемов 949 учетных деревьев 11 пробных площадей, заложенных в Ивдельском лесхозе Свердловской области в 1966—1967 гг. Возрастная структура древостоев определялась по учетным деревьям, а на одной из пробных площадей (№ 6) был установлен возраст всех кедров после сплошной вырубке древостоя. Краткая таксационная характеристика насаждений пробных площадей приведена в табл. 1.

Как видим, насаждения отличаются сложной морфоструктурой и составом древесных пород, слагающих древостой, а главное — крупными изменениями этих показателей во времени. Для ранних периодов жизни в связи с послепожарным происхождением насаждений (Кирсанов, Трусов, 1968) характерна относительная одновозрастность и двухъярусность древостоев с абсолютным преобладанием в верхнем ярусе березы и очень сложным соотношением хвойных пород в нижнем. В последующие периоды жизни формируются одноярусные насаждения. В составе древостоев увеличивается участие хвойных, а по мере выпадения березы господство переходит к кедру. Под пологом древостоев появляются новые генерации древесных, которые позднее формируют нижний ярус. Разновозрастность древостоев усиливается. Все это сопровождается глубокой перестройкой всей морфологии сообщества как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях, постоянными колебаниями внутренней среды обитания и соответствующими изменениями всех других биокомпонентов сообщества. Вполне понятно, что отдель-

Таблица

Таксационная характеристика древостоев пробных площадей

| № пробной площади | Ярус | Состав насаждений | Таксационные показатели древостоев | | | | | | |
|--|------|-------------------|---------------------------------------|------------------------------|-------------------|---------------------|---|-------------------------------|--------------|
| | | | Колебания возраста деревьев кедр, лет | Средний возраст по кедр, лет | Средняя высота, м | Средний диаметр, см | Сумма площадей се-щадей, м ² | Запас на 1 га, м ³ | в т. ч кедр: |
| Кедровник зеленомошно-ягодниковый (422) | | | | | | | | | |
| 17 | I | 10Б | — | — | 13,3 | 11,0 | 14,6 | 90 | — |
| 3 | II | 2КЗЕ1П3СЗЛ | 33—59 | 50 | 4,4 | 3,9 | 7,1 | 23 | 5 |
| 6 | I | 3К2Е2П3Бед.С,Л | 150—167 | 160 | 17,0 | 23,0 | 35,6 | 314 | 96 |
| 1 | I | 5К1Е1П3Бед.С,Л | 117—176 | 163 | 18,2 | 25,9 | 35,9 | 349 | 174 |
| 1 | I | 5К1Е1П3Бед.С,Л | 150—172 | 165 | 21,2 | 37,4 | 35,1 | 362 | 181 |
| 2 | I | 7К2П1Еед.В,С,Л | 240—297 | 270 | 22,3 | 44,1 | 41,4 | 405 | 275 |
| Кедровник нагорный (311) | | | | | | | | | |
| 16 | I | 6К1Е1П2Б | 78—123 | 101 | 12,1 | 14,8 | 24,7 | 159 | 93 |
| 23 | I | 7К2Б1Еед.П,С,Ос | 98—136 | 116 | 10,9 | 12,5 | 15,7 | 95 | 66 |
| 25 | I | 4К2Е2П2Бед.С,Л,Ос | 94—132 | 118 | 11,2 | 14,7 | 23,3 | 156 | 60 |
| 13 | I | 7К2Б1Сед.Е,П,Л | 117—171 | 163 | 15,1 | 22,4 | 23,5 | 162 | 107 |
| 24 | I | 7К1Е1П1Бед.С | 156—248 | 210 | 12,2 | 22,4 | 23,3 | 151 | 115 |
| 21 | I | 8К1Е1Пед.С | 143—288 | 233 | 15,7 | 26,4 | 23,3 | 171 | 134 |

ные деревья реагируют на изменения усилением или замедлением прироста древесной массы, а это приводит к высокой морфометрической изменчивости, специфичной для древостоев каждого типа леса.

Результаты статистической обработки размерных показателей деревьев кедр в анализируемых древостоях приведены в табл. 2.

Данные табл. 2 указывают, прежде всего, на закономерное снижение варьирования по всем показателям с увеличением возраста древостоев. Следовательно, дифференциация древостоев более высока на ранних периодах жизни, а всякого рода сравнения древостоев по характеру изменчивости можно делать только в сопоставимых возрастах. Форма связи между коэффициентами варьирования V и возрастом A хорошо аппроксимируется графически в системе полулогарифмических координат (за аргумент принимается логарифм возраста) в обратную прямую линию при очень высоких и совпадающих коэффициентах корреляции и корреляционных отношений (колеблются в пределах 0,92—0,98). Сле-

Таблица 2

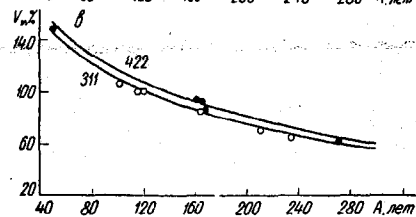
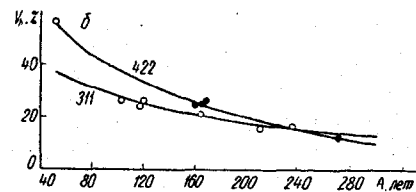
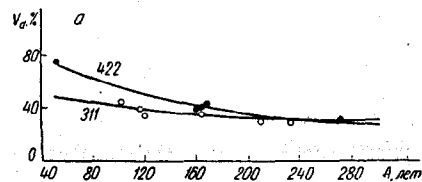
Результаты статистической обработки морфометрических показателей древостоев

| № пробной площади | Индекс типа леса | Средний возраст, лет | M | m_m | σ | m_σ | $v, \%$ | $m_v, \%$ | $R, \%$ | $m_R, \%$ |
|----------------------------------|------------------|----------------------|-------|--------|----------|------------|---------|-----------|---------|-----------|
| По высотам, м | | | | | | | | | | |
| 17 | 422 | 50 | 3,6 | 0,1 | 2,0 | 0,1 | 56,6 | 3,5 | 3,9 | 0,2 |
| 3 | 422 | 160 | 17,1 | 0,2 | 3,0 | 0,2 | 11,2 | 0,6 | 1,3 | 0,1 |
| 6 | 422 | 163 | 16,9 | 0,2 | 4,3 | 0,2 | 25,2 | 1,0 | 1,4 | 0,1 |
| 1 | 422 | 165 | 16,6 | 0,0 | 4,2 | 0,2 | 25,1 | 1,0 | 1,5 | 0,1 |
| 2 | 422 | 270 | 21,2 | 0,2 | 2,7 | 0,2 | 12,8 | 0,7 | 0,9 | 0,1 |
| 16 | 311 | 101 | 11,0 | 0,2 | 2,9 | 0,1 | 27,0 | 1,3 | 1,8 | 0,1 |
| 23 | 311 | 116 | 9,3 | 0,1 | 2,1 | 0,1 | 22,2 | 1,0 | 1,4 | 0,1 |
| 25 | 311 | 118 | 11,5 | 0,1 | 1,9 | 0,1 | 16,8 | 0,7 | 1,1 | 0,1 |
| 13 | 311 | 163 | 14,0 | 0,2 | 3,0 | 0,1 | 21,5 | 1,0 | 1,4 | 0,1 |
| 24 | 311 | 210 | 11,8 | 0,2 | 3,1 | 0,1 | 26,5 | 1,1 | 1,6 | 0,1 |
| 21 | 311 | 233 | 15,1 | 0,2 | 2,4 | 0,1 | 15,6 | 0,8 | 1,2 | 0,1 |
| По диаметрам, см | | | | | | | | | | |
| 17 | 422 | 50 | 3,2 | 0,2 | 2,4 | 0,1 | 74,1 | 5,2 | 5,1 | 0,3 |
| 3 | 422 | 160 | 25,3 | 0,8 | 9,9 | 0,5 | 38,9 | 2,1 | 3,0 | 0,1 |
| 6 | 422 | 163 | 23,9 | 0,5 | 9,8 | 0,4 | 40,7 | 1,8 | 2,3 | 0,1 |
| 1 | 422 | 165 | 22,6 | 0,5 | 9,3 | 0,1 | 41,0 | 1,6 | 2,4 | 0,1 |
| 2 | 422 | 270 | 42,4 | 1,0 | 12,9 | 0,7 | 30,6 | 1,8 | 2,4 | 0,1 |
| 16 | 311 | 101 | 13,4 | 0,4 | 6,1 | 0,3 | 45,6 | 2,5 | 2,9 | 0,1 |
| 23 | 311 | 116 | 15,0 | 0,4 | 5,6 | 0,3 | 37,4 | 1,6 | 2,4 | 0,1 |
| 25 | 311 | 118 | 21,3 | 0,5 | 7,3 | 0,3 | 34,2 | 1,5 | 2,2 | 0,1 |
| 13 | 311 | 163 | 23,4 | 0,5 | 8,3 | 0,4 | 35,5 | 1,8 | 2,3 | 0,1 |
| 24 | 311 | 210 | 22,0 | 0,5 | 7,9 | 0,4 | 35,9 | 1,5 | 2,1 | 0,1 |
| 21 | 311 | 233 | 25,3 | 0,6 | 7,6 | 0,4 | 29,9 | 1,8 | 2,4 | 0,1 |
| По объемам, м³ | | | | | | | | | | |
| 17 | 422 | 50 | 0,004 | 0,0005 | 0,007 | 0,0003 | 147,6 | 16,8 | 10,2 | 1,1 |
| 3 | 422 | 160 | 0,561 | 0,036 | 0,47 | 0,025 | 83,1 | 4,5 | 6,4 | 0,3 |
| 6 | 422 | 163 | 0,538 | 0,030 | 0,50 | 0,020 | 92,4 | 5,9 | 5,4 | 0,3 |
| 1 | 422 | 165 | 0,464 | 0,024 | 0,41 | 0,017 | 88,3 | 3,6 | 5,1 | 0,2 |
| 2 | 422 | 270 | 1,700 | 0,080 | 1,06 | 0,060 | 62,3 | 4,6 | 4,7 | 0,3 |
| 16 | 311 | 101 | 0,121 | 0,010 | 0,13 | 0,010 | 107,4 | 9,1 | 8,2 | 0,7 |
| 23 | 311 | 116 | 0,116 | 0,006 | 0,09 | 0,004 | 76,2 | 3,4 | 4,8 | 0,2 |
| 25 | 311 | 118 | 0,257 | 0,011 | 0,17 | 0,008 | 66,1 | 3,0 | 4,3 | 0,1 |
| 13 | 311 | 163 | 0,386 | 0,020 | 0,33 | 0,014 | 85,4 | 6,1 | 5,1 | 0,3 |
| 24 | 311 | 210 | 0,303 | 0,014 | 0,24 | 0,010 | 80,0 | 3,3 | 4,8 | 0,2 |
| 21 | 311 | 233 | 0,469 | 0,020 | 0,81 | 0,010 | 66,1 | 5,1 | 3,2 | 0,3 |

довательно, связь между морфометрической изменчивостью и возрастом весьма тесная и может быть выражена для всех признаков в обоих типах леса логарифмической кривой. Для древостоев изученных типов леса уравнения связей приведены ниже.

| Индекс | По высоте | По диаметру | По объему |
|---------------|------------------------|------------------------|-------------------------|
| 422 | $v=158,33-60,00 \lg A$ | $v=173,55-59,50 \lg A$ | $v=347,60-116,39 \lg A$ |
| 311 | $v=90,44-31,40 \lg A$ | $v=91,26-25,23 \lg A$ | $v=336,27-113,77 \lg A$ |

Данные табл. 2 показывают также, что уровни варьирования по всем показателям в обоих типах леса неодинаковы. Эти различия более отчетливо иллюстрируются рисунком и табл. 3, где приведены численные по уравнениям связи коэффициенты варьирования в одинаковых возрастах древостоев.



Уровень и динамика варьирования морфометрических показателей древостоев в кедровнике зеленомошно-ягодниковом (422) и кедровнике нагорном (411):

а — варьирование деревьев по диаметру; б — по высоте; в — по объему.

ни может быть оценена величиной первой производной ($V' = \frac{0,434v}{A}$).

Приведенные в табл. 3 величины первых производных по всем варьирующим признакам указывают на снижение интенсивности варьирования с повышением возраста древостоев, а также на более высокую интенсивность изменения варьирования по диаметру и высоте в зеленомошно-ягодниковом кедровнике. Различия уровня варьирования по объему и интенсивности ее изменения между обоими типами леса невелики и почти стабильны во всех возрастах.

Наконец, нельзя не обратить внимание на то, что величина варьирования линейных показателей всегда меньше, чем объемных, но соотно-

При рассмотрении типов леса, близких по характеру лесорастительных условий, такой анализ, вероятно, будет необходим.

Таблица 3
Выравненные значения коэффициентов изменчивости в древостоях кедровников зеленомошно-ягодникового и нагорного

| Индекс типа леса | Возраст, лет | V_h | V_d | V_v | $\frac{V_v}{V_h}$ | $\frac{V_v}{V_d}$ | Производные | | |
|------------------|--------------|-------|-------|--------|-------------------|-------------------|-------------|--------|--------|
| | | | | | | | V'_h | V'_d | V'_v |
| 422 | 50 | 56,43 | 72,75 | 149,88 | 2,66 | 2,06 | 0,520 | 0,515 | 1,010 |
| 311 | 50 | 37,09 | 48,40 | 142,97 | 3,86 | 2,95 | 0,270 | 0,220 | 0,985 |
| 422 | 100 | 38,33 | 54,75 | 114,82 | 3,00 | 2,10 | 0,260 | 0,258 | 0,506 |
| 311 | 100 | 27,64 | 40,80 | 108,73 | 3,94 | 2,66 | 0,136 | 0,110 | 0,492 |
| 422 | 200 | 20,30 | 36,87 | 79,80 | 3,92 | 2,16 | 0,130 | 0,129 | 0,252 |
| 311 | 200 | 18,19 | 33,30 | 74,49 | 4,10 | 2,23 | 0,088 | 0,055 | 0,246 |
| 422 | 300 | 10,30 | 26,70 | 59,60 | 5,80 | 2,23 | 0,087 | 0,086 | 0,168 |
| 311 | 300 | 12,80 | 28,60 | 56,20 | 4,40 | 1,96 | 0,045 | 0,037 | 0,164 |

шения между ними во времени меняются, причем характер и интенсивность по типам леса опять-таки могут быть неодинаковыми. Так, отношение коэффициентов варьирования по объему и диаметру в кедровнике нагорном с возрастом уменьшается, а в кедровнике зеленомошно-ягодниковом, наоборот, увеличивается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ изменчивости размерных показателей деревьев в древостоях разных типов леса позволяет сделать вывод о том, что характер варьирования морфометрических показателей в древостоях каждого исследованного типа леса своеобразен. При одинаковой форме связи, хорошо отражаемой логарифмической кривой, уровень варьирования и интенсивность его изменений во времени различны. Морфометрическая изменчивость деревьев в древостоях как качественная категория расширяет возможности анализа специфичности лесотипологических признаков. При исследовании любых форм биологической изменчивости в лесных сообществах всегда должен учитываться фактор времени. Всякого рода сравнения изменчивости в лесных сообществах возможны только на одинаковых этапах онтогенеза, только по однородным признакам и в сопоставимых единицах измерений.

Институт экологии растений и животных
УФАН СССР

Поступила в редакцию
21 февраля 1970 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Кирсанов В. А., Смолоногов Е. П. Принципы классификации лесорастительных условий и типов леса Лозьвинского Урала. Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства, Чита, Забайкальский филиал геогр. о-ва СССР, 1967.
- Кирсанов В. А., Трусов П. Ф. Особенности послепожарного формирования темнохвойно-кедровых лесов на Северном Урале. Материалы отчетной сессии лаборатории лесоведения и лабораторий почвоведения и почвенной микробиологии за 1967 г., Свердловск, УФАН СССР, 1968.
- Смолоногов Е. П. Использование размерности деревьев в древостоях для диагностики типов леса. Экология, 1970, № 1.
- Фирсова В. П. Лесные почвы Свердловской области и их изменения под влиянием лесохозяйственных мероприятий. Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, вып. 63, Свердловск, 1969.