

М. В. Рогозин

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

МОДЕЛИ РАЗВИТИЯ И СТРУКТУРА ПРОСТЫХ ДРЕВОСТОЕВ



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

М. В. Рогозин

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

МОДЕЛИ РАЗВИТИЯ И СТРУКТУРА ПРОСТЫХ ДРЕВОСТОЕВ

*Допущено методическим советом
Пермского государственного национального
исследовательского университета в качестве
учебного пособия для студентов, обучающихся
по направлению подготовки бакалавров
«Экология и природопользование»*



Пермь 2019

УДК 630.231
ББК 41.3
P598

Рогозин М. В.

P598 Лесоведение. Модели развития и структура простых древостоев [Электронный ресурс]: учеб. пособие / М. В. Рогозин; Перм. гос. нац. исслед. ун-т. – Электрон. дан. – Пермь, 2019. – 8,53 Мб; 178 с. – Режим доступа: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/uchebnie-posobiya/rogozin-lesovedenie.pdf>. – Загл. с экрана.

ISBN 978-5-7944-3354-8

В учебном пособии показано применение методов биометрии и пространственного анализа при изучении древостоев с привлечением новейших научных результатов. В нем использованы знания смежных наук и дается представление о функционировании одноярусных древостоев как целостных экосистем. Описывается история открытия действующих в них законов и акцентируется внимание на новых явлениях: в частности, законе «Золотой пропорции» у соседствующих деревьев, проявлении резкого ослабления конкуренции в микроценозах, на партнерстве между деревьями, разделении между деревьями экологических ниш питания во времени и пространстве. Сформулированы два новых закона развития древостоев и новая парадигма лесоведения.

Предназначено для студентов, аспирантов и преподавателей вузов, научных и инженерно-технических работников биологических и лесных специальностей.

УДК 630.231
ББК 41.3

Рецензенты: профессор кафедры лесных культур, селекции и биотехнологии Поволжского государственного технологического университета д.б.н. **Ю. П. Демаков**

лаборатория таксации и лесопользования Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделения ФИЦ КНЦ СО РАН (рецензент – ведущий научный сотрудник лаборатории, д.с.-х. н., профессор **И. М. Данилин**)

ISBN 978-5-7944-3354-8

© Рогозин М. В., 2019
© ПГНИУ, 2019

Предисловие	5
Введение	7
Глава I. МЕТОДЫ ЛЕСОВЕДЕНИЯ	8
1.1. Биологическая изменчивость и ее показатели	8
1.2. Плюсовые деревья и насаждения, три вида естественного отбора ...	12
1.3. Стандартное отклонение среднего выборочного значения	14
1.4. Критерий различия между средними значениями	19
1.5. Понятие о корреляции. Повторяемость семеношения	22
1.6. Развитие сосны в густых и редких культурах	26
1.7. Развитие ели в культурах Ф.А. Теплоухова	29
Глава 2. РАЗВИТИЕ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ	33
2.1. Появление леса и ранговый закон роста деревьев Е.Л. Маслакова ...	33
2.2. Полнота древостоя, ее стандарт и таблицы хода роста	36
2.3. Классы бонитета и их устойчивость	39
2.4. Три типа роста сосны в культурах М.К. Турского	41
2.5. Биологические константы	44
2.6. Морфогенез древостоев с разной начальной густотой	47
2.7. Закон развития одноярусных древостоев Г.С. Разина	50
2.8. Прогресс и регресс в развитии древостоя	51
2.9. Пик прироста, его критичность. Можно ли «переместить» линию развития прироста рубками ухода ?	53
2.10. Формула оптимальной густоты Г. С. Разина	54
2.11. Закон гомеостаза частот деревьев правых и левых форм А.М. Голикова и теория выращивания сосны на сухих почвах	57
Глава 3. СТРУКТУРА ПРОСТЫХ ДРЕВОСТОЕВ СОСНЫ	64
3.1. Обсуждаемые модели структуры	64
3.2. Анализ структуры древостоя сосны	68
3.2.1. Объекты исследований, их история	68
3.2.2. Определение возраста деревьев и картирование участка	69
3.2.3. Методика и результаты измерения диаметров и высот	77
3.2.4. Таксационная характеристика насаждений	84
3.3. Густота микроценозов и отпад деревьев	85
3.4. Влияние густоты микро, миди- и макроценозов на диаметр деревьев	90

Глава 4. ИЗУЧЕНИЕ ГРУППОВЫХ СТРУКТУР	99
4.1. Градуировка взаимодействия между деревьями и выделение биогрупп	99
4.2. Расстояние до ближнего соседа	105
4.3. Влияние расстояние до ближнего соседа на диаметр дерева	109
4.4. Коррелируют ли диаметры деревьев-соседей?	113
4.5. Корреляция диаметров деревьев как свидетельство отношений партнерства	117
4.6. Партнерство деревьев в парных биогруппах	120
4.7. Экологические ниши для деревьев древостоя	124
4.8. Выводы	130
Глава 5. ПЛОЩАДЬ ПИТАНИЯ ДЕРЕВА	133
5.1. Факторы в изучении площади питания	133
5.2. Построение полигонов питания и их влияние на диаметр дерева	135
5.3. Обсуждение результатов и выводы	139
Глава 6. ЗАКОНЫ РАЗВИТИЯ ОДНОЯРУСНЫХ ДРЕВОСТОЕВ ...	146
6.1. Известные законы – естественного изреживания, ранговый закон роста, закон морфогенеза древостоя	146
6.2. Выдвигаемые законы	149
6.2.1. Закон гомеостаза частот деревьев правых и левых форм А.М. Голикова	149
6.2.2. Закон неравномерного размещения деревьев	149
6.2.3. Закон партнерства деревьев в микроценозах	154
6.3. Кратко об истории интенсивных рубок ухода	157
6.4. Новая парадигма в лесоведении	161
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	166
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	168
ПРИЛОЖЕНИЕ: Стандартная таблица запасов для равнинных лесов Пермского края	175
Сведения об авторе	177

Предисловие

Дисциплина «Лесоведение» относится к вариативной части обязательных дисциплин по направлению подготовки 020800.62 «Экология и природопользование» и формирует систему знаний о внутривидовой изменчивости лесных пород и структуре их насаждений и использовании их для повышения продуктивности и долголетия лесных насаждений. Пособие разработано на основе опыта преподавания данной дисциплины в Пермском государственном национальном исследовательском университете в течение 10 лет; включает 4 главы и 33 параграфа. Они могут быть объединены в рабочей программе дисциплины в разделы:

1. Методы лесоведения.
2. Развитие деревьев и древостоев.
3. Структура простых древостоев.
4. Изучение групповых структур.

Учебное пособие дополняет материал учебника «Лесоведение и лесоводство» С.Н. Сеннова (2005) и объясняет принципы моделирования развития и разработки моделей структуры простых одноярусных древостоев на примере ели сибирской и сосны обыкновенной. Без знаний о лесе как целостном явлении правильно влиять на его части, например, на рост отдельных деревьев, невозможно. Без понимания механизма их развития, вмешательство человека бывает подобно тому, как ребенок разбирает некий сложный прибор, а затем пытается его собрать, да еще и улучшить. Показано, как следование некоторым доктринам лесоведения буквально останавливало его развитие как науки.

Древостой и каждое дерево в нем осваивает некое жизненное пространство (экологическую нишу). Рано или поздно древостой занимает ее всю, достигая предела продуктивности. Казалось бы, мысль о достижении этого предела вполне отвечает законам экологии – закону популяционного максимума Ю. Одума, теории лимитов популяционной численности Андреарты–Бирча и теории биоценотической регуляции численности популяции К. Фридерихса (по: Реймерс, 1994). Однако законы эти в моделировании роста древостоев использовали немногие (Разин, 1979; Нагимов, 2002; Рогозин, Разин, 2015). Даже в самом простом варианте лесного сообщества – лесных культурах – управление лесным фитоценозом осуществляется пока на основе лишь опытных данных.

Изложение в пособии начинается с основ биометрии и конкретных иллюстраций ее применения при изучении лесных насаждений, далее

приводятся примеры, позволяющие проследить ход роста древостоев на моделях их развития в зависимости от начальной густоты. Затем показано изучение структуры 184-летнего древостоя сосны методами пространственного анализа. Полученные результаты служат основой для выводов и обоснования законов, из которых вытекают конкретные рекомендации по управлению лесными насаждениями с целью повышения их продуктивности и долголетия.

Многие вопросы освещены с разных точек зрения, обсуждается и ряд противоречивых позиций. Особенно ценными были следующие монографии: (см.: Эйтинген, 1934; Хильми, 1957; Антанайтис, Загреев, 1981; Загреев, 1978; Кузьмичев, 1977, 2013; Сеннов, 1984, 1999; Маслаков, 1984; Тараканов и др., 2001; Плантационное..., 2005; Седых, 2009; Чернов, 2013; Голиков, 2014; Демаков, 2018; Усольцев, 2013; Усольцев и др., 2018), диссертации: (см.: Хохрин, 1977; Исаков, 1999; Нагимов, 2000; Большакова, 2007; Битков, 2009; Вайс, 2014), учебники и учебные пособия (см.: Ткаченко, 1962; Чернов, 1995; Желдак, Атрохин, 2003; Сеннов, 2005; Фарбер, Соколов, 2005; Верхунов, Черных, 2007; Сретенский, 2007; Калинин, 2011; Мерзленко, Бабич, 2011; Тихонов, 2011), а также статьи (см.: Уранов, 1965; Ипатов, Тархова, 1975; Кайрюкштис, Юодвалькис, 1976; Разин, 1979; Кофман, Гуревич, 2001; Шутов и др., 2001; Грабарник, 2010; Багинский, 2011; Петренко и др., 2012; Романов, Нуреева, Еремин, 2013; Алексеев, 2014).

Прямых ссылок на эти работы в тексте пособия иногда нет, но ознакомление с ними помогло сформулировать новейшие представления о законах развития простых одноярусных древостоев как важного этапа лесообразовательного процесса и ранее они активно цитировались нами в ряде статей и монографий (см.: Рогозин, Разин, 2015; Рогозин, 2016–2018).

Целью изучения курса является формирование целостного представления о простых древостоях как элементарных ячейках лесных экосистем, понимание действия шести законов их развития и основных положений парадигмы лесоведения. Подобное учебное пособие издается впервые.

Автор благодарит своих коллег и всех тех, кто оказывал помощь в подготовке данного учебного пособия, особенно доцента кафедры геологии ПГНИУ к.г.-м.н. П.А. Красильникова и ст. преподавателя кафедры высшей математики ПГНИУ Н.В. Жекину.

Замечания и предложения просьба направлять по адресу:

E-mail rog-mikhail@yandex.ru

Введение

Учебное пособие разработано в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом высшего профессионального образования по специальности 020802.65 «Природопользование» и направления подготовки 020800.62 «Экология и природопользование».

Изложение материала построено на кратком описании и демонстрации влияния какого-либо фактора на продукционные показатели дерева или древостоя, а также отражении его влияния на диаграммах, полученных в результате исследований. Влияние некоторых факторов доказывать было весьма сложно – приходилось преодолевать существующие убеждения, в том числе и свои собственные. Например, в том, что конкуренция между деревьями в микроценозах *должна быть* такой же и даже сильнее, чем на уровне макросообщества (древостоя). Это оказалось не так, и конкуренция менялась на толерантность и взаимное партнерство деревьев.

Влияние структуры древостоя на рост деревьев показано с использованием разных методических подходов – через общую густоту, индивидуальную площадь питания дерева, расстояние между деревьями. Такая перекрестная проверка подкрепляла достоверность выводов и выдвигаемых на их основе законов развития одноярусных древостоев.

Каждый раздел пособия может быть представлен как вопрос на зачете и экзамене. Обычно он содержит следующие элементы:

- решаемая задача и цель исследований;
- объекты, на которых ее решали, и методика работ;
- полученные результаты (таблицы, графики), их анализ;
- выводы, рекомендации или задачи для дальнейших исследований.

При подготовке ответа на вопрос стремиться к точному воспроизведению цифр не следует – достаточно знать их порядок, например, «сила влияния около 10%»; «корреляция достоверная и слабая, около 0.30» или «среднего уровня около $r = 0.50$ » и т.д. Следует обязательно тренироваться и рисовать диаграммы и линии трендов, которые можно упрощать, указывая на точки перегиба линий, например, на возраст пика прироста и на изменение наклона линий тренда. В конце каждой главы приведен перечень вопросов для проверки знаний. С учетом их значимости преподаватель может составить перечень вопросов для зачета и экзамена.

Глава I. МЕТОДЫ ЛЕСОВЕДЕНИЯ

1.1. Биологическая изменчивость и ее показатели

Биологические признаки подразделяют на качественные, например, окраска семян, форма кроны дерева, диссимметрия шишек, наличие опушения у листьев, рассеченность края кроющих чешуй у шишек и т.д., которые отчетливы и дискретны, т.е. меняются очень резко, а также на признаки количественные, к которым относятся высота, диаметр, объем ствола, объем кроны, толщина сучьев, угол отхождения ветвей от ствола, плотность хвои на 1 см длины побега и множество других признаков, которые имеют непрерывную изменчивость.

Изменчивость признаков можно описать с помощью следующих показателей, построенных на основе наблюдений x_1, x_2, \dots, x_n .

1. *Пределы* x_{\min} и x_{\max} – соответственно минимальное и максимальное значения из x_1, \dots, x_n (например, если x_i – высота растения, то $x_{\min} = 40$ см, $x_{\max} = 120$ см).

2. *Размах* $R = x_{\max} - x_{\min}$ (например, размах высоты растений $R = 120 - 40 = 80$ см).

3. *Среднее абсолютных отклонений* $\Delta_{cp} = \frac{\sum_{i=1}^{n_1} |x_i - \bar{x}|}{n}$.

4. *Выборочное среднеквадратичное или стандартное отклонение*

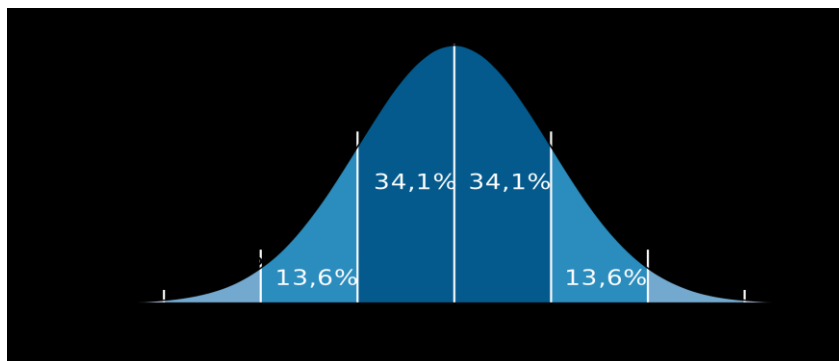
$$S_x = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \Delta_i^2} = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}, \quad (1.1)$$

которое можно рассматривать как приближенное значение теоретического среднеквадратического отклонения σ («сигма»).

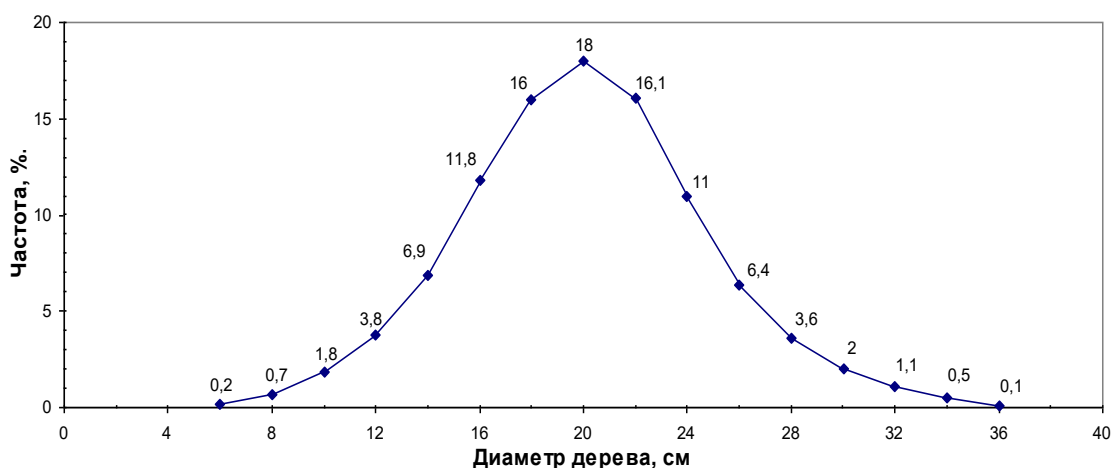
Из приведенных показателей в биометрии для описания изменчивости используют чаще всего только показатели 1 и 4. Рассмотрим более подробно показатель S_x .

Распределение вероятностей многих непрерывных показателей, таких как высота, диаметр, объем стволов деревьев, хорошо описывается кривой

нормального закона (рис. 1.1,а). А ниже в качестве примера показано распределение диаметров деревьев в так называемом «нормальном» насаждении (рис. 1.1,б).



а



б

Рис. 1.1. График плотности стандартного нормального распределения (а) и распределение по диаметру ствола 1 тыс. деревьев ели в 60-летнем возрасте в нормальном насаждении (б)

Формально нормальное распределение вероятностей задается с помощью функции плотности

$$f(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \times e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-M}{\sigma}\right)^2}, \quad (1.2)$$

где $\pi = 3.141\dots$ – число «пи»; $e = 2.718\dots$ – «экспонента»; σ – среднеквадратичное (стандартное) отклонение; M – математическое ожидание случайной величины.

Стандартное отклонение σ дважды включено в формулу (1.2) и определяющим образом влияет на вид графика функции плотности.

На рис.1.1(а) специально выделены значения σ . Оказывается, если в случае нормального распределения исследуемого случайного показателя взять пределы $M \pm \sigma$, то в этих пределах окажется 68.2% всех наблюдений этого показателя, а в пределах $M \pm 2\sigma$ их окажется 95.4%.

Но это еще не все его замечательные свойства. За пределами $M \pm 3\sigma$ теоретически может быть менее 1% наблюдений, а за $M \pm 4\sigma$ их вообще не бывает, а если они объявятся – то это «чужаки» из другой популяции или «артефакты», которые следует отбросить.

Зная эти правила, всегда можно проверить расчеты, быстро разделив размах изменчивости (max-min) на 4 (т.е. на пределы $M \pm 2\sigma$), и получить грубые значения S_x :

$$S_x \approx \frac{x_{\max} - x_{\min}}{4}.$$

Если выборка большая (более 60 значений), то тогда грубое значение S_x получают делением размаха изменчивости на 6, так как большая выборка уже захватывает редко встречающиеся крайние значения и пределы полученной изменчивости увеличиваются до $M \pm 3\sigma$, и поэтому можно делить размах уже на 6.

На практике обычно теоретическое значение σ неизвестно, вместо него для решения задач используют его оценку – выборочное стандартное отклонение S_x . Для вычисления стандартного отклонения S_x в пакете Excel 2007 можно воспользоваться функцией «СТАНДОТКЛОН», которая находится в разделе «статистические функции».

Средний диаметр ствола \bar{x} на рис. 1.1,б равен $\bar{x} = 20$ см, а выборочное стандартное отклонение $S_x = 4.7$ см. Как раз около 5% значений и остается за пределами $20 \pm 2 \times 4.7$ см, если посчитать частоты в «хвостах» распределения – справа за пределами 29.4 см и слева менее 10.6 см.

В табл. 1.1. приведен пример расчета показателя S_x на выборке из 25 однолетних сеянцев сосны. Значения высот сеянцев x_i округлены до целого значения и указано число сеянцев n_i , равное значению x_i .

Таблица 1.1. Расчет стандартного отклонения S_x в выборке из 25 семян

Высота, см (x_i)	Число семян (n_i)	$x_i \times n_i$	$\Delta_i = x_i - \bar{x}$	Δ_i^2	$\Delta_i^2 \times n_i$
2	1	2	-3	9	9×=9
3	3	9	-2	4	4×3=12
4	5	20	-1	1	1× 5=5
5	7	35	0	0	0× 0=0
6	5	20	1	1	1× 5=5
7	3	9	2	4	4× 3=12
8	1	8	3	3	9× 1=9
Сумма	25	125			52

Для данных табл. 1.1 получаем среднюю высоту семян $\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^k x_i n_i = \frac{125}{25} = 5.0$ см и выборочное стандартное отклонение

$$S_x = \sqrt{\frac{52}{25}} = 1,44 \text{ см.}$$

Для оценки изменчивости используют **коэффициент вариации**, измеряемый в % от среднего и обозначаемый буквами CV . $CV = \frac{S_x}{\bar{x}} \times 100\%$.

Для данных 1 тыс. измерений диаметра сосны, показанных выше на рис. 1.1,б, вариация равна $100 \times 4.7/20 = 23.5\%$, а для 25 семян из табл. 1.1 она составит $100 \times 1.44/5.0 = 28.8\%$. Это обычный уровень вариации, характерный для большинства биологических признаков. Если вариация менее 15%, то ее считают низкой, если более 35% – повышенной (Мамаев, 1972).

Вариация становится равна стандартному отклонению, если среднее значение принять за 100%, а все данные выразить в % от него. Это очень удобно для зрительного восприятия ряда распределения, в котором быстро определяют, например, самые толстые деревья, прибавив к 100% двойную вариацию (или отняв ее от 100% для определения самых тонких деревьев). Так, при среднем диаметре 20 см редко встречаются деревья с диаметром $\bar{x} + 2CV = 100 + 2 \times 23.5 = 147\%$, т.е. $20 \times 147 = 29.4$ см. Но они все-таки встречаются в 3.7% случаев (см. рис. 1.1,б), правый «хвост» распределения). В лесной селекции их принято относить к так называемым «плюсовым» деревьям.

1.2. Плюсозые деревья и насаждения, три вида естественного отбора

Плюсовые деревья – это деревья с наилучшими показателями качества ствола, который должен быть ровным, хорошо очищенным от сучьев (у ели сучья не опадают до 90 лет и поэтому они должны быть средних размеров). По диаметру они должны превышать средний диаметр на 30% и более, а по высоте на 10% и более. В селекции выделяют еще две категории деревьев.

Нормальные средние деревья – это деревья, близкие по размеру ствола к среднему дереву в насаждении. Санитарное состояние и качество ствола удовлетворительное или хорошее.

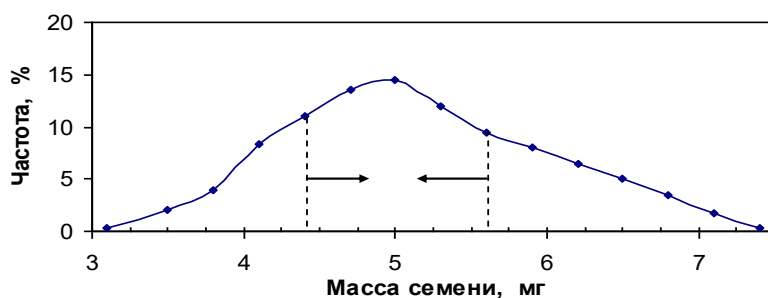
Минусовые деревья – самые плохие по росту и качеству ствола деревья. Их диаметр не превышает 80% среднего диаметра. Это также деревья любых размеров с резко выраженными дефектами: больные, сучковатые, кривые и др. Сбор семян с таких деревьев запрещен.

Плюсовые насаждения – самые высокопродуктивные для данного лесорастительного района, в верхнем ярусе которых участие плюсовых и нормальных деревьев является максимальным. В высокополнотных древостоях оно должно быть около 20–30%. Если удалить из них все минусовые деревья, то полнота не должна снизиться менее чем до 0.6–0.5. Такие древостои используют для сбора семян и создания семенных плантаций.

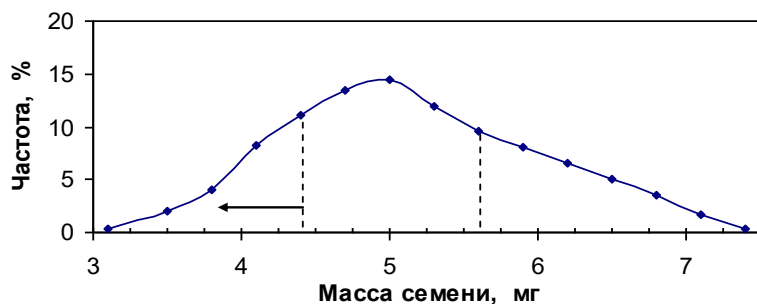
Нормальные насаждения имеют высокую и среднюю продуктивность, хорошее и среднее качество стволов. Их используют для закладки постоянных и временных лесосеменных участков и сбора семян для лесных культур.

Минусовые насаждения имеют низкую продуктивность, в них преобладают минусовые деревья. Сбор семян для лесовыращивания в них также запрещен. Исключения допускаются для особо суровых условий. К минусовым насаждениям относят такие, где удаление всех минусовых деревьев привело бы к образованию редины, т.е. древостоя с полнотой 0.3 и ниже.

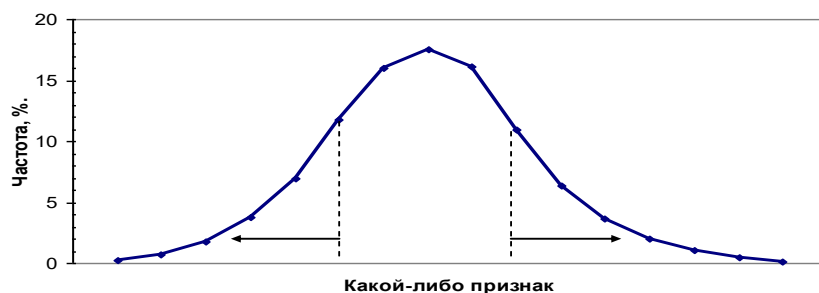
Естественный отбор теоретически может действовать в трех направлениях (рис. 1.2).



а) стабилизирующий



б) движущий



в) дизруптивный

Рис. 1.2. Три вида естественного отбора: а) и б) – реальные тенденции эволюции для массы семени ели финской из культур и природных популяций

На этих рисунках показаны три вида отбора. В устойчивых популяциях действует обычно стабилизирующий отбор, когда в следующем поколении получают преимущество в размножении особи со средними значениями признака у материнских деревьев. Но если меняется климат, или дочерние популяции выращивают, например, в плантационных культурах, то начинается отбор движущий. На среднем графике показан пример такого отбора у ели финской, где оказалось, что плюсовые деревья из естественных популяций с мелкими семенами неожиданно производили *самое быстрорастущее* потомство. Тем самым матери с мелкими семенами получают эволюционное преимущество.

Дизруптивный отбор может происходить при действии какого-либо повреждающего фактора, когда популяция делится на две части и каждая эволюционирует отдельно; в популяциях древесных растений сведений о таком отборе пока нет, и он показан здесь только как теоретический пример.

Стабилизирующий и движущий отбор в явном виде обнаружить непросто. Они проявляют себя чаще всего как слабые тенденции, и для их выявления нужны сотни потомств.

В лесной селекции задействован (точнее, предполагается, что будет действовать) движущий отбор высокой интенсивности с участием в производстве семян только самых крупных родителей из правого хвоста распределения в количестве примерно 1–3% (см. рис. 1.1,б). Такой отбор называется *массовым искусственным отбором*, и он стал ярким воплощением идеи «плюсовой» селекции. В странах Скандинавии крупные родители, проверенные по потомству и размноженные на специальных плантациях, производят семена, повышающие продуктивность дочерних насаждений на 15–30% (Царев, 2013).

1.3. Стандартное отклонение среднего значения (стандартная ошибка среднего)

Результаты измерений обычно показывают с так называемой «стандартной ошибкой средней величины». Это словосочетание обычно сокращают до названия «ошибка среднего» или просто «ошибка», обозначают буквой m и определяют по очень простой формуле:

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} . \quad (1.3)$$

При неизвестном среднеквадратичном отклонении σ генеральной совокупности используют формулу

$$m \approx \frac{S_x}{\sqrt{n}} . \quad (1.4)$$

Для рассмотренного выше примера (см. табл. 1.1) значение стандартного отклонения $S_x = 1,44$ см, следовательно, ошибка среднего составит

$m = \frac{S_x}{\sqrt{n}} = \frac{1.44}{\sqrt{25}} = \frac{1.44}{5} = 0.29$. Таким образом, можно записать, что средняя высота

сеянцев в опыте равна 5.0 ± 0.29 см (такая запись часто используется в научных статьях). Если же объем выборки взять 100 шт., то ошибка снизилась бы в 2 раза: $1.44 / \sqrt{100} = 1.44 / 10 = 0.144$ см, а если увеличить до 10000 шт., то в 10 раз, до 0.014 см.

Рассмотрим эту «стандартную ошибку среднего» (далее просто ошибку) подробно, так как именно в ней скрыто понимание того, что называют

статистическим мышлением. Интуитивно мы понимаем, что малая выборка дает большую ошибку, т.е. неточное определение *среднего значения*. Последний термин настолько привычен, что мы даже не задумываемся о том, что его правильное и полное название **«выборочное среднее значение»**, т.е. среднее, определяемое в некоторой выборке. И выборки могут быть очень разные по численности. Начнем с самых малых. Например, что произойдет с ошибкой, если объем выборки сократить до 2 измерений? Такие выборки бывают, например, в почвенных исследованиях, когда каждое измерение достается дорогой ценой. Как мы вычислили выше, для одного наблюдения стандартное отклонение равно 1.44 см. С увеличением n ошибка уменьшается:

$$\text{при объеме выборки } n = 2 \text{ ошибка будет } m = \frac{S_x}{\sqrt{2}} = \frac{1.44}{1.41} = 1.0 \text{ см,}$$

$$\text{при объеме выборки } n = 4 \text{ ошибка будет } m = \frac{S_x}{\sqrt{4}} = \frac{1.44}{2} = 0.72 \text{ см,}$$

$$\text{при объеме выборки } n = 9 \text{ ошибка будет } m = \frac{S_x}{\sqrt{9}} = \frac{1.44}{3} = 0.48 \text{ см.}$$

Если провести серию наблюдений и в каждой серии вычислить выборочное среднее, то распределение частот этих средних будет постепенно как бы сжиматься и приближаться к центру, где находится так называемое «генеральное» среднее (см. рис. 1.3). Поясним, что в математике генеральное среднее значение называется математическим ожиданием и его обозначают буквой « M ». Например, это может быть средняя высота, рассчитанная по всем измеренным в теплице сеянцам, или среднее число семян в 1 шишке после подсчета семян во всех собранных с дерева шишках (50, 100, 500 или большее количество шишек). Распределение *частот* значений выборочных средних в случае нормального распределения генеральной совокупности имеет также форму холма, но более островершинную, чем распределение единичных значений (рис. 1.3).

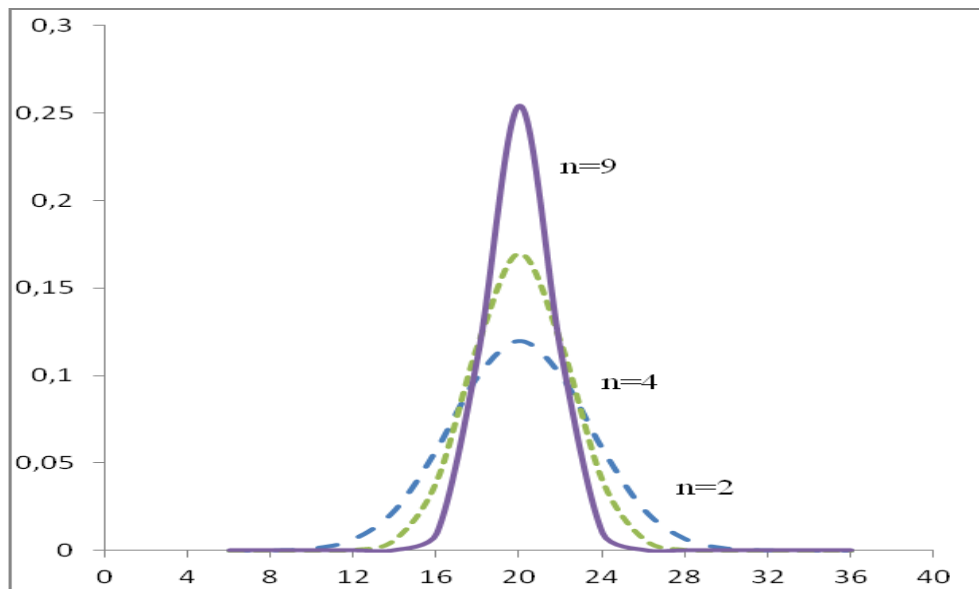


Рис.1.3. Графики плотности распределения выборочных средних при разных объемах выборок

Для этих рядов распределения *выборочных средних* можно рассчитать свое, *особое стандартное отклонение*. Вероятно, чтобы не путать его со СТАНДОТКЛ, его стали называть по-другому, т.е. «стандартной ошибкой среднего». Чем больше по объему выборки, тем меньше величина этого особого стандартного отклонения. Закон распределения частот *выборочных средних* точно такой же и имеет те же свойства: в пределах $\pm 2m$ находится 95% всех значений выборочных средних, в пределах $\pm 3m$ – 99.5%, а в пределах $\pm 4m$ находится 100% всех значений \bar{x} . Форма этого распределения меняется от пологой при малых выборках до очень крутой, когда ошибка среднего стремится к нулю. В теории вероятностей этот феномен получил объяснение с помощью утверждений, имеющих название закона больших чисел. В соответствии с законом больших чисел при выполнении некоторых условий среднее арифметическое из результатов наблюдений сходится по вероятности к математическому ожиданию наблюдаемой случайной величины.

Здесь следует пояснить, что, на наш взгляд, словосочетание «стандартная ошибка среднего», сокращаемое до «ошибки среднего значения» или просто до «ошибки», вводит нас в некоторое заблуждение. Более правильным вместо слов «стандартная ошибка среднего», было бы использование слов «стандартное отклонение выборочных средних значений от генерального среднего».

Для самого точного определения средней высоты сеянцев нужно измерять все растения в питомнике, и тогда мы получим «генеральное среднее значение». Но так не делают, а измеряют несколько сотен растений в разных

местах, и этого бывает достаточно для определения *среднего выборочного значения* с приемлемой точностью. В нашем примере при 100 растениях ошибка его определения составит $1.44 / \sqrt{100} = 1.44 / 10 = 0.144$ см, а ее отнесение к средней высоте сеянцев 5.0 см, выражаемое в %, дает нам так называемую **точность опыта**: $0.144 / 5.0 \times 100 = 2.9\%$. В биологии точность опыта 2-3% считается высокой, 5% – достаточной, а 6-7% – пониженной, но это весьма упрощенное представление о планировании эксперимента.

Вообще, точность опыта не самоцель; гораздо важнее сократить численность (объем) выборки до минимума. Представим себе, что средняя высота сеянцев $\bar{x} = 5.0$ см а ее $S_x = 1.44$ см, рассмотренные выше, получены при измерении 1000 растений потомства сосны, например, из Кунгура. Поделив S_x на корень из 1000 получаем ошибку опыта $m = 0.045$ см. Далее получаем точность опыта $P = m / \bar{x} \times 100 = 0.045 / 5.0 \times 100 = 0.9\%$. Точность получилась очень высокой. Но в питомнике есть и другие потомства и такой уровень точности совершенно не нужен, так как нужно узнать еще высоты сеянцев из Очера, Осы, Добрянки и других районов. Если выборку из 1 тыс. растений снижать, то будет увеличиваться ошибка в определении средней высоты. И нужно найти приемлемую величину такой ошибки, которая позволит нам, тем не менее, уверенно утверждать, что какое-то потомство растет быстрее, либо медленнее других. Причем происхождений семян может быть несколько сотен и минимизация выборок крайне важна, так как масштабы работ ограничены физическими возможностями бригады селекционеров. Следовательно, надо сокращать объем выборки. Как это сделать правильно?

Рассмотрим два потомства. Первое – это упомянутые сеянцы происхождением из Кунгура ($\bar{x}_1 = 5.0$ см и $S_1 = 1.44$ см), второе – сеянцы из Кизела с $\bar{x}_2 = 6.0$ см и $S_2 = 1.0$ см (превышение высоты на 20 %). Надо это превышение доказать. При выборках из 100 растений ранее определенная ошибка m_1 была равна 0.14 см, вторая ошибка m_2 после расчетов по формуле 1.1 составит 0.1 см. По закону нормального распределения 99.5% всех возможных значений этих средних \bar{x}_1 и \bar{x}_2 будут в пределах «плюс-минус три ошибки», что можно показать графически (рис. 1.4) или в виде формул:

$$\bar{x}_1 \pm 3m_1 = 5.0 \pm 3 \times 0.14 = 5.0 \pm 0.4 \text{ см}, \quad \bar{x}_2 \pm 3m_2 = 6.0 \pm 3 \times 0.1 = 6.0 \pm 0.3 \text{ см}.$$

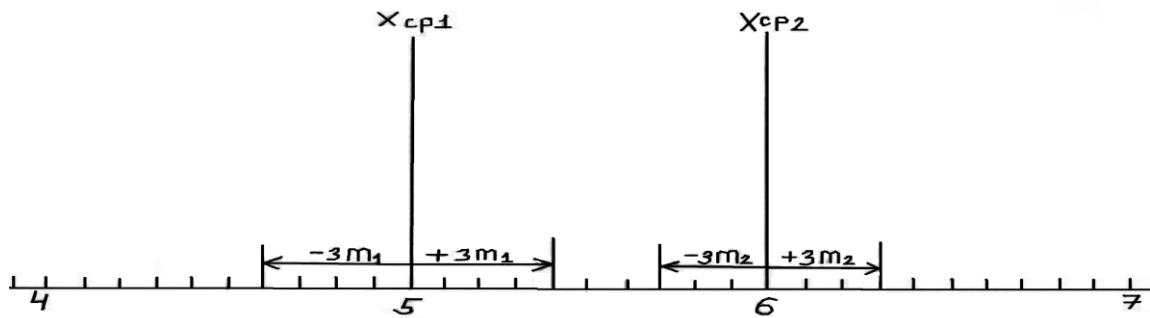


Рис. 1.4. Средние значения по выборкам из 100 растений и их тройные ошибки (пределы возможных значений выборочных средних в 99.5% случаев)

Возможные значения средних в генеральной совокупности не перекрывают друг друга, значит, различие достоверно. А если сократить выборки до 50 семян? Тогда $m_1 = \frac{S_1}{\sqrt{50}} = \frac{1.44}{\sqrt{50}} = \frac{1.44}{7.1} = 0.2$ и $m_2 = \frac{S_2}{\sqrt{50}} = \frac{1.0}{7.1} = 0.14$ и пределы колебаний возможных значений средних будут:

$$\bar{x}_1 \pm 3m_1 = 5.0 \pm 3 \times 0.2 = 5.0 \pm 0.6 \text{ см}, \quad \bar{x}_2 \pm 3m_2 = 6.0 \pm 3 \times 0.14 = 6.0 \pm 0.4 \text{ см}.$$

Снова вынесем эти пределы на график (рис.1.5).

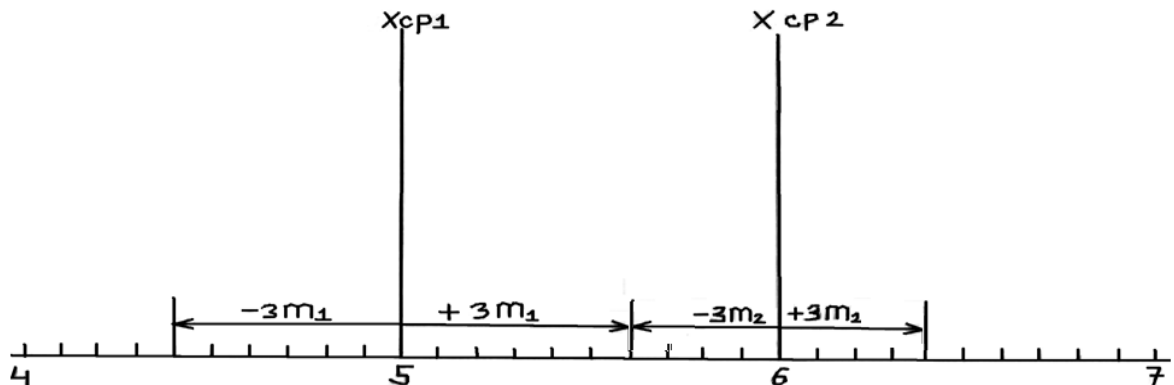


Рис. 1.5. Средние значения при $n = 50$ растений и их тройные ошибки

Как видим, пределы сблизались, и если еще сократить объем выборок, то они перекроют друг друга. Можно ли далее снижать объем выборки?

Можно, но здесь вступает в силу так называемое условие безошибочного прогноза. Мы это условие задали на уровне 99.5% и для этого взяли $\pm 3m$ для распределения ошибок. Но можно взять уровень пониже, с пределами $\pm 2m$ (уровень 95%) и даже с пределами $\pm 1.7m$ (уровень 90%).

При выборках из 25 штук семян получаем две ошибки:
 $m_1 = \frac{1.44}{\sqrt{25}} = 0.29$, $m_2 = \frac{1.0}{\sqrt{25}} = 0.20$ Тогда пределы значений для этих двух выборочных средних для уровня прогноза в 95% будут:

$$\bar{x}_1 \pm 2m_1 = 5.0 \pm 2 \times 0.29 = 5.0 \pm 0.58 \text{ см}, \quad \bar{x}_2 \pm 2m_2 = 6.0 \pm 2 \times 0.20 = 6.0 \pm 0.4 \text{ см}$$

Выносим эти пределы опять на график (рис.1.6).

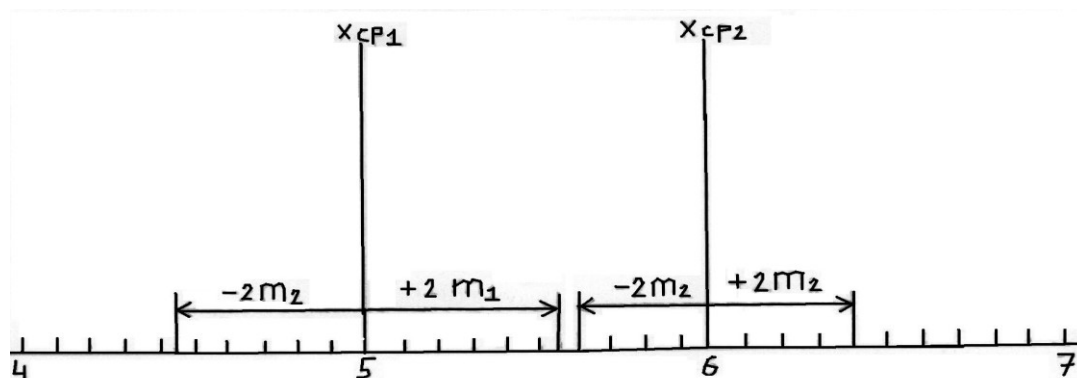


Рис. 1.6. Средние значения при $n = 25$ растений и их двойные ошибки (пределы возможных значений средних в 95% случаев)

Как видим, расстояние все еще есть, и поэтому между *возможными значениями* средних высот сеянцев в выборках из происхождений Кунгур и Кизел различия будут достоверны. Но *уровень* понизился до 95%, и для 5% оставшихся случаев нет гарантии, что различия будут иметь место при выборке из 25 растений. Их может и не быть, но эту вероятность в 5% мы допускаем.

1.4. Критерий различия между средними значениями

Как видим, в биометрии важно доказать, что различие просто есть, и обозначить % случаев его получения. Тогда как для обыденного сознания важен другой, более простой ответ на вопрос – каким будет это различие, например, в %? То есть подход у статистических методов совершенно иной. Он состоит в том, что различие можно представить как *расстояние между двумя средними на горизонтальной оси*, и измеряют его не в сантиметрах, граммах или кубометрах, а в совершенно непривычных для нас единицах. Расстояние между средними измеряют в ошибках! (Тут можно вспомнить весьма эвристичный мультфильм «38 попугаев», где длина удава составила 7 мартышек, 38 попугаев или 2 слоненка). То есть *шкала* для измерения чего-либо *может быть разной*. Разными получатся и оценки.

Для измерения расстояния от x_1 до x_2 в ошибках, т.е. *статистического различия* между ними, используют сумму ошибок этих средних значений:

$$\sqrt{m_1^2 + m_2^2} = \sqrt{0.29^2 + 0.20^2} = \sqrt{0.0841 + 0.0400} = \sqrt{0.1241} = 0.35.$$

Если эту величину (0.35 см) представить как единицу на шкале измерения различий («сантиметр» на некоей «статистической» линейке по измерению расстояния между средними), то между ними будет уже не $6.0 - 5.0 = 1.0$ см, как считает наше обыденное сознание, а $(6.0 - 5.0) / 0.35 = 2.86$ неких единиц новой шкалы. Эти единицы математик-биолог Стьюдент назвал «критерий t ». Конечно, это весьма упрощенное понимание этого критерия. В действительности вычисление значения критерия Стьюдента (t_{δ}) ведется по специальным формулам (различным в зависимости от сравниваемых типов распределения). Полученные значения критерия t сравнивают с табличным при выбранном уровне значимости и числе степеней свободы (табл. 1.2).

Таблица 1.2. Критические значения t -критерия Стьюдента
(по: Лакин, 1973, в сокращении)

Число степеней свободы	Уровень значимости α			Число степеней свободы	Уровень значимости α		
	0.1	0.05	0.01		0.10	0.05	0.01
1	6,31	12,7	63,7	9	1,83	2,27	3,25
2	2,92	4,30	9,92	10	1,81	2,23	3,17
3	2,35	3,18	5,84	15	1,76	2,15	2,98
4	2,13	2,78	4,60	20	1,72	2,09	2,85
5	2,02	2,57	4,03	30	1,70	2,04	2,75
6	1,94	2,45	3,71	60	1,67	2,00	2,66
7	1,89	2,36	3,50	100	1,66	1,98	2,63
8	1,86	2,31	3,36	1000	1,65	1,96	2,6

Результатом такого сравнения должен стать один из двух вариантов следующего статистического вывода:

1. Если полученное значение критерия больше табличного, значит, различия между параметрами при заданном уровне значимости достоверны.

2. Если полученная величина критерия меньше табличной, то при данном уровне значимости различия недостоверны, т.е. различия случайны.

В случае *нормально распределенных* выборок и равных стандартных отклонений фактическое значение t -критерия вычисляется по формуле

$$t_{\delta} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{\left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right) S^2}}, \quad \text{где } S^2 = \frac{n_1 S_1^2 + n_2 S_2^2}{\sqrt{n_1 + n_2 - 2}}. \quad (1.5)$$

При достаточно больших выборках, при значениях n_1 и n_2 более 40–50 наблюдений, можно воспользоваться более простой приближенной формулой

$$t_{\delta} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}. \quad (1.5')$$

Для нахождения критического значения критерия Стьюдента необходимо задать уровень значимости (обычно выбирают $\alpha=0,05$) и вычислить число степеней свободы ($n_1 + n_2 - 2$), где n_1 и n_2 – число наблюдений в сравниваемых выборках. Используя эти значения, находим в табл.1.2 значение критерия Стьюдента и сравниваем с фактическим значением.

В нашем примере, если взять выборки по 100 наблюдений,

$$t_{\delta} = \frac{6-5}{\sqrt{0.144^2 + 0.01^2}} = \frac{1}{\sqrt{0.0307}} = \frac{1}{0.175} = 5.83. \text{ Насколько большое это число?}$$

Воспользуемся табл. 1.2. Для этого зададим уровень значимости $\alpha = 0.05$, вычислим число степеней свободы $n_1 + n_2 - 2 = 100 + 100 - 2 = 198$ и найдем в табл. 1.2 критическое значение $t_{(0.05,198)} \approx 1.96$. Поскольку фактическое значение $t_{\delta} = 5.83$ больше табличного $t_{(0.05,198)} = 1.96$, различие между средними величинами достоверно.

Мы рассматривали достаточно большие по объему выборки (по 100 наблюдений). Что произойдет, если мы уменьшим их объем?

Расчеты показывают, что если взять объемы выборок $n_1 = n_2 = 25$, то фактическое значение критерия будет равно

$$t_{\delta} = \frac{6-5}{\sqrt{0.29^2 + 0.20^2}} = \frac{1}{\sqrt{0.1241}} = 2.86 \text{ при критическом значении } t_{(0.05,48)} \approx 2.$$

Фактическое значение больше табличного, и, как и в предыдущем случае, различия между средними величинами оказались статистически достоверны.

Тогда еще уменьшим объем выборки, например, до 11 растений и

$$\text{получим } t_{\delta} = \frac{6-5}{\sqrt{0.43^2 + 0.3^2}} = \frac{1}{\sqrt{0.2749}} = 1.92. \text{ Возьмем два критических}$$

значения: $t_{(0.05;20)} \approx 2.09$ при уровне значимости $\alpha = 0.05$ и $t_{(0.10;20)} \approx 1.72$ при уровне значимости $\alpha = 0.10$. Видим, что табличное значение больше фактического только при $\alpha = 0.10$. Из этого сравнения следует вывод: различие достоверно на уровне 90%-ного прогноза о существовании такого различия в действительности. Следовательно, объем выборки, а значит, и трудозатраты на сбор семян и выращивание сеянцев, можно сократить в 9 раз (со 100 до 11

измеряемых растений) и при этом доказать статистические различия между происхождениями «Кизел» и «Кунгур» в 9 случаях из 10. На самых первых этапах лесной селекции, когда важно задействовать как можно больше вариантов опыта, такая пониженная точность вполне оправдана, тем более что далее испытания будут продолжены и оценки будут уточнены. Конечно, расчеты мы сильно упростили, но смысл их становится понятным – можно резко сократить объемы выборок и расширить масштаб и число опытов.

По сути, выше мы рассмотрели самую простую метод *планирования объема выборки*, основанный на подборе ее объемов для достижения заданного различия в 1.0 см между средними высотами. При этом мы брали выборки из 100, 50, 25 и 11 растений и показали, что различие в 1.0 см может быть достоверно при разных уровнях значимости: $\alpha = 0.1$; 0.05 и 0.01. Какой объем выборки считать достаточным, будут определять цели исследования.

Часто принимают уровень значимости $\alpha = 0.05$, но этот уровень должен быть как-то обоснован, а не приниматься как догма. Например, на первых этапах селекции на быстроту роста потомства, когда необходимо испытать сотни происхождений (а далее они будут обязательно испытаны повторно другими урожаями), бывает вполне достаточен уровень $\alpha = 0.1$ с минимальной выборкой на один вариант опыта. Подробно минимизация выборки в испытаниях потомства описана нами в специальной статье (см.: Рогозин, 2017).

1.5. Понятие о корреляции. Повторяемость семеношения

Корреляционный анализ наиболее распространен и имеет множество применений, которые давно описаны специальной литературе (Грейг-Смит, 1967; Плохинский, 1970; Лакин, 1973; Тьюки, 1981; Айвазян, Мхитарян, 1998). Мы же даем пояснения к нему очень кратко, делая акцент на недопущении крупных ошибок при его использовании.

Корреляционный анализ позволяет оценить вид и тесноту связи между наблюдаемыми величинами. Рассмотрим его применение на примере анализа динамики семеношения сосны в двух соседних годах. Семеношение дерева определяют два элементарных биологических признака (показателя): число шишек на дереве и среднее число семян в одной шишке (выход семян). Первый устанавливают обычно визуально подсчетом или оценкой их числа в баллах, тогда как для второго нужно извлечь семена, а это требует больших затрат. Правомерен вопрос, какой из них более устойчивый?

Для оценки *временной повторяемости* таких меняющихся по годам

показателей используют разные способы. Рассмотрим самый универсальный из них – метод корреляции. Значения показателей в первый год отложим на горизонтальной, а второго года – на вертикальной оси на так называемых корреляционных полях или диаграммах рассеивания (рис. 1.7).

Для оценки тесноты *линейной составляющей* связи между двумя количественными показателями используют *коэффициент корреляции Пирсона*, обозначаемый буквой « r », его значения показаны в правом нижнем углу. Слева он невысокий ($r = 0.28$) и связь такого уровня называют слабой; справа связь уже высокая ($r = 0.78$) и точки группируются у линии тренда более плотно.

Заметим, что коэффициент корреляции бывает близким к нулю, и тогда линейная составляющая в связи между показателями отсутствует, а также близким к 1.0, когда точки лежат почти точно на линии тренда.

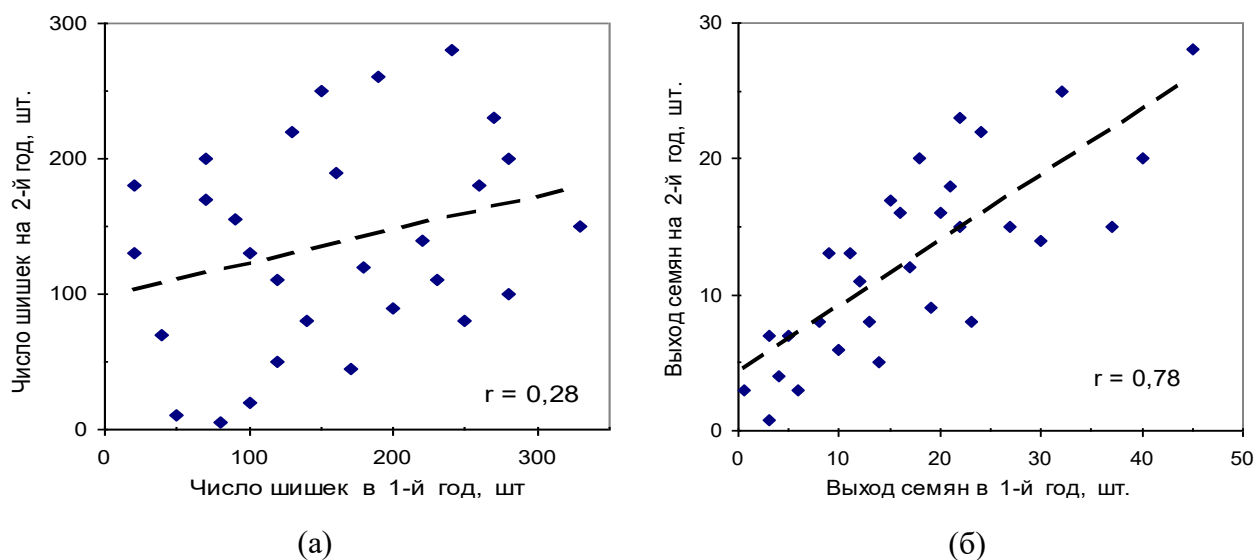
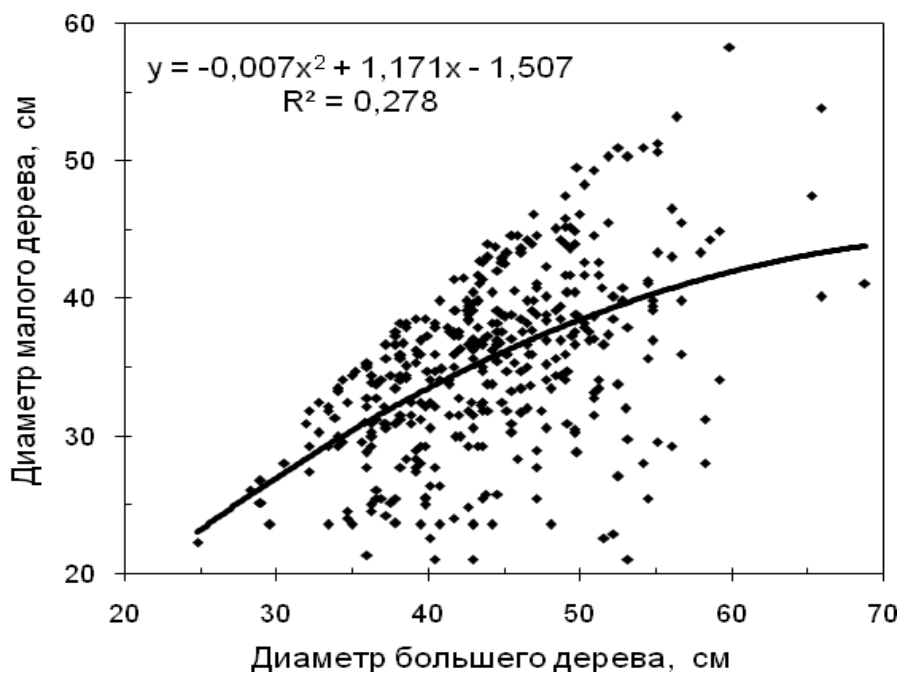
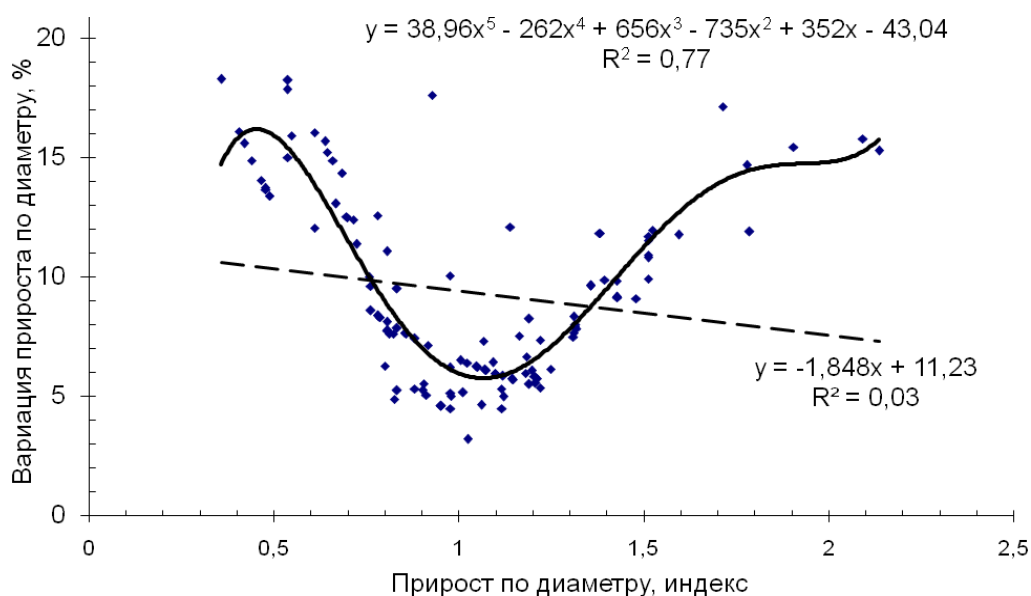


Рис. 1.7. Диаграммы рассеивания: для числа шишек (а) и для выхода семян (б) у 30 деревьев сосны в два соседних года

Так как коэффициент корреляции дает оценку только линейной составляющей связи (а связи часто бывают криволинейные), то для их оценки используют полиномы 2–6-й степени и некоторые другие виды трендов. Они точнее описывают характер криволинейных связей и показывают силу влияния одного признака на другой в виде *показателя аппроксимации* R^2 и имеют иногда весьма неожиданную форму (рис. 1.8).



(а)



(б)

Рис. 1.8. Диаграммы рассеивания парных наблюдений в реальных опытах:
а) связь между диаметрами соседних деревьев сосны (по: Rogozin, 2019, с. 77);
б) связь вариации прироста ели с приростом по диаметру (по: Rogozin, 2015, с. 203, диаграмма по данным Биткова, 2009).

Для этих двух диаграмм были подобраны линии тренда – полиномы второй и пятой степени (показаны вверху диаграмм), которые имеют показатели аппроксимации $R^2 = 0.278$ и $R^2 = 0.77$. При этом во втором случае линейный тренд имеет показатель $R^2 = 0.03$, т. е. *линейная составляющая* в силе влияния прироста на его вариацию равна в этой весьма необычной криволинейной связи всего лишь 3%.

Основные требования к выборкам при расчете корреляций:

- выборка должна быть случайной;
- объем выборки должен быть не менее 15–20 пар наблюдений.

Если правила нарушить, то коэффициент корреляции будет получен некорректно (смещен в большую или меньшую сторону). Для примера показано поле корреляции для 15 деревьев *нелучайной* выборки, из которой исключены деревья с низким выходом семян (рис. 1.9).

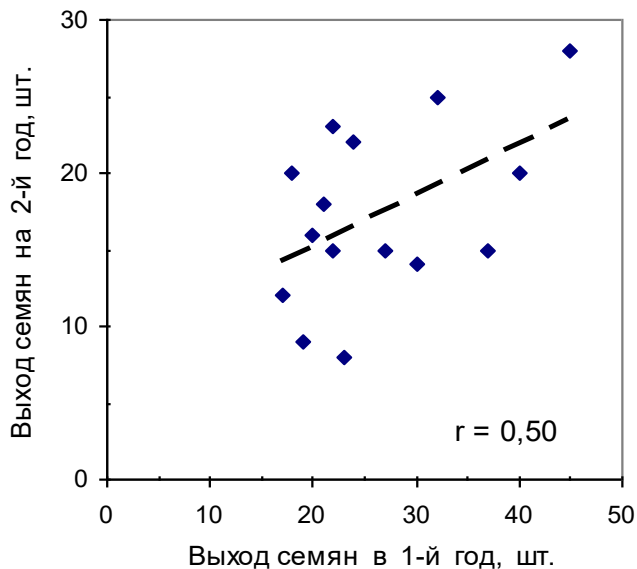


Рис. 1.9. Корреляция выхода семян у 15 деревьев сосны в два соседних года в неслучайной выборке (при отборе 50% матерей с высоким выходом семян)

Коэффициент корреляции здесь уменьшился до $r = 0.50$ по сравнению с коэффициентом корреляции 0.78 , полученным в случайной выборке ранее.

На практике важно не только найти значение коэффициента корреляции, но и проверить его значимость, т.е. выяснить, значимо ли он отличается от нуля. Для этого необходимо определить следующую величину:

$$t_{\text{факт}} = \frac{r\sqrt{n-2}}{\sqrt{1-r^2}} \quad (1.6)$$

По табл. 1.2 находим $t_{кр}$ – пороговое значение t -критерия при $(n-2)$ степенях свободы. В случае если $t_{\text{факт}} > t_{кр}$, тогда коэффициент корреляции считается значимым, т.е. отличным от нуля (достоверным).

В нашем примере для повторяемости выхода семян $r_1 = 0.78$ и для повторяемости урожая шишек $r_2 = 0.28$ при числе наблюдений 30 получаем значения: $t_{\text{факт}_1} = 6.6$ и $t_{\text{факт}_2} = 1.54$. Для числа степеней свободы $(30 - 2) = 28$ в табл. 1.2 стандарт критерия $t_{(0.05;28)} \approx 2.04$. Сравнивая значения $t_{\text{факт}_1} = 6.6 > t_{(0.05;28)} = 2.04$ и $t_{\text{факт}_2} = 1.54 < t_{(0.05;28)} = 2.04$, можно сделать вывод: первый коэффициент корреляции достоверен, а второй нет. Соответственно, в первом случае можно говорить о линейной зависимости, а во втором случае

линейная связь отсутствует. Но это еще не означает, что связи нет. Иногда встречается высокая нелинейная связь, когда коэффициент линейной корреляции практически равен нулю (см. рис.1.8-б).

Выше мы кратко описали применение коэффициента корреляции Пирсона. Иногда используют и другие коэффициенты, например, в случае корреляции между порядковыми переменными величинами используют ранговый коэффициент корреляции Спирмена:

$$r_s = 1 - \frac{6}{n(n^2 - 1)} \sum_{i=1}^n [R(x_i) - R(y_i)]^2, \quad (1.7)$$

где $R(x_i)$ и $R(y_i)$ – ранги значений x_i и y_i

Для определения рангов исходные данные ранжируют (проводят сортировку по убыванию или возрастанию) и ранг принимают равным порядковому номеру наблюдения. Если значения равные, то их ранги усредняют. Бывает и три-четыре одинаковых значения, и тогда их ранги также усредняют и дают одинаковые значения, дробные или целые.

1.6. Развитие сосны в густых и редких культурах

Рассмотрим применение корреляции на примере влияния густоты культур. Одновременно узнаем, как меняется проявление рангового закона Е.Л. Маслакова, о котором пойдет речь в следующих главах.

Исследования проведены в культурах с расстоянием между рядами 2–2.5 м и в ряду с расстоянием между деревьями 0.55–0.75 м. Три участка были на суглинистых и три – на супесчаных почвах. Срубали по 17–20 моделей на участке, по 4 модели на каждый класс Крафта, всего 113 шт. Значения переводили в относительные величины (в % от среднего), после чего данные по трем участкам объединяли. Мерой соответствия роста служили корреляции между размерами деревьев в 4, 5, 7, 10 лет и объемами их стволов в 29–40 лет.

Анализ показал, что корреляции в двух сравниваемых группах (культуры на суглинках и на супесях) оказались недостоверны, и поэтому гипотеза о различном онтогенезе сосны на песчаных и суглинистых почвах не подтвердилась. Непреднамеренно на этом же материале по фактору «расстояние между деревьями в рядах» удалось образовать две группы: 0.55–0.60 м (густые культуры) и 0.69–0.75 м (редкие культуры), по 3 участка в каждой. Оказалось, что в густых культурах корреляции для диаметров не превышают в среднем 0.47 даже к 10 годам, тогда как в редких они были выше и достигали в среднем 0.60 в 4 года и 0.75 в 10 лет (табл. 1.3).

Различия между этими корреляциями оказались достоверны при $F_{\phi} = 36.6 > F_{0.05} = 7.7$. Эти различия можно объяснить усилением конкуренции в более густых культурах, которая приводит к тому, что отбор начинает действовать по-иному: быстрорастущие растения снижают рост и на их место выходят толерантные к конкуренции особи. То есть возникают разные типы роста.

Изменения в росте при повышении конкуренции является ответом популяции на изменение ценотической обстановки. Результаты измерений деревьев показывают, что ответ этот означает не что иное, как стремление дерева изменять рост по каким-то внутренним причинам (и возникает соблазн назвать их «генетическими»). Конечно, это ответ генотипа на изменение условий, но причина воздействия на генотип лежит вне его.

Таблица 1.3. Коэффициенты корреляции объемов деревьев сосны в возрасте 29–40 лет с высотой (Н), диаметром (Д) и условным объемом (D^2H) растений в ранние годы (по: Рогозин, Разин, 2015)

№ пробной площади	Высота (Н) в возрасте, лет				Диаметр (Д) в возрасте, лет				Условный объем (D^2H) в возрасте, лет			
	4	5	7	10	4	5	7	10	4	5	7	10
Посадка в рядах с расстоянием 0,55–0,60 м (густые культуры)												
55	0,03	0,10	0,19	0,29	0,44	0,35	0,46	0,49	0,42	0,27	0,44	0,49
51	0,54	0,41	0,46	0,34	0,36	0,39	0,33	0,37	0,51	0,48	0,48	0,41
61	0,35	0,43	0,73	0,52	0,40	0,44	0,50	0,54	0,45	0,47	0,54	0,52
Среднее	0,32	0,32	0,49	0,39	0,40	0,39	0,43	0,47	0,46	0,41	0,49	0,47
Посадка в рядах с расстоянием 0,69–0,75 м (редкие культуры)												
56	0,60	0,72	0,77	0,84	0,56	0,55	0,66	0,70	0,63	0,65	0,74	0,78
71	0,70	0,64	0,65	0,71	0,64	0,68	0,74	0,77	0,62	0,65	0,72	0,79
72	0,53	0,51	0,72	0,83	0,60	0,63	0,73	0,76	0,68	0,67	0,80	0,83
Среднее	0,62	0,63	0,72	0,80	0,60	0,62	0,71	0,75	0,64	0,66	0,76	0,80

Генетические причины типов роста, безусловно, существуют. Однако необходимо определить степень их влияния и сравнить с влиянием факторов среды. Поэтому крайне важно для ранней диагностики выяснить значения корреляций, свободных от влияния конкурентного «шума». Здесь можно сформулировать и предварительный ответ на вопрос, почему появляются «типы роста». Просто ответить: «потому что деревья разные по генотипам» – нельзя. Ответ пока будет такой: «Причина появления разных типов роста – это воздействие ценотической обстановки и реакция генотипов на нее, видимая как изменения в росте; воздействие ценоза на каждое дерево различно, поэтому

различен и их рост. Различия *могут быть* вызваны особенностями генотипа, но сила его влияния пока не установлена».

Вопрос этот сложен. В лесной селекции сроки оценки элитности лесных пород все еще неясны, не установлена и сила влияния генотипа на *типы роста* деревьев и потомств в условиях разного конкурентного давления.

Когда выяснилось, что усиление конкуренции влияет на ранговый закон Е.Л. Маслакова, то мы представили его действие в более понятной форме – как частоту наступления желательного для нас события (формирование дерева с размерами выше среднего). Для этого были построены диаграммы рассеивания (поля корреляции) для диаметров стволиков в ранние годы с объемами их стволов в возрасте 29–40 лет. Для анализа частот поля разделили горизонтальной линией на 2 ранга по объему стволов и вертикальной линией – на 2 ранга по диаметру стволика в возрасте 4 года. В итоге получилось 4 сектора, и по верхним секторам можно рассчитать частоту наступления желательного для нас события, а именно формирование крупного дерева в зависимости от ранга стволика (ниже или выше 100%) по диаметру (рис. 1.10).

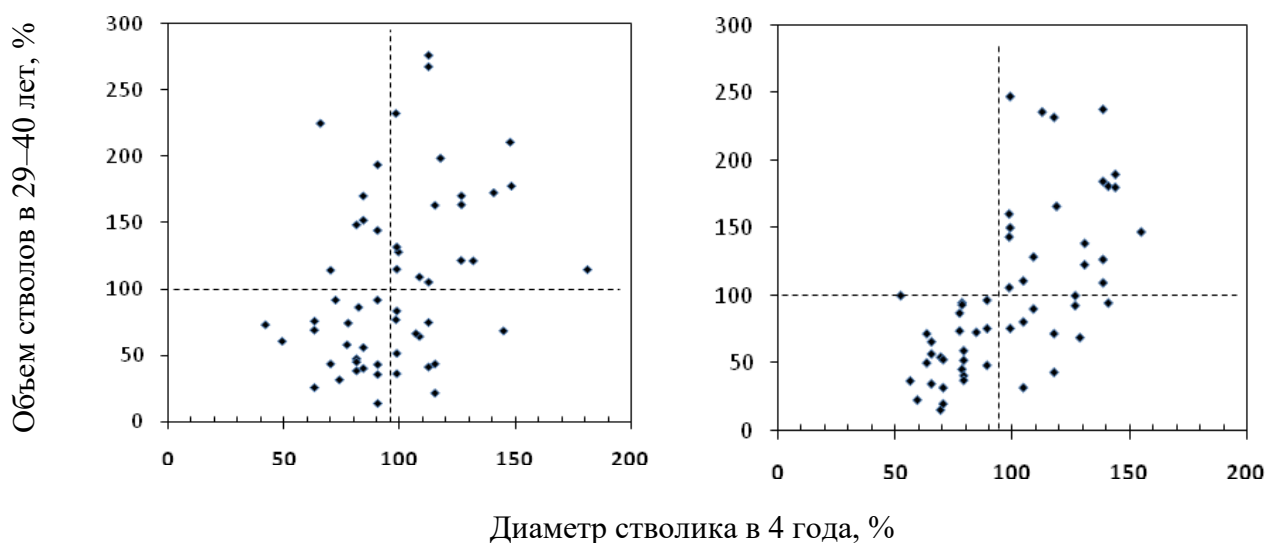


Рис. 1.10. Диаметр стволика в 4 года и объем стволов в 29–40 лет в густых (слева) и в редких (справа) культурах сосны

Эти поля рассеивания имеют корреляции, равные 0.40 для густых и 0.60 – для редких культур (см. средние значения корреляций в табл. 1.1).

На этих точечных диаграммах сразу обращаем внимание на почти пустой верхний левый сектор на графике справа. Он означает, что в редких культурах у тонких в 4 года стволиков почти нет шансов сформировать крупные деревья:

всего 1 дерево достигло объема ствола 100%, что дает частоту формирования крупных деревьев $1/25=0.04$.

Напротив, в густых культурах из 27 тонких стволиков сформировалось 7 крупных деревьев (частота $7/27=0.26$). Для толстых стволиков эти частоты были выше и достигли для возраста 4 года 62–68%, а для 10 лет – 69–74%. Их можно представить также и в виде столбчатых диаграмм, более показательных для понимания ожидаемых вероятностей формирования крупных стволов из тонких и толстых стволиков (рис. 1.11).

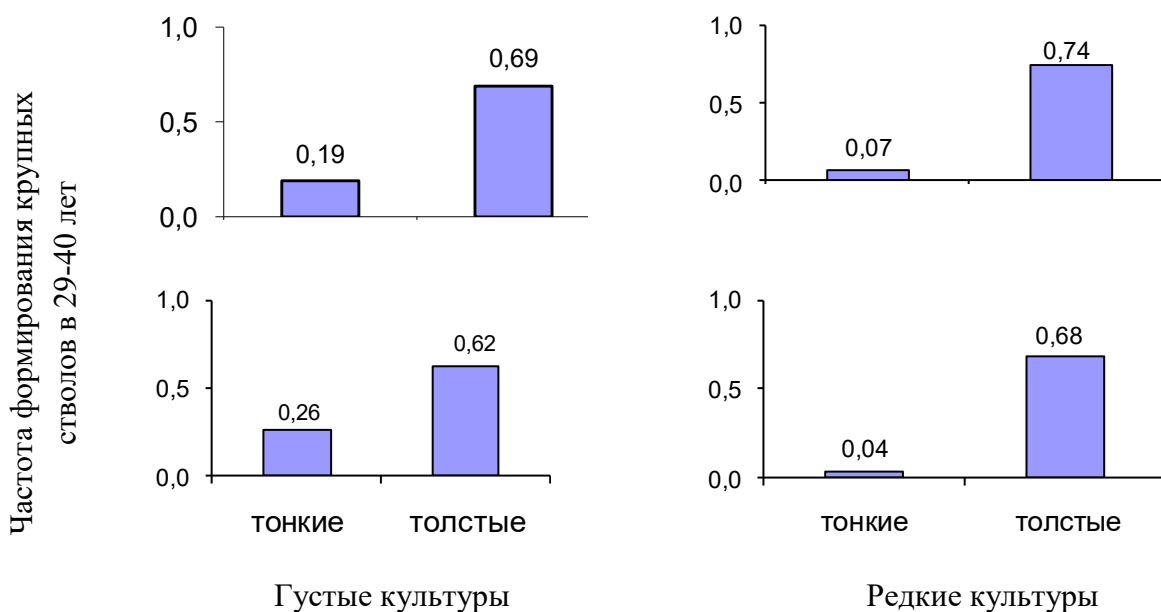


Рис. 1.11. Частота формирования крупных стволов из тонких и толстых стволиков в 4 года (внизу) и в 10 лет (вверху)

1.7. Развитие ели в культурах Ф.А. Теплоухова

Для ранней диагностики роста ели были найдены ее культуры, созданные в 1913 г. и сохранившиеся на площади 40 га (культуры Ф.А. Теплоухова). Они отличались строгим соблюдением схемы посадки, которая выполнялась по схеме 2.13×1.08 м (одна сажень на полсажени). Культуры эти в возрасте 77 лет имели запас $580 \text{ м}^3/\text{га}$, сохранность 31% и полноту 1.2 (рис. 1.12).

В них для каждого из 5 классов Крафта отбирали по 6 моделей в возможно более плотном окружении, для чего вокруг них закладывали мини-пробную площадь с радиусом 3.2 м, учитывая живые, сухие и валежные деревья. Всего было исследовано 60 моделей.



Рис. 1.12. Культуры ели финской, созданные в 1913 г. по схеме Ф.А. Теплоухова. Справа ряд вырублен. Сепычевское лесничество, Сивинский лесхоз. Фото 1983 г.

Самое удивительное в них оказалось то, что частоты формирования желательных для нас крупных деревьев из толстых стволиков в раннем возрасте, в период от 7 до 20 лет, практически не повышались. Они как бы «сидят» на одном уровне в 70–80%, и 100%-ная надежность прогноза лидеров задерживается до возраста 40 лет (рис. 1.13).

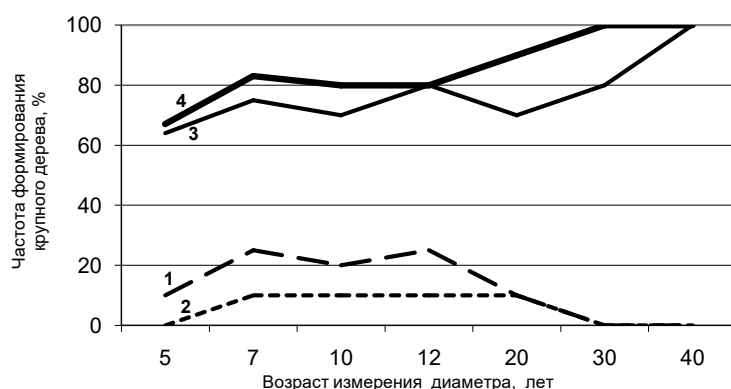


Рис. 1.13. Частоты формирования крупных в 70–78 лет модельных деревьев ели из тонких (1), самых тонких (2), толстых (3) и самых толстых (4) стволиков при измерении их диаметра в возрасте 5–40 лет

Такое явление было тем более необычно, что, несмотря на повышение автокорреляций с возрастом, соответствующего роста частот формирования лидеров не наблюдалось. Объяснить это явление можно, если полагать, что в этот период растения никак не могут определиться с лидерами. При этом от лидеров требуется не только скорость роста, но и толерантность к конкуренции. Отсюда следует, что для дерева «продуктивность по биомассе» и «конкурентная выносливость» совсем не одно и то же, и второе не всегда следует из первого, и толерантность к давлению соседей может не сочетаться с продуктивностью. По этой причине некоторые особи снижают рост, уступая место не самым продуктивным, но выносливым к конкуренции деревьям.

Данное явление показывает, насколько важны опережающие изреживания. Комфортные условия для каждого дерева стабилизируют ранговую структуру древостоя, что повышает производительность отдельных растений, а далее и производительность древостоя в целом, что было показано выше для частоты формирования крупных стволов сосны из тонких и толстых стволиков (см. рис. 1.11).

Обнаруженные явления доказывают, что конкуренция действует на деревья отрицательно, снижая соответствие рангов роста в молодом и старшем возрасте. Но в целом можно констатировать, что уже в самом раннем возрасте среди растений появляются лидеры и аутсайдеры и они сохраняют свои ранги роста вполне в духе закона Е. Л. Маслакова.

Таким образом, ретроспекция развития деревьев сосны и ели в их культурах в возрасте от 4 до 78 лет подтвердила открытый в молодняках ранговый закон роста Е.Л. Маслакова и вместе с тем ослабление его действия при усилении конкуренции. В целом же, в 4–5-летнем возрасте надежность выявления лидеров достигает 68%, а в 7–10 лет 72–74%. При этом из мелких стволиков частота их формирования у сосны составляет 4%, у ели – 3–7%.

Густота посадки влияет на лидеров и аутсайдеров по-разному. У сосны при сокращении расстояния между растениями в ряду с 0.75 до 0.6 м корреляции размеров стволов в 4 года и в 29–40 лет снижались с 0.60 до 0.40, при этом крупные стволики сохраняли частоту формирования из них крупных стволов на близком уровне (62–68%), тогда как мелкие начинали формировать крупные стволы чаще в 6 раз (!), увеличивая частоту их формирования с 4 до 26%.

Все эти имеющие практическое значение параметры раннего отбора показывают, как «работают» на будущую структуру древостоя его члены-деревья.

Вопросы для самопроверки

1. Биологическая изменчивость и ее показатели.
2. Плюсовые деревья и насаждения, три вида естественного отбора.
3. Стандартное отклонение среднего выборочного значения.
4. Критерий различия между средними значениями.
5. Понятие о корреляции. Повторяемость показателей семеношения.

Основные требования к выборкам.

6. Развитие сосны в густых и редких культурах. Частота формирования крупных стволов из мелких и крупных стволиков при определении размеров последних в 4–10 лет.

7. Развитие ели в культурах Ф.А. Теплоухова. Частота формирования крупных в 70–78 лет деревьев из самых тонких и самых толстых стволиков при измерении их диаметра в возрасте 5–40 лет.

Глава 2. РАЗВИТИЕ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ

2.1. Появление леса и закон роста деревьев Е.Л. Маслакова

На незанятых лесом территориях леса стихийно возникают с разной начальной густотой. Даже в одинаковых условиях, например, на гари, чистой вырубке или старой пашне, различия бывают просто огромны – от нескольких сотен до десятков тысяч растений на 1 га. К спелости, однако, деревьев остается не более 500–700 шт./га, со средним расстоянием между ними 4-5 м. Тысячи деревьев погибают. Это, по сути, *первый закон* лесных экосистем (одноярусных древостоев) – закон естественного изреживания.

В девственных лесах его проявления можно и не заметить – они не стареют и не молодеют; это мозаика из куртин подроста, деревьев среднего возраста и спелого леса. Таким лесам человек не нужен (рис. 2.1).



Рис. 2.1. Девственные леса. Это куртины подроста, деревья среднего и старого возраста

Проблемы начинаются в результате их трансформации после рубок, пожаров, сведения лесов и их появления вновь на старых пашнях и пастбищах. Структура их упрощена, текущая густота бывает очень высокой, и они нуждаются в разреживаниях с самого раннего возраста (рис. 2.2).



Рис. 2.2. Древостой березы на пашне. Уже в 20 лет он максимально сомкнут, его прирост падает, и развитие ценоза переходит в стадию регресса

Объяснить изреживание древостоев можно следующим образом. На единице площади помещается некоторое ограниченное количество фотосинтезирующего аппарата (листьев, хвои, мелких веточек), образующих полог древостоя. Полог достигает максимума в среднем где-то в 30–50 лет, какое-то время сохраняет его, далее его объем снижается. Деревья растут, и полог движется вверх, оставляя внизу на стволах отмирающие яруса ветвей. Ослабленные деревья также отмирают.

По объему кроны немецкий лесовод Крафт еще в конце XIX в. предложил разделить живые деревья на 5 классов:

- 1 – наиболее развитые (доминанты), примерно 10%;
- 2 – хорошо развитые (субдоминанты), 20–30%;
- 3 – средние (крона сдавлена с боков, но вершина свободна), 30–40 %;
- 4 – угнетенные (крона до высоты $\frac{1}{2}$ полога), 10–20%;
- 5 – заглушенные (крона под пологом), 10–15%.

Объем кроны – это багаж, с которым дерево движется в будущее. Чем больше объем кроны – тем успешнее будущий рост дерева. Дифференцировать

деревья по классам Крафта можно уже в возрасте около 10 лет по размерам растения – высоте и диаметру стволика, а также исходя из оценки объема его кроны. Оказалось, что в этом возрасте формируется социальная структура древостоя и начинает действовать *ранговый закон роста деревьев в древостое* (Маслаков, 1984), в соответствии с которым деревья растут, просто увеличивая свои размеры, оставаясь в основном либо крупными, либо мелкими; средние растения меняют свои ранги как вверх, так и вниз. Так, в групповых посадках сосны связь между площадями сечения деревьев в 10 и 40 лет составляет 0.88, а в 15 и 40 лет связь оказывается почти функциональной.

Отбор лучших растений в раннем возрасте практикуется давно, однако растения испытывают конкурентное давление соседей. Оно меняется с возрастом, меняется и реакция растения на него, но многие исследователи конкурентную историю дерева не учитывают. При этом, изучая срубленные модели, выделяют различные типы их роста, например: медленный в раннем возрасте, затем усиленный; средний, затем медленный; средний, затем усиленный и т.д., всего до 10 типов. В культурах этот закон проявляется сильнее: в естественных молодняках только 30% деревьев сохранили свои ранги по высоте, тогда как в культурах их было уже 57% (Куншуаков, 1983).

В первые годы на рост растений влияют экология и эффекты материнского дерева, например масса семени (Рогозин, 2013). Но в 10–15 лет начинается период максимального роста и целесообразно начинать оценки роста потомства именно в это время (Демиденко, Тараканов, 2008; Ефимов и др., 2010). Рост деревьев непостоянен, в особенности у деревьев средних размеров, и это учитывают при реконструкции роста древостоев по «верхней высоте», по моделям 85-го ранга и выше (Свалов, 1979).

Ранние оценки в селекции имеют вероятностный характер, и для снижения неопределенности их рекомендовали проводить в возрасте $2/3$ возраста рубки (Указания..., 2000). Но есть попытки снизить этот возраст. Исследования географических культур показали, что для сохранения 19% лучших в 30 лет происхождений в 10 лет можно провести их отбор с интенсивностью 40% (Ефимов и др., 2010).

Таким образом, зная и используя в управлении древостоями ранговый закон роста Е.Л. Маслакова, уже в самом раннем возрасте можно оставить в насаждении только деревья-лидеры (с небольшим запасом), удалив остальные. Из них вырастет могучий лес с запасами, в 2-3 раза большими, чем леса

естественные. Однако не все так просто. При разреживании свободные места будут заняты второстепенными лиственными породами, которые растут быстрее хвойных, и поэтому «запас» стволиков оставляют иногда излишне большим и эффект ранних разреживаний не используют в полной мере.

2.2. Полнота древостоя, ее стандарт и таблицы хода роста

С возникновением сообщества деревьев – древостоя – в нем появляются свойства, которых не было у его членов-деревьев. Прежде всего, это заполненность пространства деревьями. В биологии используют понятие «плотность популяции», в лесоводстве принят термин «полнота». В молодняках примерно до 20 лет ее определяют по сомкнутости полога. Если площадь крон занимает 50% площади, то полнота будет 0.5, если 100% – то 1.0. Но в старшем возрасте сомкнутость уже мало пригодна для этого. Деревья, особенно в густых ценозах, при высотах более 13–15 м начинают сильно раскачиваться при ветре, между кронами возникает зазор, и чем старше древостой, тем он больше.

Поэтому еще в XIX в. начали использовать другой показатель – сумму поперечных сечений стволов на 1 га, измеряемых на высоте груди (1.3 м), который стали называть абсолютной полнотой. Он определяется достаточно точно при так называемом «перечете» примерно 200 деревьев по диаметру на пробных площадях. Сразу была поставлена задача – найти некие стандартные показатели полноты для разных условий, пород и возраста насаждений. Задача эта решалась в упрощенном виде следующим образом.

В одинаковых типах леса находили древостои в возрасте, например, от 20 до 140 лет, стараясь подобрать их равномерно через промежутки в 15–20 лет. Выбирали самые продуктивные древостои, где число отстающих в росте деревьев 4-го и 5-го классов Крафта было невелико и древостой имел близкое к нормальному распределение по классам диаметра, а также высокую полноту. По сути, такие древостои выглядели как самые лучшие для своего возраста. Подбирали 15–20 таких древостоев и далее строили график, где с линии тренда снимали значения абсолютной полноты по классам возраста и принимали значения этой полноты за 1.0, т.е. за стандарт (рис. 2.3).

Например, для возраста 20 лет стандарт полноты будет $14 \text{ м}^2/\text{га}$, для 40 лет – 39, для 60 лет – 52, далее он практически постоянен и равен $57 \text{ м}^2/\text{га}$.

Подобную процедуру повторяли в других регионах и составляли местные стандартные таблицы полноты и запаса. Применяя их, можно уже определять *относительную полноту*, поделив полученное в реальном древостое значение абсолютной полноты на ее стандарт для своего региона.

Не вдаваясь в детали методики моделирования стандартных таблиц, которая совершенствовалась более 100 лет, заметим, что сейчас в качестве входа в эти таблицы используют не возраст и не условия местопроизрастания (типы леса), а высоту древостоя, которая зависит и от возраста, и от условий.

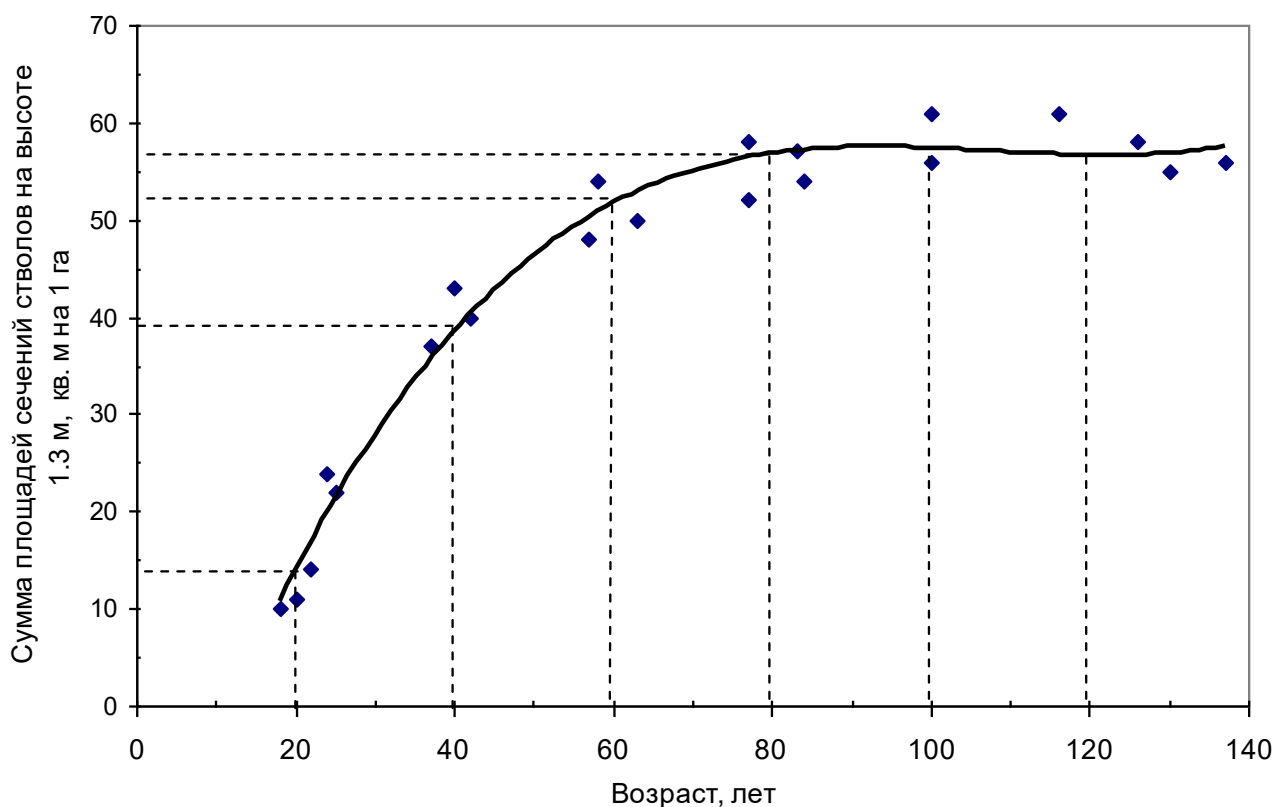


Рис. 2.3. Абсолютная полнота в древостоях ели с высокой сомкнутостью и нормальным распределением деревьев по диаметру

Если для древостоя определена его *относительная полнота* и она оказалась, например, 0,7, то можно полагать, что жизненное пространство он использует на 70% и у него есть возможность заполнять его далее до 100%. Однако здесь следует иметь в виду один важный момент. Если это молодняк, то у него *все впереди*, а если это приспевающее насаждение, то возникает вопрос, сможет ли оно заполнить жизненное пространство к возрасту спелости?

Для ответа на этот вопрос вернемся к графику на рис. 2.3. Точно такие же графики составляли для средних диаметра, высоты, запаса и других

показателей и далее, используя данные для полноты 1.0 (т.е. снятые с линии тренда), составляли таблицы их изменений с возрастом.

Такие таблицы стали называть «таблицы хода роста» (ТХР). Их составляли многие выдающиеся таксаторы. Первые русские «Опытные таблицы запаса и прироста нормальных насаждений» опубликовал в 1846 г. Варгас де Бедемар (1846–1850). Подобные таблицы разработал и М.М. Орлов (1897), однако назвал их иначе: «Таблицы хода роста нормальных насаждений». В новом названии слова «ход роста» означали уже новое понятие, которое подразумевало «движение» роста, т.е. его динамику. Отметим, что в таблицах Варгаса де Бедемара такого смысла не содержалось. Новое название сразу прижилось из-за широкой смысловой нагрузки, удобной аббревиатуры сокращения и благодаря авторитету М.М. Орлова – выдающегося таксатора и лесоведа.

Концепцию таких ТХР можно представить как поиск статичных состояний, которые сочетают в себе оптимальным образом два состояния древостоя: высокую полноту и наилучшие таксационные показатели. Эти состояния находили, закладывая некоторое число пробных площадей одновременно. Читая составленную таблицу, мы видим «как бы динамику» (квазидинамику) этих статичных состояний с изменениями по классам возраста. Но эта квазидинамика не развитие, а лишь *фиксация состояний* – предельных для так называемых «нормальных» и неких средних состояний – для «модальных» ТХР. Выяснить, какими эти состояния будут через 10 лет или какими они были ранее, составители таблиц не пытались, да и задачи такой не ставилось. В итоге процесс *развития* древостоев оказался неизученным. Поэтому не случайно появились «хронолесоводство» (Битков, 2009), «плантационное лесоводство» (Плантационное..., 2007) и даже «нетрадиционное лесоводство» (Марченко И.С., Марченко С.И., 1998), где есть весомые аргументы в обоснование новых концепций управления лесными экосистемами.

Эти «частные» лесоводства подтверждают общий характер развития наук вообще и то, что и в лесных науках начался кризис – появились альтернативные теории выращивания леса и функционируют противоборствующие научные школы. Далее происходит научная революция, старая парадигма исчезает и формируется новая (Кун, 2009).

Возвращаясь к нахождению стандарта полноты на рис. 2.3, который показан лишь как упрощенный пример для понимания сути моделирования, можно отчасти понять, почему так произошло.

Дело в том, что уже с самого начала для ТХР подбирались «возрастной ряд» древостоев, который был статичен, и судьбу каждого древостоя ни в прошлое, ни в будущее не прослеживали, и далее конструировали (моделировали) их «как бы динамику». По сути, исследователям было совершенно неизвестно, какое положение на графиках, подобных рис. 2.3, занимала конкретная точка 10–20–30 лет назад и как вели себя другие точки – они были ниже (меньшей полноты) или, может быть, выше. Не останавливаясь на деталях моделирования, которым посвящена отдельная монография (Рогозин, Разин, 2015), перейдем далее к вопросу о *типах роста* древостоев, рассмотрение которого связано с определенными трудностями.

2.3. Классы бонитета и их устойчивость

Для классификации роста древостоев в разных условиях в 1911 г. М.М. Орловым (Орлов, 19291) были предложены *классы добротности* этих условий, названные классами бонитета, с оценкой по косвенным показателям этих условий, по их действию на рост насаждений – по высоте древостоя в каком-либо возрасте. Подобные шкалы получили широчайшее распространение и используются во множестве стран. Простота определения и возникающий при этом целостный образ насаждения с высокой, средней или низкой продуктивностью способствовали их популярности и признанию. При этом долгое время считалось, что бонитет устойчив, мало меняется в течение жизни древостоя и характеризует как высоту древостоя в определенном возрасте, так и посредством этой высоты отражает условия местопроизрастания. Однако рост древостоев в одних и тех же условиях оказался весьма изменчив. Об этом сообщал еще Н.В. Третьяков (1937), ссылаясь на пример с ельниками, которые в возрасте 50 лет на трех участках имели среднюю высоту 13, 16 и 19 м, а в возрасте спелости таксировались одним и тем же классом бонитета.

Были свидетельства о неустойчивости классов бонитета и в работах других исследователей (Лебков, 1965, 1992; Разин, 1965; Давидов, 1977; Кузьмичев, 1977), которые считали шкалу М.М. Орлова несовершенной. Эти свидетельства были подвергнуты сомнению (но не проверялись при этом

собственными исследованиями) некоторыми влиятельными сторонниками такой их устойчивости. Так, в обзоре Н.Н. Свалова (1978) о причинах *неустойчивости* бонитетов упоминалось лишь вскользь. По-видимому, причиной ухода от анализа неудобных фактов было стремление использовать классы бонитета для составления в те годы огромного количества ТХР на всей территории бывшего СССР. Вместе с тем Н.Н. Свалов все-таки делает замечание, что изменения классов бонитета с возрастом показали несовершенство шкалы М.М. Орлова и ее пригодность для оценки роста древостоев только в статике, т.е. «здесь и сейчас»; из этого вытекает вывод о ее непригодности для прогноза их роста как в будущее, так и в прошлое. Этот вывод оказался ключевым для последующего понимания методов моделирования.

Рост насаждений наиболее точно изучается в длительных повторных наблюдениях. Сразу после публикации таких данных в капитальной работе коллектива авторов (Итоги..., 1964), представляющей собой итоги 100-летних наблюдений в лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии (ТСХА), у 119 древостоев сосны были определены классы бонитета до десятых долей (Разин, 1965). Далее сравнили динамику классов бонитета и оказалось, что в течение 60 лет рост был стабилен (находился в пределах ± 1.0 класса) лишь у 10% древостоев. В молодости его меняли более чем на 1 класс 84%, а ближе к спелости до 97% древостоев (табл. 3.2).

У других пород в той же лесной даче ТСХА изменения были такими же сильными, и поэтому был сделан совершенно категоричный вывод: реальные древостои по шкале бонитетов М.М. Орлова не растут (Разин, 1965). Позднее такой же вывод сделали и другие исследователи (Давидов, 1977; Кузьмичев, 1977; Загреев, 1978; Верхунов, Черных, 2007).

Таблица 2.2. Изменение классов бонитета в 119 сосновых древостоях (% к числу древостоев) в лесной даче ТСХА (по: Рогозин, Разин, 2015)

Поведение классов бонитета	Возрастные периоды, лет						В среднем
	21–30	31–40	41–50	51–60	61–70	71–80	
Стабильное	16	16	7	10	5	3	10
Нестабильное	84	84	93	90	95	97	90
Итого	100	100	100	100	100	100	100
В т. ч.: повышение	32	68	54	25	9	7	32
понижение	52	16	39	68	86	90	58

Но тогда от чего зависит тип их роста, который вначале может быть быстрым, затем медленным, потом опять ускориться или вновь замедлиться? Лесная энциклопедия издания 1982 г. в статье, посвященной «типам роста», отсылает нас к климатическим причинам различий в типах роста северных и южных лесов, оставляя без ответа вопрос о причинах, из-за которых *в одинаковых условиях* древостои почему-то меняют свой рост и не сохраняют стабильно свой класс бонитета.

Для ответа на этот вопрос рассмотрим почти идеальный опыт по выращиванию леса, поставленный еще в XVIII в.

2.4. Три типа роста сосны в культурах М.К. Турского

В перечне данных 100-летних наблюдений в лесной даче ТСХА (Итоги..., 1964) очень кстати оказались три участка опытных культур сосны, заложенных известным лесоводом М. К. Турским еще в 1879 г. с разной начальной густотой, измерения в которых показаны ниже (табл. 2.3).

Таблица 2.3. Данные таксации на постоянных пробных площадях Я₁, Я₂, Я₃ в квартале 6 лесной опытной дачи Тимирязевской СХА в культурах сосны, созданных М.К. Турским в 1879 г. Посадка однолетними сеянцами, квадратная (по: Итоги..., 1964)

Возраст, лет	ПП Я ₁ , начальная густота 9680 шт./га						ПП Я ₂ , начальная густота 4610 шт./га						ПП Я ₃ , начальная густота 2520 шт./га					
	Нср, м	Дср, см	Нтек, шт/га	∑g, м ² /га	Полнота*	Бонитет	Нср, м	Дср, см	Нтек, шт/га	∑g, м ² /га	Полнота*	Бонитет	Нср, м	Дср, см	Нтек, шт/га	∑g, м ² /га	Полнота*	Бонитет
5	-	-	9680	-	-	-	-	-	4610	-	-	-	-	-	2520	-	-	-
15	4.4	5.4	8874	22.0	0.88	3	5.5	7.0	4202	16.0	0.56	2	7.0	7.8	2312	9.43	0.29	1
26	7.0	8.4	7341	41.1	1.28	3	8.5	10.5	4028	35.0	1.03	2	10.3	12.1	2165	24.9	0.71	1
34	9.0	11.7	4183	40.2	1.16	3	11.0	13.5	3030	44.1	1.24	2	13.0	15.1	2017	32.3	0.89	1
47	12.8	13.8	2171	30.5	0.87	3	14.3	15.1	2091	39.7	1.06	2	16.9	17.0	1480	38.4	1.00	1
57	15.4	16.4	1360	30.1	0.80	3	17.0	17.0	1840	38.7	1.01	2	19.3	19.8	1389	42.8	1.08	1
67	17.5	17.9	960	28.2	0.73	3	18.5	19.0	1045	29.1	0.74	2	20.6	20.4	980	35.6	0.89	2
75	19.0	19.5	632	20.9	0.53	3	20.0	20.2	778	24.9	0.62	2	21.5	20.9	890	30.6	0.75	2
80	19.5	20.5	488	17.5	0.44	3	20.5	21.0	605	20.5	0.52	2	21.9	21.9	780	29.4	0.72	2

Примечания: * – относительная полнота определена по ТХР полных древостоев лесных культур лесной опытной дачи ТСХА (Итоги..., 1964, с. 52); **41,1** – выделен максимум полноты.

В этой таблице хорошо видно, как от начальной густоты культур зависит развитие буквально всех таксационных показателей: высоты, диаметра, полноты. Но самое главное, что резко различна их динамика, и развитие по полноте отражено совершенно разными линиями, которые можно назвать «типами роста», хотя правильнее будет называть их моделями или типами *развития* древостоев. Линии эти имеют точку перегиба, и она наступает тем раньше, чем больше была начальная густота. Так, предел полноты в густых культурах был зафиксирован в 26 лет, в культурах средней густоты – в 34 года, а в самых редких посадках он появился только в 57 лет (рис. 2.4).

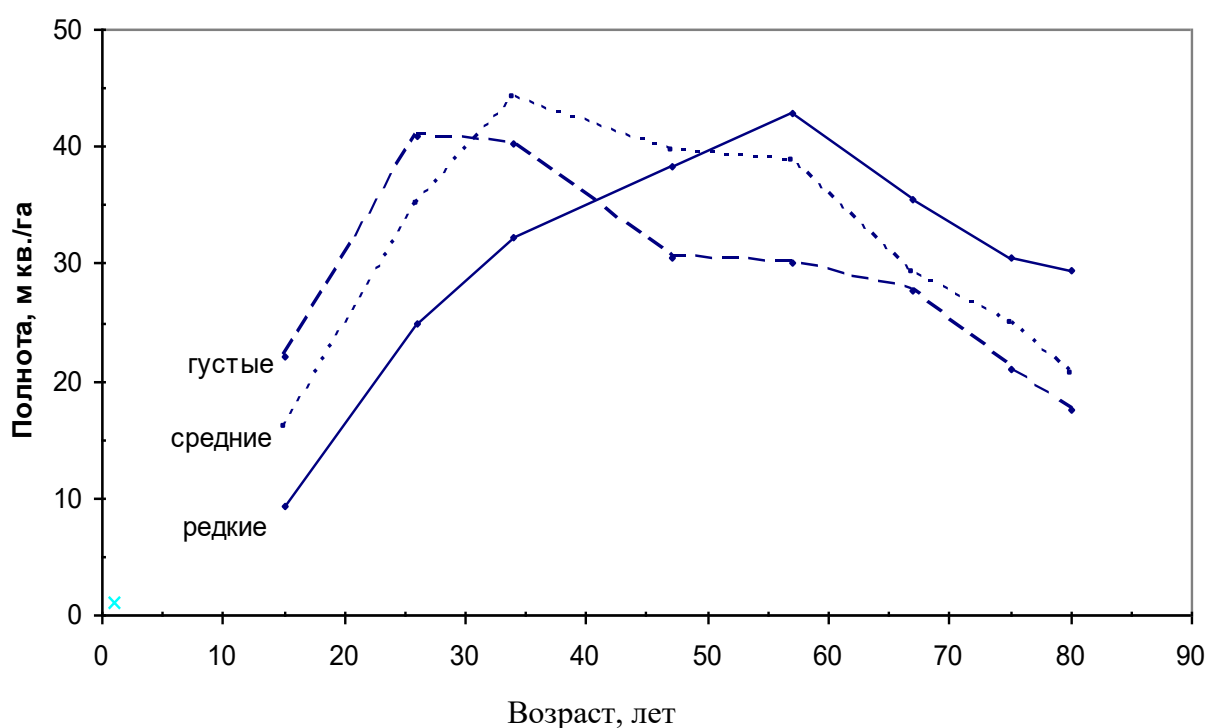


Рис. 2.4. Динамика абсолютной полноты в культурах сосны разной густоты на ПП Я₁, ПП Я₂ и ПП Я₃ в лесной даче ТСХА (по: Итоги..., 1964)

Относительная полнота этих культур достигала значений 1.2–1.3, что, вообще говоря, противоречит идее «полных» или «нормальных» древостоев, где ее значения не должны быть больше 1.0 (поэтому для культур разрабатывают специальные стандартные таблицы полноты).

В значительной мере именно данные этих 100-летних наблюдений в лесной опытной даче Тимирязевской СХА позволили в 1960-е гг. одному из внимательных читателей этого капитального труда, Г.С. Разину, определить

вектор поиска причин, из-за которых древостой имеют столь разные траектории развития таксационных показателей.

Максимум полноты опознается по отсутствию напочвенного покрова, вызванному малым количеством света под пологом насаждения (рис. 2.5).



Рис. 2.5. «Мертвопокровный» тип леса при максимальной полноте лесных культур в 30-летнем возрасте

Безусловно, момент наивысшей полноты в развитии ценоза особенно важен и критичен. После него древостой становится менее плотным, и в соответствии с законами экологии начинается его регресс.

2.5. Биологические константы

Сильнейшее влияние густоты на развитие ценоза обусловило необходимость выяснить, какие показатели зависят от нее наиболее сильно. Причем не просто от текущей густоты, а от густоты начальной, при которой началось смыкание крон. Это время отнесли к возрасту 10 лет.

Первая константа. На пробных площадях с *повторными* наблюдениями удалось выяснить, что практически все таксационные показатели постоянно меняются со временем. Однако все-таки был найден один-единственный показатель, который почти не менялся с возраста старше 50 лет. Им оказался упрощенный сбег ствола деревьев, определяемый через отношение среднего диаметра к средней высоте без учета высоты 1.3 м. В таком виде этот показатель оказался константен в большинстве ценозов. Причем сами значения сбег ствола сильнее всего зависели от начальной густоты, с которой начиналось развитие древостоя (рис. 2.6).

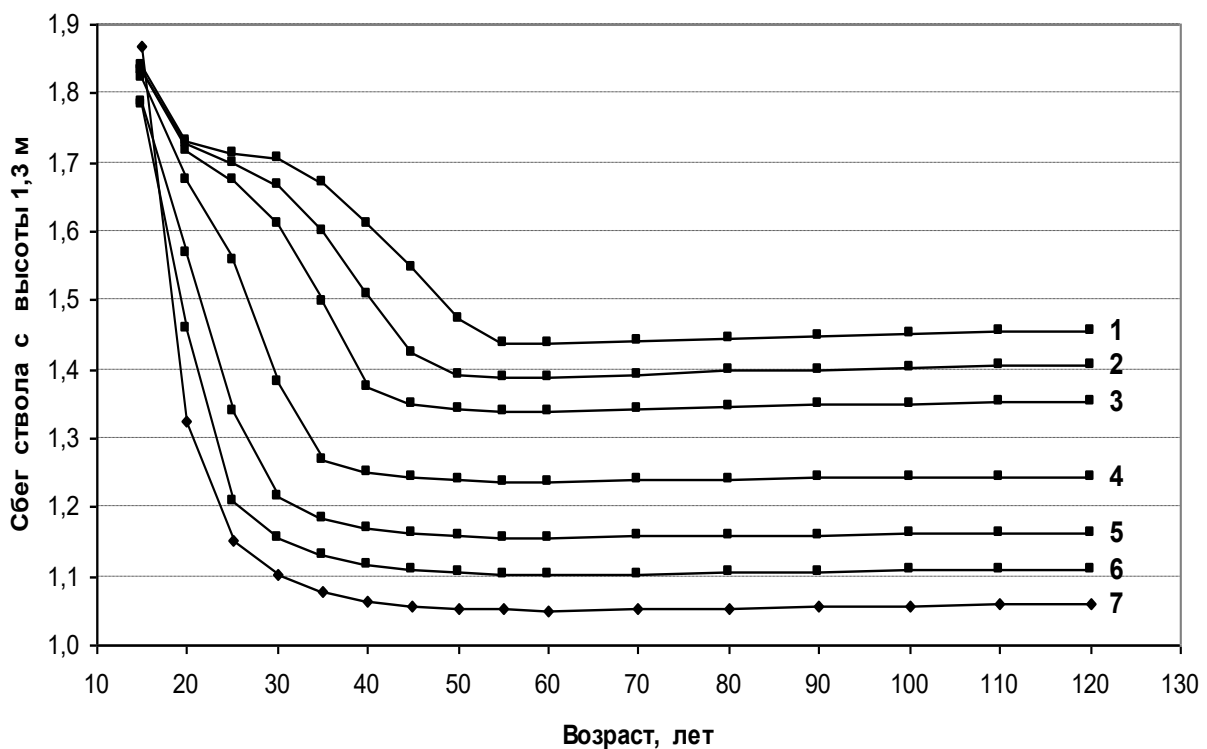


Рис. 2.6. Сбег ствола с высоты 1.3 м в ельниках с начальной густотой: 1 – 1.0; 2 – 1.3; 3 – 1.65; 4 – 2.9; 5 – 5.1; 6 – 7.9; 7 – 14 тыс. шт./га

Можно образно сказать, что сбег ствола буквально *записывает на себя* историю густоты древостоя. В густых ценозах он мал (1.0–1.2 см/м), а в редких увеличивается до 1.3–1.4 см/м. Как раз по нему и можно восстановить историю густоты и опознать ее начальные параметры.

Если по сбегу ствола можно восстановить историю густоты конкретного древостоя, то из нескольких древостоев, имеющих близкий сбег ствола и возраст 50, 60, 70, 80 и 90–120 лет, вполне можно составить цепочку данных, образующих так называемый «естественный ряд» развития насаждений. В современном понимании этот ряд можно назвать моделью развития древостоя.

Ряд этот останется лишь дополнить пробными площадями в возрасте менее 40 лет, где историю густоты можно восстановить уже по отпавшим деревьям.

Эта идея оказалась весьма плодотворной и была реализована в методике моделирования хода роста ельников Г.С. Разиным в 1977 г. Ее описание было повторно опубликовано в 2015 г. (Рогозин, Разин, 2015).

Вторая константа наблюдается с возраста 45 лет в самой редкой по густоте модели, которая здесь представлена линией под № 9 (рис. 2.7).

Эта константа указывает на то, что полог древостоя заполнился биологическим материалом (кронами деревьев) до предела и, как сказали бы экологи, экологическая ниша оказалась занята полностью.

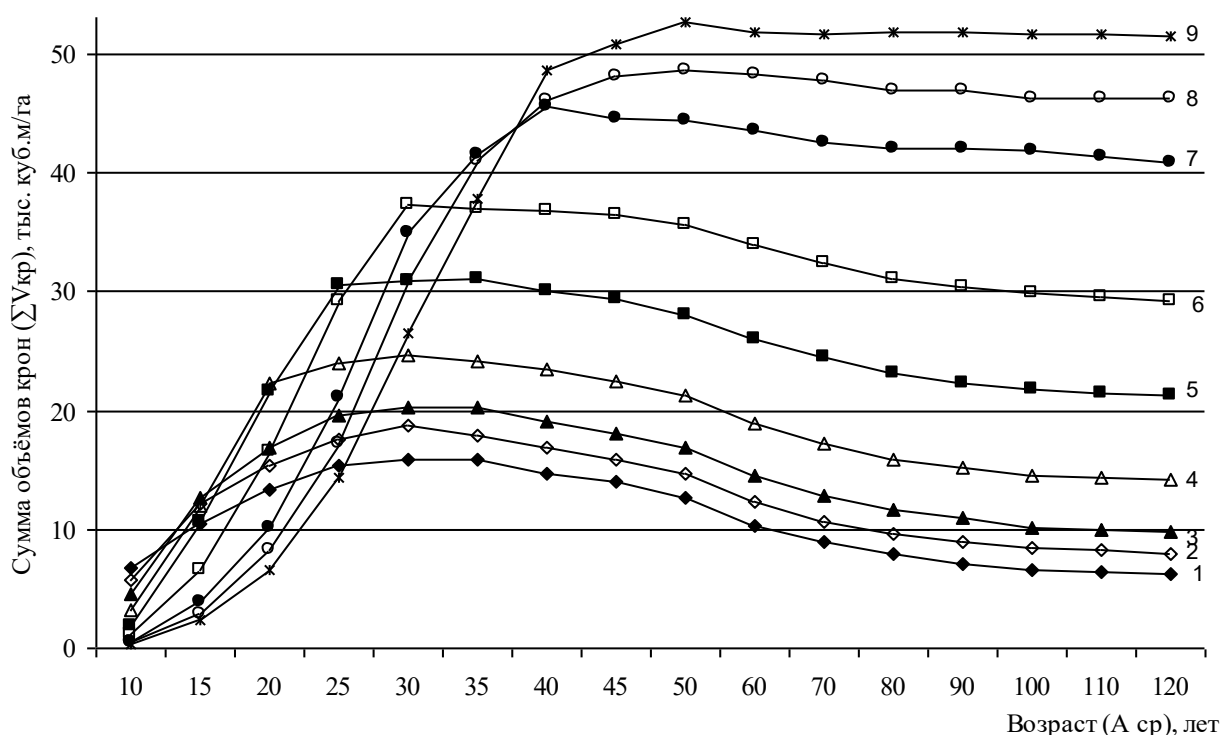


Рис. 2.7. Объем крон деревьев при начальной густоте, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0

Биологическая константа есть также и в фитомассе хвои. Она была обнаружена в моделях, составленных З.Я. Нагимовым (Нагимов, 2000) для сосняков III класса бонитета на Урале, в которых использовали 1 тыс. модельных деревьев. Автор построил сложный график из 11 линий связи между площадью питания модельного дерева и массой его хвои. Масса хвои в предельных значениях по трендам оказалась практически одинаковой – она колебалась в возрасте 50–120 лет в пределах 12.9–13.3 т/га (рис. 2.8).

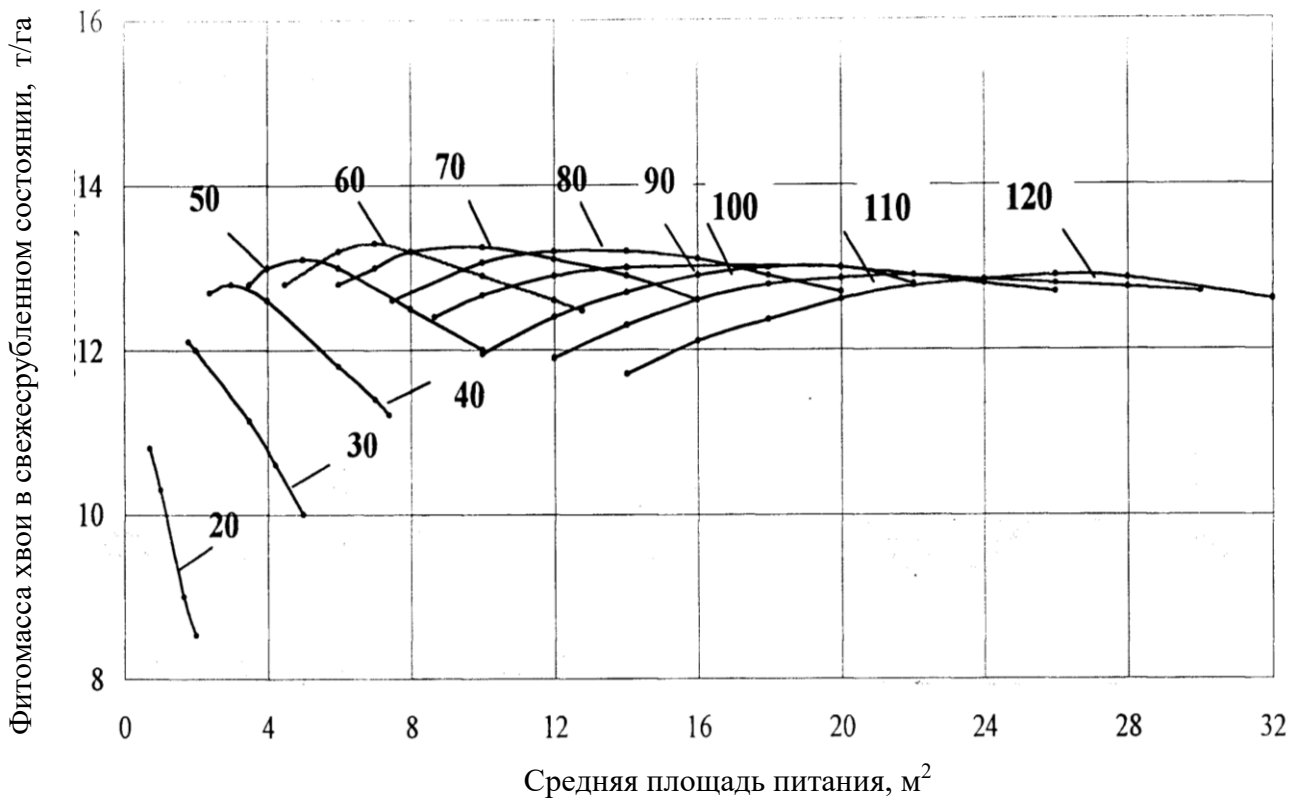


Рис. 2.8. Зависимость массы хвои от средней площади питания дерева в сосняках III класса бонитета в возрасте 20–120 лет (по: Нагимов, 2000, с. 265)

На этом весьма сложном графике полог древостоя с его массой хвои представляет собой экологическую нишу для питания всего древостоя. Она оказывается заполненной и не может превышать указанных пределов в 12.9–13.3 т/га по массе хвои. Эти пределы отличаются от среднего значения максимума фитомассы хвои в возрасте 50–120 лет, равного 13.1 т/га, на $\pm 15.3\%$. Это вполне сопоставимо с точностью определения этого показателя по модельным деревьям. Поэтому таким отклонением можно пренебречь и считать, что в условиях III класса бонитета и в возрасте 50–120 лет максимум фитомассы хвои у сосны имеет практически постоянное значение и является биологической константой (пределом заполнения экологической ниши).

2.6. Морфогенез древостоев ели с разной начальной плотностью

Использование сбega ствола как регистратора начальной плотности позволило моделировать морфогенез древостоев с открытием целого ряда закономерностей (Разин, 1979).. Наиболее важные закономерности в развитии древостоев ели в типичных для нее условиях представлены ниже в виде 9 моделей (рис. 2.9–2.11)

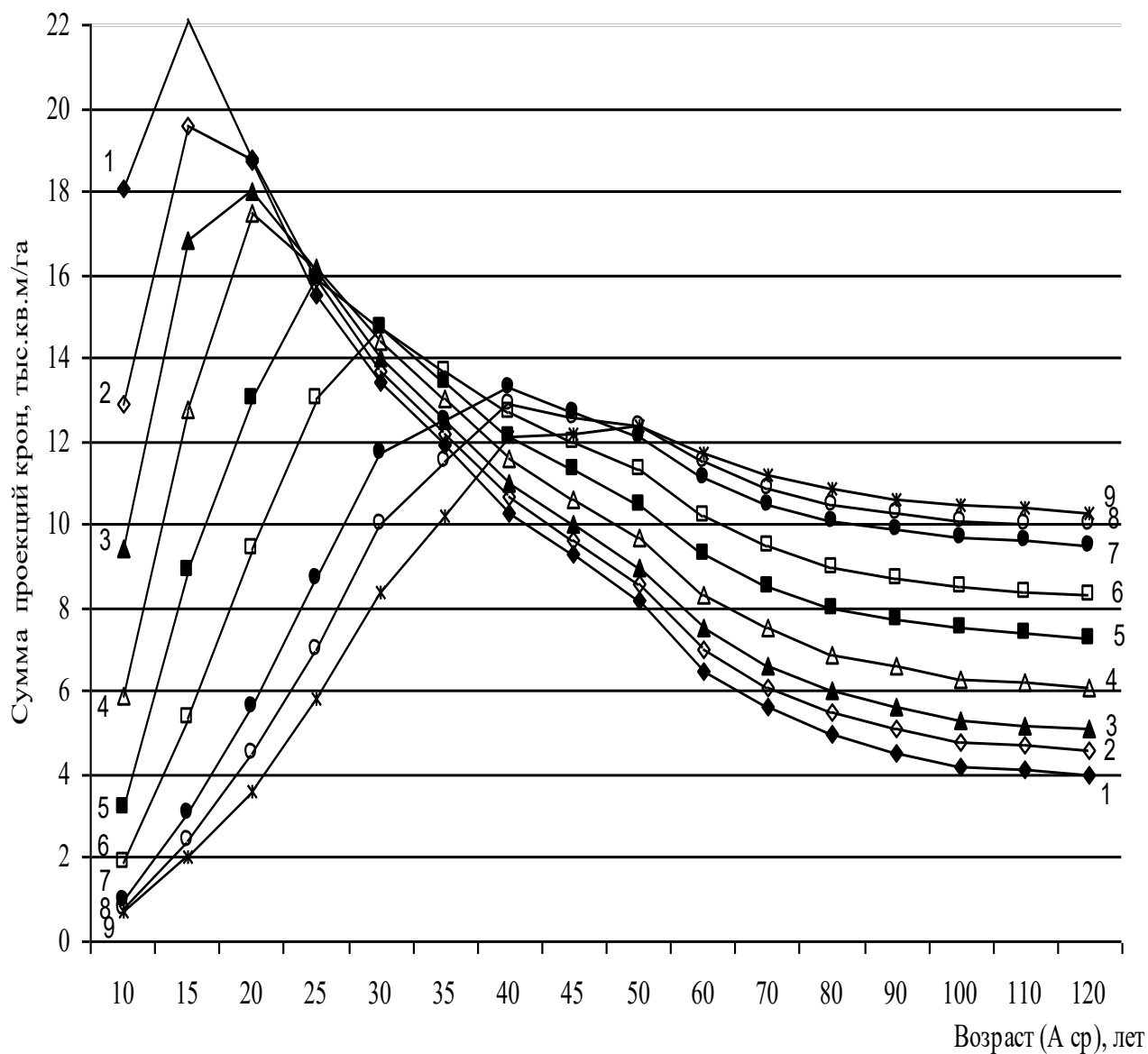


Рис. 2.9. Сумма горизонтальных проекций крон ($m^2/га$) при начальной густоте древостоев, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0

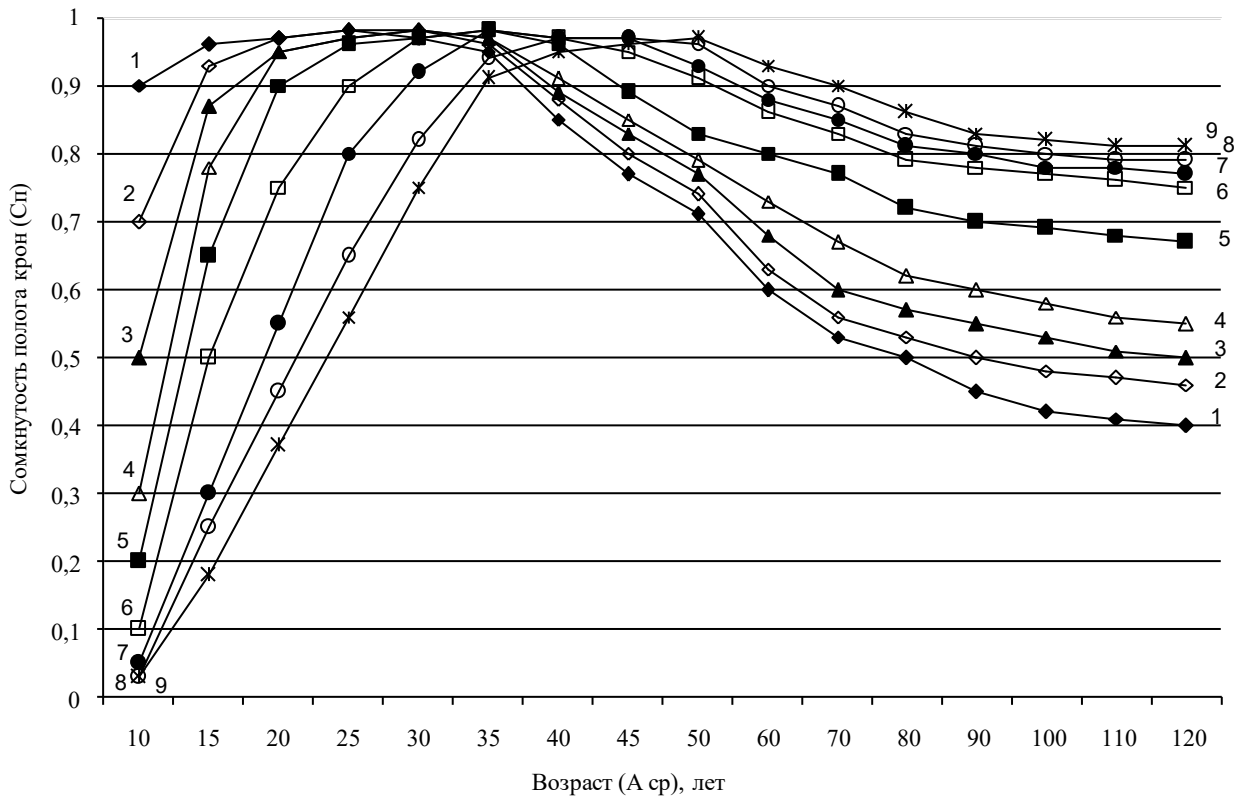


Рис. 2.10. Сомкнутость полога при начальной густоте древостоев, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0

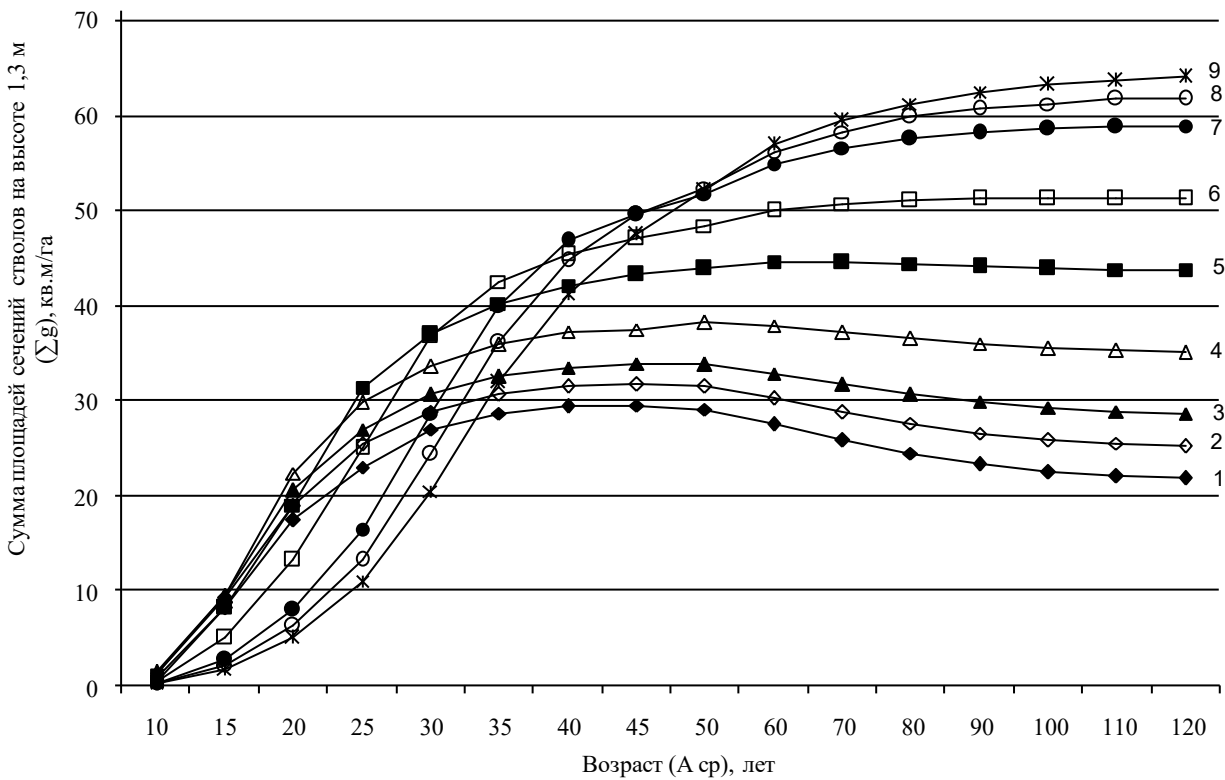


Рис. 2.11. Площади сечений стволов при начальной густоте, тыс. шт./га: 1 – 62.0; 2 – 32.0; 3 – 20.0; 4 – 10.0; 5 – 5.1; 6 – 2.9; 7 – 1.6; 8 – 1.3; 9 – 1.0

2.7. Закон развития одноярусных древостоев Г.С. Разина

Закономерности, обнаруженные в еловых древостоях и показанные на рисунках 2.9–2.11, находили подтверждение намного раньше в древостоях и других пород, в частности, в культурах сосны, заложенных М.К. Турским в 1879 г., которые мы рассматривали выше (см. рис. 2.4).

Эти закономерности можно интегрировать в один **общий закон развития одноярусных древостоев**: «В одинаковых условиях пределы развития древостоев определяет их начальная густота; при ее изменчивости примерно от 0.5–0.7 до 200 тыс. шт./га чем она больше, тем раньше древостой достигает своих пределов по показателям сомкнутости, полноте, запасу и долговечности по сравнению с древостоями с меньшей начальной густотой; чем она меньше, тем позднее древостой лидирует по указанным параметрам и дольше сохраняет свое лидерство по ним».

Закон действует до некоторых низших густот, менее которых деревья уже не образуют ценоза. Действие данного закона подтверждает плантационное выращивание (Рябокоть, 1990; Плантационное., 2007). Этот закон позволяет сделать заключение, что сами древостои недостаточно регулируют текущую густоту и нуждаются в ее оптимизации. При *опережающем* разреживании, проводимом до наступления максимума сомкнутости крон, происходит переход древостоев на более производительные линии развития. Все это дает возможность революционного изменения способов выращивания леса.

В связи с идеями плантационного выращивания отметим, что знаменитая Линдуловская роща лиственницы вблизи Санкт-Петербурга была создана посадкой с начальной густотой всего лишь 540 растений на 1 га и запасы древесины в ней в возрасте 260 лет достигли 1090 м³/га (Мерзленко, Бабич, 2011). Подобные высокие результаты вполне можно получить благодаря уходу за лесами на старых пашнях, занимающих ныне в России громадные площади в сотни тысяч га (рис. 2.12).



Рис. 2.12. Лес на старой пашне с минимальной начальной густотой в возрасте 13 лет на легкосуглинистой почве. Максимальные сомкнутость и прирост наступят в нем после достижения возраста 45 лет (Ильинский район, Пермский край)

2.8. Прогресс и регресс в развитии древостоя

В соответствии с законом Г.С. Разина в динамике ряда таксационных показателей четко выделяется фаза прогресса и фаза регресса, в особенности это заметно в текущем приросте древостоев. Кульминацию развития насаждения обычно связывают с максимумом текущего прироста. На графиках текущие приросты в моделях выглядят как пересекающиеся кривые, каждая из которых имеет свой максимум. Причем и в моделях *естественных* древостоев, и в моделях *культур* максимумы практически совпадают. Они наблюдаются в густых моделях уже в возрасте 25 лет, а при малой начальной густоте наступают только в возрасте 30–40 лет (рис. 2.13, 2.14).

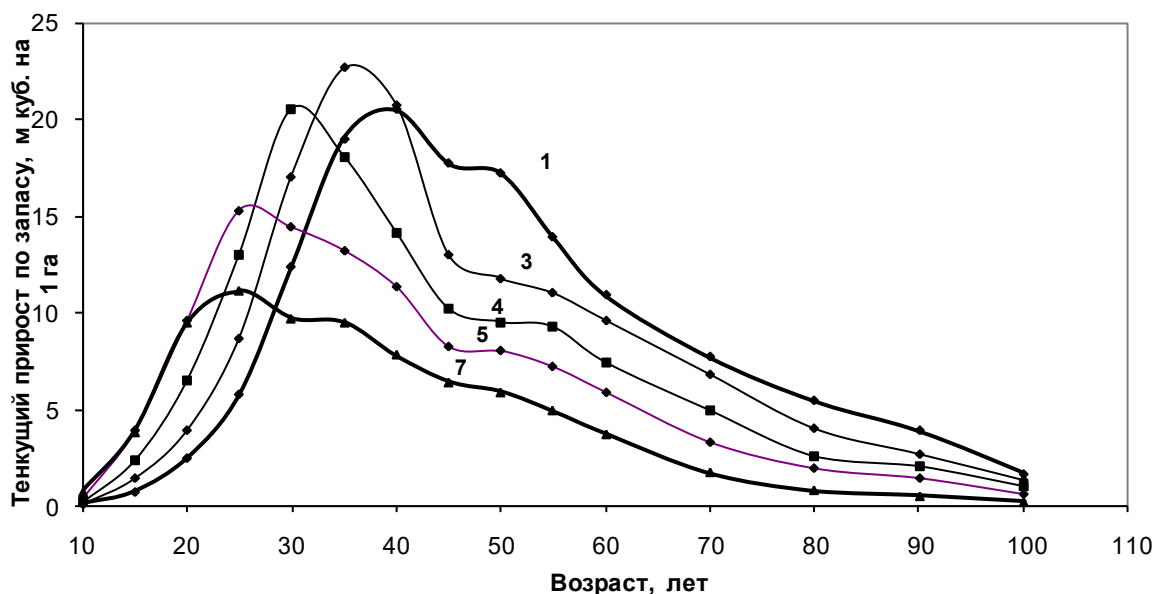


Рис. 2.13. Текущий прирост по запасу в моделях еловых древостоев в типах условий C_2-C_3 с начальной плотностью: 1 – 1.0; 3 – 1.65; 4 – 2.9; 5 – 5.1; 7 – 14 тыс. шт./га

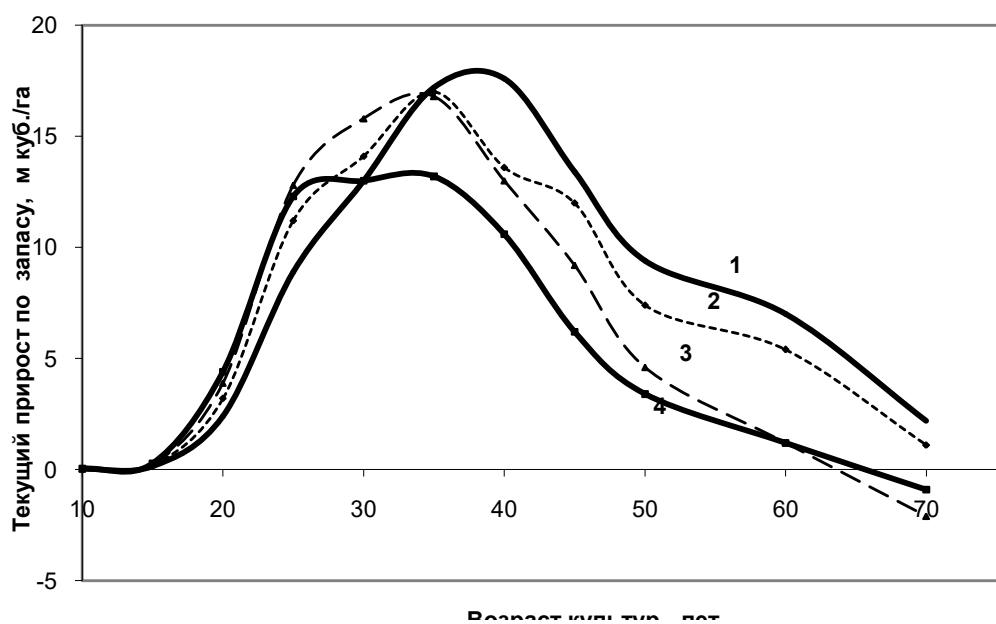


Рис. 2.14. Текущий прирост по запасу в моделях культур ели в типах условий B_3-C_3 с начальной плотностью в 10 лет: 1 – 3.6; 2 – 4.8; 3 – 6.0; 4 – 8.5 тыс. шт./га

Важно отметить, что максимум прироста возникает за 15 лет до возраста стабилизации сбega. И если древостой достиг максимума прироста, то «переместить» его развитие на более производительную линию какими-либо разреживаниями почти невозможно. Эта инерция появляется из-за уже сформировавшегося ценотического статуса крон, а также вполне определенного генетического состава ценоза – преобладания правых или левых форм (Голиков, 2011, 2014), о которых мы расскажем далее специально.

2.9. Пик прироста, его критичность.

Можно ли «переместить» линию развития прироста рубками ухода?

Каждая модель развития имеет свои частоты классов Крафта; они отражают адаптацию ценоза, и она, скорее всего, *завершается* на пике прироста. Деревья имеют инерцию по рангам роста, и «переместить» их развитие разреживаниями уже невозможно, так как меняется лишь одно условие – увеличивается только площадь питания. В это время деревья стремятся сохранить свою численность, формируют малообъемные кроны и теряют фотосинтезирующий аппарат. Теряют его и самые крупные деревья. Поэтому пик прироста – это критическая точка в развитии древостоя. Далее мы покажем, что этот период – решающий и для структуры его генома.

По-видимому, именно в этот период С.Н. Сенновым (1984) и были проведены рубки ухода на большом количестве опытных участков, наблюдая за которыми в течение 60 лет, он получил парадоксальное заключение о «невозможности повышения производительности средневозрастных древостоев регулированием их густоты» (Сеннов, 1999, 2005). Заключение это совершенно не согласуется с концепцией *плантационного выращивания* лесов, согласно которой регулирование густоты начинают в возрасте 9–13 лет, и это кардинально меняет и развитие, и производительность культур (Плантационное..., 2007; Большакова, 2007).

Из этого принципиального положения следует важнейшее практическое правило, своего рода *модель поведения* хозяйствующего субъекта-человека: рубки ухода в молодняках должны быть завершены *до кульминации* прироста. Для густых ельников это возраст менее 25 лет (начальная густота 5 тыс. шт./га и более), и не старше 30–35 лет – в редких моделях (начальная густота ниже 3 тыс. шт./га). Это важнейшее положение иллюстрирует динамика полноты в моделях выращивания культур. Эти модели были разработаны в результате анализа роста культур, пройденных рубками ухода (рис. 2.15).

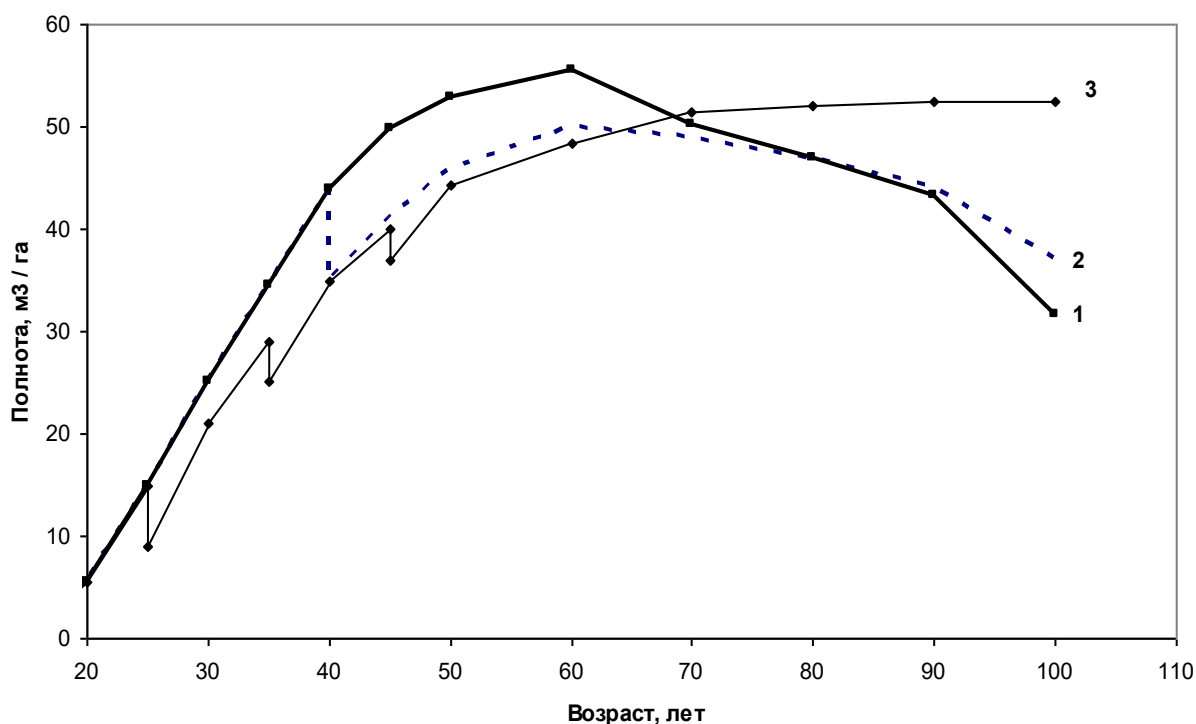


Рис. 2.15. Полнота при выращивании культур ели в типах условий В₃–С₃ с начальной плотностью в возрасте 10 лет 3,6 тыс. шт./га: **1** – без рубок ухода; **2** – рубки в 40 лет; **3** – рубки со снижением плотности в 25, 35 и 45 лет

Из линий на графике следует, что рубки ухода в возрасте 40 лет (линия 2) практически ничего не меняют в тренде полноты после 90 лет. Однако если их начинать в 25 лет и проводить регулярно три раза (линия 3), то максимум полноты будет достигнут в 70 лет и далее сохранится. В этом возрасте будет накапливаться и самая крупномерная древесина.

2.10. Формула оптимальной плотности Г. С. Разина

Оптимизация плотности основывается на поисках таких ее величин, которые обеспечивают максимальный прирост. Для этого используют параметры крон (Нагимов, 2000; Вайс, 2014), однако такие расчеты сложны для моделирования.

Формула Г.С. Разина (1989) составлена на основе анализа развития ельников по данным 349 пробных площадей (Рогозин, Разин, 2015, с. 47), заложенных в типичных для ели условиях С₂–С₃, но применима и для других пород – сосны, лиственницы, березы, липы. Наиболее точно формула

«работает» в диапазоне начальной густоты от 3 до 20 тыс. шт./га. В формулу включены: верхняя высота, средний диаметр и средняя высота в виде их соотношения (упрощенный сбег ствола). Причем сбег ствола использован в формуле дважды. Формула разработана после изучения самых старых культур ели на Урале, созданных лесничими А.Е. и Ф.А. Теплоуховыми.

При сравнении 4 моделей их развития с 15 моделями естественных ельников в них обнаружилось много общего, в частности, совпадали критические периоды в возрасте 40 лет (см. рис. 2.13, 2.14). Это подтверждало действие закона морфогенеза Г.С. Разина, и появилась уверенность в существовании некоей единой математической формулы их развития.

По этой формуле определяется оптимальная густота, обеспечивающая прогресс прироста ценоза на 10–20 лет в будущем при допущении, что увеличение площади питания у деревьев увеличивает их прирост. На формулу есть авторское свидетельство на изобретение (Разин, 1989):

$$N_{opt} = \frac{10000}{H_{госн} \times (0,396 - 0,377 \times K + 0,569 \times K^2)},$$

где N_{opt} – оптимальная густота, шт./га;

K – упрощенный сбег ствола, равный $K = D_{ср} / H_{ср}$, см/м;

$H_{госн}$ – средняя высота господствующих деревьев, м (1-2 классы Крафта, или 107–110% относительно средней высоты).

По N_{opt} можно определить, сколько «лишних» деревьев в древостое, вычитая из фактического числа живых растений их число, определенное по формуле. Проверка формулы показала ее высокую точность в сравнении с данными расчетов при снижении полноты до 0.65–0.7. Формула особенно понравилась студентам, которые при наличии ведомости перечета диаметров, $D_{ср}$ и $H_{ср}$ уже через 15 мин. получали значение численности необходимых к удалению стволов и % выборки по запасу. Формула универсальна, но применима при постоянном регулировании густоты в фазе прогресса, что в условиях высших классов бонитета у ели происходит в возрасте около 40 лет; после этого допустима лишь уборка отмирающих деревьев.

Насколько она будет адекватна для сосняков – сказать трудно, так как сосна светолюбива, и кроны у нее формируются иначе. Это справедливо и для других пород, точное значение оптимальной густоты для которых еще только предстоит рассчитать. В целом формула реализует идею (гипотезу) о том, что с увеличением площади питания размеры дерева *должны* возрасти. Это давнее положение лесоводства. Однако с проверкой этой, казалось бы, логически верной идеи дело обстоит совсем не безупречно. Казалось бы, деревья должны нас «слушаться» и увеличивать прирост при удалении соседей.

Этот тезис казался настолько очевидным, что его даже не пытались проверять. Исключением были работы С.Н. Сеннова (1984, 2005), где была обнаружена слабая реакция деревьев (а точнее, ее отсутствие) на удаление конкурентов-соседей в возрасте 40 лет и старше. Как мы полагаем, возраст этот, в соответствии с представлениями классического лесоводства о времени назначения прочисток в период дифференциации деревьев, при густоте 2-3 тыс. шт/га совпадал с пиком прироста, когда регресс уже наступил. Поэтому и попытки разреживать древостой с целью увеличения его прироста привели к простому изъятию живых деревьев. Прирост у оставшихся деревьев и древостоя в целом спустя 60 лет после таких рубок достоверно не повысился (Сеннов, 1984, 1999). Как альтернатива появилось «плантационное лесоводство», согласно которому разреживания, проводимые в раннем возрасте, сильно повышают прирост.

Практика лесоводства в России, однако, не приемлет эти новые модели выращивания, цепляясь за старые идеологемы. Даже у практиков так называемые рубки ухода «прореживания», с волоками в 5–7 м давно вызывают недоумение – какова их *биологическая* цель? И зачем их проектируют в лесах ООПТ, городских лесах и генетических резерватах, если заявленная цель, например, проходных рубок, состоит «в *подготовке древостоя к главной рубке* (!) путем усиления их прироста»? Зачем их готовить к сплошной рубке, если ее не будет? Получается, что теоретических оснований у таких рубок нет, и они фактически разрушают наши леса. Их, как «священную корову лесоводства», даже и не пытались обосновать в Правилах ухода за лесом в 80-е гг., когда появились тяжелые трактора. С этого времени в древостое вполне законно стали вырубать каждое шестое-седьмое дерево для прокладки системы волоков, причем только для того, чтобы в пасаках убрать 10% «ослабленных,

больных и фаутовых» деревьев. Такие рубки предусматривают прокладку через 40–50 м так называемых технологических коридоров (волоков) шириной 5.0 м, занимающих до 15% площади.

Отметим в связи с этим, что если рассматривать обоснование ширины таких волоков, то нужен минимум. Поэтому его ширину предлагается нормировать шириной полосы движения автотранспорта, равной 3.0 м при однополосном движении. Устройство обочин на технологических коридорах-волоках смысла не имеет, поэтому такая их ширина будет достаточна для движения лесного транспорта.

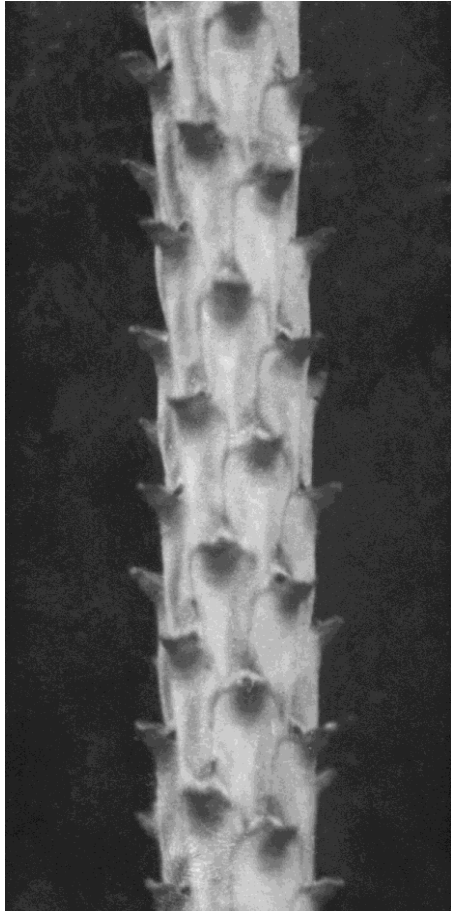
Таким образом, рубки ухода для оптимизации густоты нужны только в период прогресса в развитии древостоя, который в условиях высших бонитетов приходится на возраст менее 40 лет; после этого допустима лишь уборка отмирающих деревьев. Поэтому активные рубки ухода в средневозрастных насаждениях не имеют теоретических обоснований.

2.11. Закон гомеостаза частот деревьев правых и левых форм

А.М. Голикова и теория выращивания сосны на сухих почвах

Популяции у хвойных видов представляют собой систему с внутренней подразделенностью на левые и правые популяции-изомеры. Они имеют доказанные генетические различия (Голиков, 2011, 2014; Голиков, Бурый, 2008; Голиков, Жигунов, 2012) и противоположную адаптацию: левые формы предпочитают прямой свет и слабую конкуренцию, а правые – рассеянный и толерантны к конкуренции. Кроме того, левые формы достоверно лучше растут в сухих условиях, а правые – во влажных. Ниже показаны побеги сосны с разной закруткой мест крепления хвои, которая была удалена, – левая и правая формы (рис. 2.16).

В оптимальных условиях рост и частота этих форм одинаковы, но если древостой становится густым, то начинают доминировать правые, а если он более редкий – левые формы. Особенно важно здесь то, что они начинают доминировать почти всегда, когда густота соответствует их предпочтениям, причем даже в несвойственных для них условиях по влажности почвы. То есть в редких культурах и во влажных условиях вполне могут расти лучше левые формы, хотя это и не их условия по влажности.



L



D

Рис. 2.16. Побеги сосны: левая (*L*) и правая (*D*) формы
(по: Голиков, Жигунов, 2013)

В то же время в густых посадках и в сухих условиях вполне могут доминировать правые формы деревьев, которые совсем не любят сухости, но хорошо переносят высокую густоту. Это явление раскрывает механизм гомеостаза популяции, и конкуренция влияет на него сильнее, чем влажность или сухость почвы.

Следует особо отметить, что встречаемость деревьев правых и левых форм в исследованиях популяций хвойных, начиная от семян и кончая насаждениями, ни разу не снижается до нуля и находится строго в пределах соотношения 0.38:0.62 (Голиков, 2013).

Это вполне соответствует частотам «золотого сечения», в котором проявляют себя универсальные законы Вселенной; оно действует как глобальный механизм ее устройства и проявляет себя буквально во всех

формах живой природы (Шевелев, 2000; Назаров, 2012; Чернов, 2013). Это соотношение объясняет в полной мере, почему частоты этих форм никогда не снижаются до значений, близких к нулю, и если золотое сечение обнаружено в какой-либо структуре ценопопуляции, то она будет безупречна, как хорошо отлаженный организм.

В одном из специальных опытов в Псковской обл. А.М. Голиковым были исследованы 28-летние культуры в эдатопе C_2 (ель) и C_3 (сосна) с резко различающейся густотой посадки 1.0 и 4.0 тыс. шт./га соответственно. В густых посадках правые формы превосходили левые по объему ствола на 33%. В редких же, наоборот, левые формы превышали правые на 10–23%. Нужно заметить, что условия C_3 для левых форм подходят мало, но они почему-то в редких посадках все равно там развивались лучше. Из этого следует важный вывод: в культурах с малой густотой левые формы будут продуктивнее правых даже в более влажных условиях, для них не свойственных. Это явление следует отнести к стратегии так называемого *гомеостаза* – сохранения системой устойчивого состояния при изменении условий среды: если появляется обилие света, то левые формы выходят в лидеры даже в нетипичных для них влажных условиях, а правые растут лучше в более густых культурах, при этом условия могут быть и сухие, для них совершенно не типичные.

На этих же участках было изучено 185 моделей. По их росту у правых форм D и левых L выделили 4 типа развития: быстрое ($L+$, $D+$); медленное ($L-$, $D-$); ускоренное ($L -+$, $D -+$) и замедленное ($L+-$, $D+-$). Оказалось, что в редких культурах большую часть древесины дают левые (59.5%), а в густых – правые формы (65.2%). Примечательно явное доминирование запасов у стабильно растущих быстро левых ($L+$) и правых ($D+$) форм, формирующих особенно крупные стволы; именно они – центры накопления запаса, и именно на них должны быть направлены усилия лесоводов (рис. 2.17).

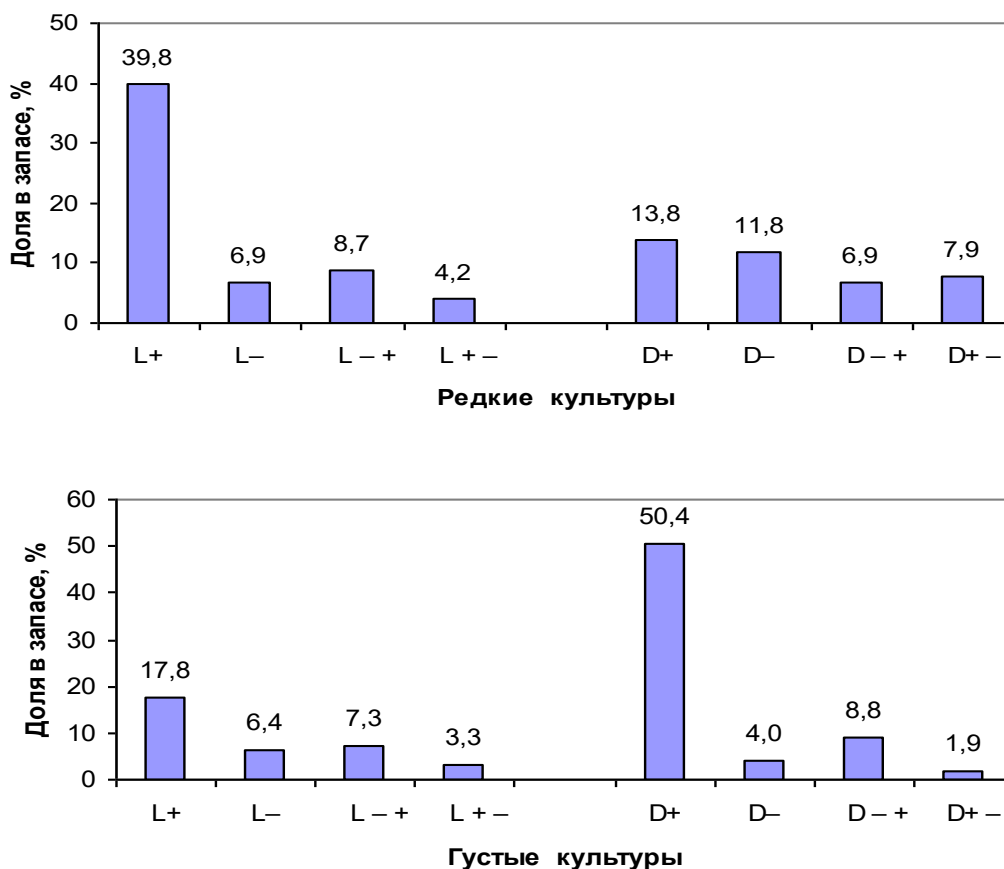


Рис. 2.17. Доли в запасах у правых и левых форм с разным типом развития в редких и в густых культурах

На других опытных участках, в брусничном и черничном типах леса, в культурах, заложенных по схеме 0.6×1.5 м и выращенных без рубок ухода, А.М. Голиковым у левых и правых форм сосны была изучена их генетическая структура. При исследовании в возрасте 65 лет в черничнике сохранилось 870, а в брусничнике – 550 деревьев на 1 га. После проведения ДНК-анализа оказалось, что популяции в черничнике и в брусничнике имели одинаковый уровень наблюдаемой гетерозиготности (H^0), но анализ *изопопуляций*, т.е. правых и левых форм, показал, что между H^0 у правых форм с их ростом в черничнике связь была достоверно отрицательная ($r = -0.32$), а у левых – положительная ($r = 0.34$). В брусничнике связи были противоположными. Далее оказалось, что деревья-лидеры правых форм в желательных для них условиях черничника имели низкую гетерозиготность ($H^0 = 0.172 \pm 0.016$), а в менее комфортном брусничнике – более высокую ($H^0 = 0.230 \pm 0.011$). Подобная закономерность обнаружена и для левых форм.

Таким образом, деревья-лидеры этих форм в желательных по увлажнению условиях имеют низкую гетерозиготность, а в нежелательных условиях она повышается до максимальных значений.

Обнаруженные генетические различия этих форм крайне важны – они объясняют универсальный характер реакций генома на изменение ценологических условий. Отметим еще раз, что различия в увлажнении этих эдатопов, между которыми как раз и проходит *линия разделения* предпочтений для правых и левых форм, не помешала правым формам преобладать в несвойственных для них более сухих условиях. Видимо, для популяции в целом толерантность правых форм к конкуренции и потому более высокая сохранность важнее на порядок, чем снижение их роста.

В связи с выясненными особенностями гомеостаза сосны, где частота правых и левых форм имеет решающее значение, показательны результаты изучения более 1.0 тыс. выделов сосны в Среднем Поволжье (Романов, Нуреева, 2009). Столь обширное исследование показало, что в условиях A_2 , B_2 , C_2 нормированные запасы в культурах были выше, чем в естественных сосняках, на 12–17%, а фактические различия составили 8–49%. Однако в более сухих условиях A_1 различия исчезали, а нормированный запас культур оказывался даже ниже на 4.5%, чем запасы в естественных сосняках. Данный факт совершенно непонятен с точки зрения традиционного лесоводства, но хорошо объясним с позиций изменения частот левых и правых форм деревьев.

Так как эти формы адаптивно неравноценны, то на сухих почвах чаще встречаются и лучше растут левые, а на влажных почвах правые формы. Но высокая густота культур сосны благоприятствует только правым формам. Поэтому они превосходят левые по встречаемости, хотя условия сухости для них не благоприятны, и они сильно теряют в продуктивности, в особенности на самых сухих почвах в условиях A_1 , что и наблюдалось выше как снижение нормированного запаса культур на 4.5%.

Эти знания, вместе со знаниями о законах развития древостоев, позволяют объединить их в *теорию выращивания сосны обыкновенной на сухих почвах*. Теория имеет следующие положения.

1. При использовании семян, заготовленных в сухих типах леса, в их потомстве мы получаем больше левых форм (на 10–24%). К 8–10 годам в

культурах именно из них формируются деревья-лидеры. В это время кроны смыкаются, что вызывает депрессию их роста и выход в лидеры уже правых форм, толерантных к конкуренции. Если ценоз в этом возрасте разредить и держать деревья в условиях более свободного стояния, то левые формы сохранят своих лидеров и ход роста культур будет самым продуктивным.

2. Если разреживания культур в сухих условиях сделать позже, например, в 20–40 лет, ожидая смыкания кроны и «дифференциации» деревьев, как это принято в лесоводстве, то это приведет к доминированию уже правых форм, лидирующих по росту в условиях высокой плотности, но растущих в сухих условиях хуже левых. Левые формы после этого останутся в меньшинстве, и древостой понизит продуктивность.

3. При использовании семян, заготовленных в свежих типах леса (сосняки и ельники кисличниковые, липняковые), можно рассчитывать на получение в потомстве примерно равного соотношения правых и левых форм. Но если древостой будут густыми, то доля правых форм увеличится.

4. В лесном семеноводстве необходимо ввести следующее простое правило: семена заготавливают точно в таких же почвенных и ценологических условиях, в каких планируется выращивание лесных культур.

5. В селекции для плантационного выращивания следует настоятельно рекомендовать отбор плюсовых деревьев в насаждениях, близких по возрасту (50 лет) и по густоте (500–700 шт./га) к плантационным культурам, с полным (буквальным) совпадением типа условий местопроизрастания.

Таким образом, обобщение экспериментальных фактов из работ А.М. Голикова позволяет сформулировать **«Закон гомеостаза частот деревьев правых и левых форм»**. Частоты этих форм стремятся к соотношению 50:50 либо к соотношению 62:38 и других соотношений нет, что соответствует частотам «Золотого сечения». Левые формы предпочитают сухие почвы и редкое размещение, а правые лучше растут на влажных почвах и хорошо переносят загущение. В зависимости от текущей густоты с увеличением возраста в лидеры выходят и правые, и левые формы, имеющие достоверно разные генотипы. Это позволяет популяции *генетически* реагировать на предельные значения полноты, например, в 30–40 лет, увеличивая долю правых форм за счет отпада левых, не снижая частоту последних менее 38%.

Вопросы для самопроверки

1. Появление леса и ранговый закон роста деревьев Е.Л. Маслакова.
2. Полнота древостоя, ее стандарт, таблицы «хода» роста. Описать методику выбора насаждений, работу с диаграммами и принцип выравнивания данных для стандартных таблиц полноты.
3. Классы бонитета и их устойчивость в разном возрасте насаждений.
4. Три типа роста сосны в культурах М.К. Турского.
5. Биологические константы в развитии древостоя. Показатели, используемые для их нахождения.
6. Морфогенез древостоев. Потренироваться и нарисовать примерные линии развития суммы горизонтальных проекций крон, линии сомкнутости полога и линии суммы площадей сечения в зависимости от начальной густоты – редкой, средней, густой.
7. Закон развития одноярусных древостоев Г.С. Разина, дать его определение и сформулировать следствия из закона.
8. Прогресс и регресс в развитии древостоя. Нарисовать линии развития текущего прироста в зависимости от начальной густоты.
9. Пик прироста, его критичность. Ответить на вопрос, можно ли «переместить» линию развития древостоя рубками ухода, и если можно, то в какой фазе развития.
10. Формула оптимальной густоты Г. С. Разина, ее главные показатели и возраст насаждений, в котором ее применение наиболее эффективно.
11. Закон гомеостаза частот правых и левых форм деревьев в популяциях.
12. Теория выращивания сосны на сухих почвах, пять ее положений.

Глава 3. СТРУКТУРА ПРОСТЫХ ДРЕВОСТОЕВ

3.1. Обсуждаемые модели структуры

Модели лесных насаждений относятся к биологическим моделям высшего порядка – популяционно-биоценотического уровня организации. Они являются своего рода переводом положения учения о биогеоценозах В.Н. Сукачева от словесного описания на более высокий уровень формализации, вплоть до математического описания. Входами в модель служат независимые переменные величины, выходами – зависимые. Модель не раскрывает механизмы явления, оставляя ее интерпретацию специалистам. Моделировать экосистему означает понять ее структуру, взаимосвязи между элементами и внешними факторами и, как следствие, прогнозировать ее развитие с последующим выбором оптимального управленческого решения (Фарбер, Соколов, 2005).

В связи с переводом описания древостоя на математический язык вопрос о площади питания дерева выступает как один из важнейших. Надо признать, что в процессе познания лесных экосистем в их количественном описании делаются лишь первые шаги, несмотря на вековой опыт лесоводства, где управление даже простыми древостоями осуществлялось во многом интуитивно, а также проверкой на практике множества видов рубок и их вариантов (Луганский и др., 1993).

К настоящему времени опубликовано огромное количество работ, в которых вопросы роста древостоев решаются на основе многомерного анализа таксационных показателей. Их решение можно разделить на два уровня:

- макроценоз или древостой (коллективные взаимоотношения);
- микроценоз или отдельное дерево (индивидуальные взаимоотношения).

Анализ пространственной структуры древостоев показал, что в них существуют неоднородности в виде биогрупп, возникающих в молодости и сохраняющихся длительное время (Бузыкин и др., 1983; Маслаков, 1984; Сеннов, 1999). Их исследование не было каким-то отдельным направлением, так как наряду с анализом площадей питания деревьев (Assmann, 1961; Поляков, 1973; Тябера, 1978) решалось множество других задач (Лебков, 1989; Петренко и др., 2012; Нагимов, 1999).

Вопрос индивидуальных взаимоотношений деревьев изучался в несколько этапов.

На первом этапе в 1950–1990 гг. территориальное размещение деревьев изучалось традиционными методами лесоведения и таксации (Нестеров, 1961; Закономерности..., 1976; Мартынов, 1976; Кузьмичев, 1977; Бузыкин и др., 1983), а также исследованием так называемых биогеоактивных зон (Марченко, 1995). Целью работ в основном было определение оптимальной площади питания, а на этой основе – густоты насаждений (Поляков, 1973; Кайрюкштитс, Юодвалькис, 1976; Тябера, 1982).

На втором этапе появилась знаковая для конкурентных отношений между деревьями работа В.М. Горячева (1999), по-видимому, даже единственная в своем роде, в которой автор показал, что пик прироста по диаметру в течение вегетации совпадал только у деревьев, растущих в отдалении, тогда как в биогруппах пики прироста были разнесены во времени на 1-2 недели, т.е. деревья-соседи разделяли экологическую нишу по времени отбора элементов питания из нее. Усиливали выводы этой работы исследования А.М. Голикова по правым и левым формам деревьев, обладавших не только генетическими различиями (Голиков, 2011), но и совершенно противоположной адаптацией: левые формы предпочитают сухие условия и плохо переносят конкуренцию, а правые любят влажные почвы и конкуренцию переносят лучше. При этом густота влияет сильнее, чем почва, и в период сомкнутости правые формы начинают преобладать даже на снижающих их рост сухих почвах. Поэтому регуляцию густоты следует начинать очень рано для сохранения левых форм в качестве деревьев-лидеров (Голиков и др., 2008, 2012). Эти работы существенно расширили концепцию древостоя в понимании В.Н. Сукачева (Сукачев, 1953) как сообщества растений, организованных борьбой за существование, где приоритет отдавался прямой конкуренции за ресурсы.

На этом втором (современном) этапе конкурентная концепция структур древостоя В.Н. Сукачева продолжает преобладать и многие работы по горизонтальной структуре древостоев используют только конкурентное взаимодействие, не рассматривая силу влияния иных отношений между деревьями (Нагимов, 1999; Усольцев, 2013; Вайс, 2014; Борисов и др., 2014; Грабарник, Секретенко, 2015; Грибанов, 1993).

Тем не менее появились работы и иного плана, в частности, Ю. П. Демакова с соавторами (2007–2013), где многомерный пространственный анализ для деревьев самых разных пород с их подробным картированием показал, что размеры деревьев зависят в большей степени не от внутривидовой конкуренции за жизненное пространство, а от экологической неоднородности биотопа и наличия в них благоприятных и неблагоприятных зон. Так, изучение

микроценозов в 80–150-летних смешанных древостоях с высокой полнотой, состоящих из шести пород показало (Шанин, 2015), что деревья освоили большинство учетных площадок размером 5×5 м слабо, так как полнота и густота их оказалась низкой, а диаметр деревьев небольшим. Число же площадок с очень высокой полнотой составило всего 1.6–3.7 %. Деревья на них оказались очень крупные, при этом также и число деревьев на них было выше среднего уровня. Данный феномен авторы (Демаков и др., 2013) предложили объяснять и доказывать в дальнейших исследованиях с трех позиций:

- наличием в биотопе особо благоприятных зон для роста деревьев;
- наследственными свойствами особей;
- проявлением принципа Олли (Allee, 1931), т.е. эффектом группы.

Вполне естественно, что все три позиции нуждаются в специальной проверке, но, пожалуй, впервые эти три фактора были так четко названы в числе основных. Каждый из них, в свою очередь, может распадаться еще на целый ряд факторов, которые можно попытаться как-то измерить и далее рассчитать степень их влияния на рост деревьев.

Пространственные модели горизонтальной структуры древостоя пока ограничиваются их верификацией (проверкой согласия) с реальным размещением деревьев на площади. Такие модели учитывают десятки показателей и представляют живую систему через геометрические параметры деревьев и их взаимное расположение. Рассматривают обычно четыре модели размещения деревьев по площади: случайное, кластерное, модель угнетения и регуляризованное (Грабарник, Секретенко, 2015; Гавриков, 2013). Но методы пространственной статистики не проясняют причин, по которым деревья «выбирают» ту или иную модель структуры. То есть структуру древостоя описывают математически, но причины образования разных ее форм остаются неизвестными. Например, явление био групп, в которых растет от 28 до 57% всех деревьев древостоя (Ипатов, Тархова, 1975; Марченко, 1995; Рогозин, 2018а), авторами этих моделей структуры так и не было объяснено.

Конечно, можно предлагать древостою «примерить» на себя ту или иную модель расположения деревьев моделированием стохастических процессов в лесу, например, модель случайных точечных полей (Грабарник, Секретенко, 2015). Однако увлечение такими моделями заводит объяснение типов структуры в некий логический тупик. Типы эти известны и встречаются везде, но до понимания, *почему* образуются столь сложные структуры, дело не доходит. По-прежнему неясно, какие факторы формируют случайный, а какие кластерный типы поселения деревьев, а в более широком плане и поселение

растений вообще – образование их парцелл, какой тип размещения лучше, в каком возрасте, в каких условиях и т. д. Происходит лишь фиксация этих типов, где основным системообразующим фактором образования разных пространственно-временных структур древостоя принимается конкуренция за свет (Бузыкин и др., 1985; Усольцев, 2013; Колобов, 2014; Гавриков, 2013).

Для понимания сути той или иной модели размещения растений на площади нужно целенаправленно искать причины столь разных типов поселения растений, а таких попыток пока нет. Случайный тип возникает в результате конкуренции, а кластерный тип? И почему бы при групповом размещении растений не исследовать идею партнерства деревьев?

Пока эти механизмы, а также сила влияния факторов как независимых переменных величин, действующих на модель «на входе», остаются не установленными количественно. А если нет разложения факторов по силе их влияния на структуру ценоза даже в самом простом древостое, то его гомеостаз объясним лишь в самых общих чертах и развитие прогнозируется неточно. Поэтому нужен тщательный анализ методов расчета площади питания дерева и выбор независимых переменных величин для ее нахождения.

В структуре леса особенно интересны так называемые «био группы», т.е. микроценоотические образования обычно из двух (реже 3–5) деревьев с предельно малым расстоянием (0.8–2.7 м) между деревьями. Они представляют немалый интерес в связи с тем, что если в молодом возрасте удалить одно из деревьев био группы, то оставшиеся деревья существенно не увеличивают прирост по сравнению с контролем (Сеннов, 1999). Однако этот факт не нашел приемлемого объяснения. Кроме того, несмотря на ослабление конкуренции после рубок ухода, в лесу со временем все равно образовывались неравномерности (Нестеров, 1961).

Наличие био групп, где формируется, по данным многих авторов, 28–57% деревьев в насаждениях самого разного возраста, является своеобразным атрибутом древостоя (Рогозин, Разин, 2015). В связи с этим некоторые исследователи предлагают изменить теорию лесоводства и положить в ее основу принцип группового размещения деревьев; разработан даже учебный курс «Нетрадиционное лесоводство» (Марченко, Марченко, 1998).

Усиление конкуренции при плотном размещении организмов и растений согласно общим законам экологии (Реймерс, 1994) снижает размеры особей. Эту закономерность давно используют в моделировании роста древостоев (Разин, 1979). Из нее следует, что в густых микроценозах деревья также *должны быть* меньше.

В этой логике общие закономерности с уровня фитоценоза «перемещают» на уровень микроценоза. На первый взгляд это кажется справедливым, потому что на уровне фитоценоза действуют упомянутые выше *основной закон морфогенеза древостоев Г.С. Разина* и *ранговый закон роста деревьев Е.Л. Маслакова*, наряду с еще одним, давно известным *законом естественного изреживания* (Морозов, 1949). Однако в микроценозах все оказалось сложнее. И есть даже рекомендация оставлять биогруппы из деревьев-лидеров с раннего возраста (Марченко, 1995; Большакова, 2007).

Поэтому проанализируем влияние деревьев друг на друга в микроценозах в древостоях, которые достигли возраста спелости.

3.2. Анализ структуры древостоя сосны

Ниже рассмотрен пример организации работ по изучению структуры древостоя с соблюдением ряда требований, которые позволили далее сформулировать новые законы и открыть неизвестные ранее явления в развитии древостоев.

3.2.1. Объекты исследований, их история

Вблизи г. Перми были обнаружены леса, где возраст деревьев превышал 200 лет (Рогозин, 2014). Их изучение особенно важно для выяснения причин, по которым они по-прежнему сохраняют высокую устойчивость на фоне действия целого ряда неблагоприятных факторов, включая атмосферное загрязнение от промышленных предприятий.

Наиболее старый массив соснового леса был найден в Кировском районе г. Перми, в кв. 1 бывших лесов завода им. С.М. Кирова, южнее остановки автобуса «ТЭЦ-14», где были встречены деревья с диаметрами до 68 см.

История существования сосны на данной территории связана со сплошной вырубкой этого массива в XIX в. и пережиганием древесины на уголь, необходимый для медеплавильных заводов г. Перми, которые работали на полную мощность и которым требовалось громадное количество угля. К этому времени ближние массивы лесов в районе Верхней Курьи на правом берегу р. Камы напротив Егошихинских заводов (ныне АО «Мотовилихинские заводы») были уже вырублены. Началось освоение лесов более отдаленных, в районе Нижней Курьи и далее по р. Каме на ее правом берегу, с расстоянием вывозки по льду р. Камы до 20–30 км (ныне здесь Кировский район г. Перми).

В этом громадном массиве леса тогда совершенно не было поселений, за исключением д. Оборино. Чистые сосновые леса занимали здесь площадь около 70 км² и располагались полосой до 4–7 км на второй надпойменной террасе р. Камы с песчаными отложениями до 7–10 м. Это была их первая сплошная вырубка. Они очень хорошо восстановились практически везде и сейчас имеют возраст 150–190 лет. Ныне значительная их часть сохранилась, примыкает к жилой застройке и востребована для рекреации.

Здесь проводили и более ранние рубки леса, но только выборочные. Ровная территория и сухие почвы позволяли проводить вывозку древесины конной тягой на большие расстояния и зимой, и летом. Брали исключительно деловой лес для строительства, а также ремонта речных судов – барок и более крупных барж и пароходов. Для их зимовки здесь в районе Нижней Курьи на р. Каме имелись очень благоприятные условия – множество заливов, которые назывались «курьями». Ныне в этом месте расположен Пермский судостроительный завод «Кама» и микрорайон «Судозавод».

Последние рубки этих лесов приходятся на 1930–1940-е гг. на период строительства Пермского машиностроительного завода имени С. М. Кирова. Завод производил взрывчатые вещества, затем твердотопливные ракетные двигатели, после войны началось производство полимерных материалов (ныне ФКП «Пермский пороховой завод»). Заводу были переданы леса на площади свыше 40 км². Фактически они представляли собой почти половину меандры р. Кама. Сплошные рубки здесь закончились в 1943 г.

Древостой оставляет хорошее впечатление – его структура не нарушена, так как при уборке отпавших деревьев пользовались прогалинами и убирали только совершенно сухие деревья. Прорубку специальных волоков не практиковали, а использовали старые лесные тропы и прогалины между деревьями благодаря тщательному контролю со стороны лесничего Юрия Васильевича Божья-Воля, проработавшего здесь более 50 лет до 2000-х гг.

3.2.2. Определение возраста деревьев и картирование участка

Возраст дерева определяли по кернам, высверливая ствол буравом на высоте 1.3 м. Самые старые деревья находились по краям глубоких ям, выкопанных 195 лет назад при выжигания древесного угля (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Взятие керна для определения возраста у сосны, поселившейся на краю ямы в том месте, где 195 лет назад выжигали уголь

Анализ кернов позволил заглянуть глубоко в историю поселения и роста сосны на этой территории. Так, засуха 1981 г. и низовой пожар 1982 г. оставили на керне ясно читаемые следы в виде двух узких колец. Далее их ширина резко увеличилась, так как после сгорания лесной подстилки в почву поступило повышенное количество минеральных веществ, а также улучшилось поступление влаги, которая уже не задерживалась подстилкой.

В результате текущий прирост спустя 4 года в течение целых 20 лет (!) после пожара был в 2 раза больше, чем во все предыдущие 120 лет, когда пожаров не было и лесная подстилка препятствовала проникновению влаги к корням и тем самым снижала минеральное питание деревьев (рис. 3.2).



Рис. 3.2. Дерево № 172 диаметром 43 см на высоте 1.3 м имеет 176 слоев древесины. Стрелка указывает на низовой пожар 1982 г.

Вообще, низовые пожары действуют благоприятно на сосну, и этот аспект весьма интересен для анализа истории ее процветания в долинах рек, в частности, на надпойменных террасах р. Камы, на одной из которых и было проведено наше исследование. Вопрос этот в Прикамье изучен слабо, в отличие от исследований в Сибири, где пожары давно рассматриваются как необходимый фактор лесообразовательного процесса (Седых, 2009) и как фактор эволюции лесных биогеоценозов (Санников и др., 2012).

В 2017–2018 гг. всего были взяты керны у 21 дерева из числа средних и крупных ступеней толщины. К слоям древесины на керне добавляли 7 лет, считая, что за это время сосна здесь могла достигать высоты взятия керна. Возраст сосны оказался в среднем 184 года, с колебаниями от 174 до 195 лет. Получается, что сосна заселяла эту территорию с 1823 г. и период заселения составил 21 год. Парадоксально, но самые крупные деревья имели как старей, так и самый молодой возраст (рис. 3.3).

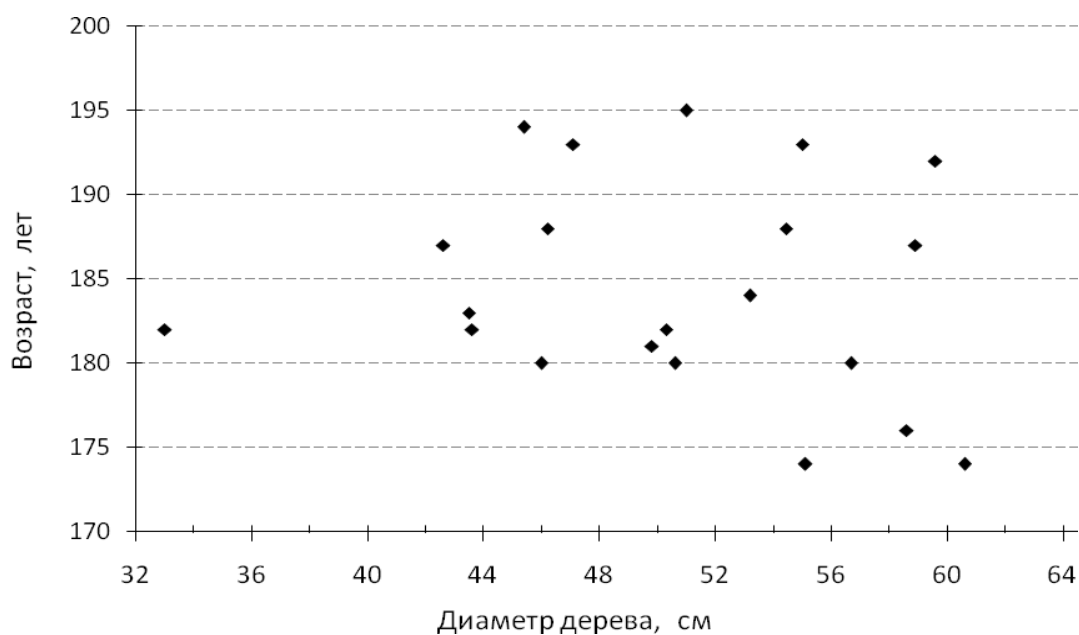


Рис. 3.3. Диаметр деревьев сосны на высоте 1.3 м и их возраст

Объяснение для крупных и молодых деревьев может быть двойное. Либо они имели быстрый рост, обусловленный *генетическим* фактором (так называемые «плюсовые деревья»), либо на территории есть *места, особо благоприятные* для роста сосны. Оба фактора равнозначны. В связи этим в совершенно ином свете представляется выделение плюсовых деревьев. Например, если к ним относить деревья с диаметрами от 52 см (превышение диаметра на 30% и более), то из них следует выбирать имеющие возраст 174–183 года, т.е. примерно 50% деревьев. В то же время нельзя исключать и «фактор места», так как размеры деревьев зависят в большей степени не от площади их питания, а от экологической неоднородности биотопа, в котором существуют биологически благоприятные и неблагоприятные зоны. В благоприятных зонах деревья растут более плотно и крупнее по размерам, а в неблагоприятных – наоборот (Марченко, 1995; Демаков и др., 2013).

В результате анализа кернов удалось образовать 4 кластера, где средний возраст составил 174.7, 181.1, 186.8 и 193.3 года. По ним можно выяснить периодичность хороших урожаев, которая оказалась в среднем 6.2 года (6.5, 5.7 и 6.4 года). Можно рассчитать по этим кластерам и годы вылета семян, который происходил в 1842, 1836, 1830 и 1824 гг.

Съемка территории проведена с помощью буссоли, с нанесением точек, хорошо опознаваемых на космическом снимке (рис. 3.4, 3.5).

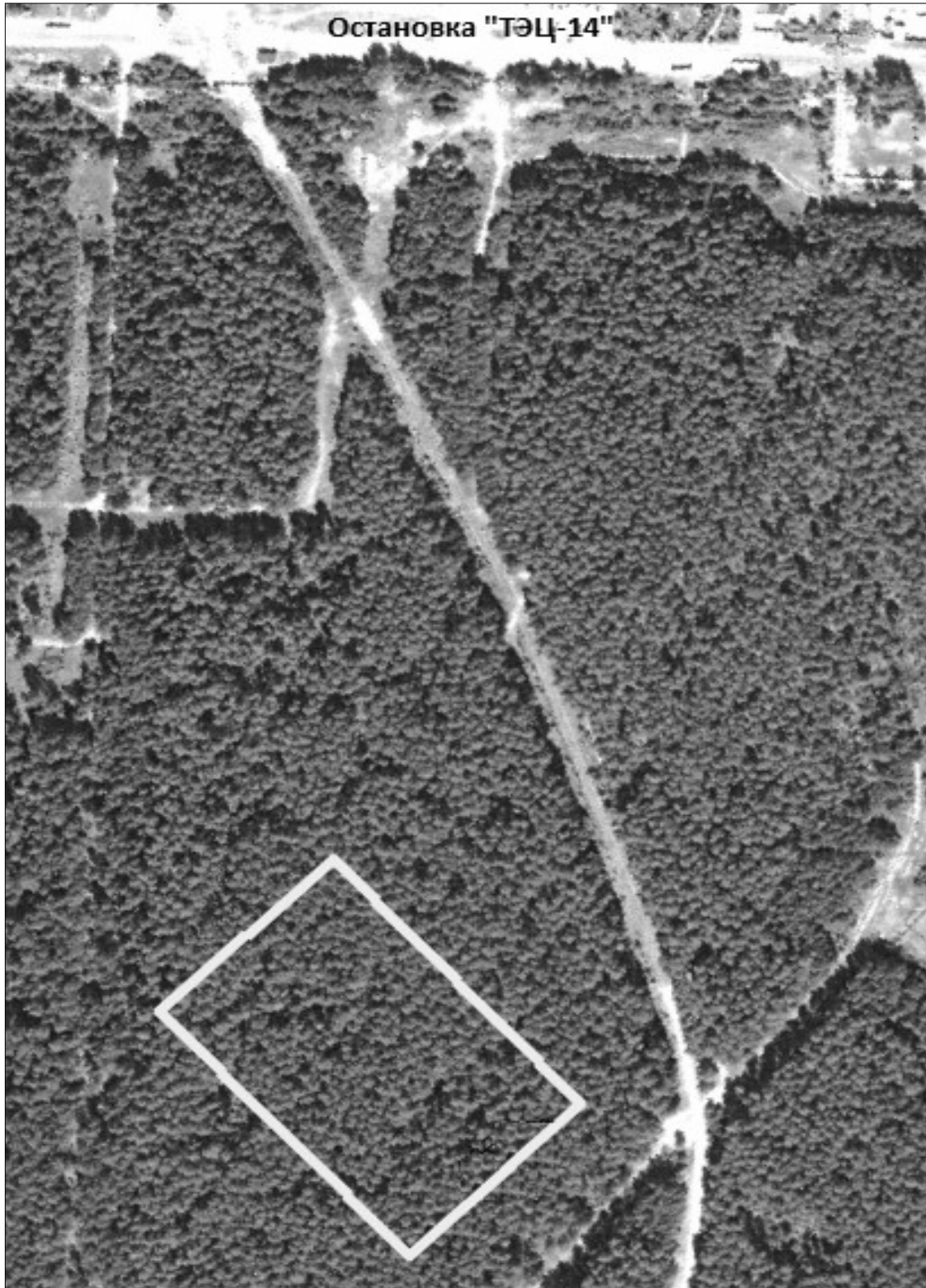


Рис. 3.4. Расположение участка соснового леса в Пермском городском лесничестве, кв. 61 Нижне-Курьинского участкового лесничества (ранее кв. 1 бывших лесов завода им. С.М. Кирова)

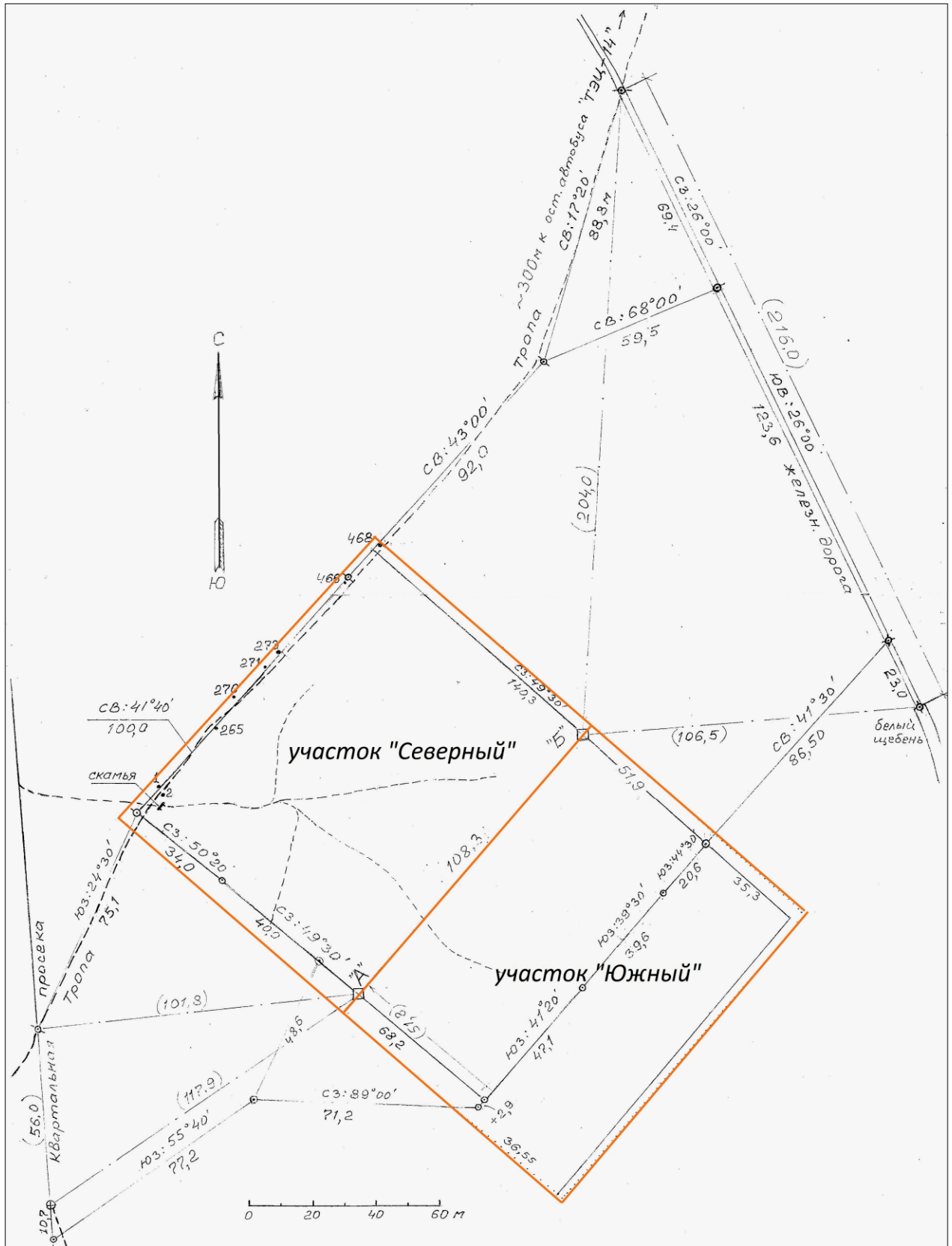


Рис. 3.5. Привязка территории к опознаваемым на космоснимке точкам, основные визиры с указанием промеров, тропы и старые волока.

Линейная невязка полигона с периметром 862 м после нанесения на план составила 1.2 м (0.14%). После повторных промеров и корректировки она сократилась до 0.35 м и ее разбросали по пикетам.

Для нанесения на план деревьев, пней, подроста, подлеска и другой ситуации были проложены дополнительные визиры через 20 м, образующие сеть из «клеток» 20×20 м. Использовали сразу четыре мерные ленты и одну рулетку. Нанесение ситуации на абрис включало следующие операции:

1. На южной стороне «клетки» протягивали и закрепляли мерную ленту.

2. То же делали на северной стороне.

3. То же делали на западной стороне.

4. В 3–5 м от одной из сторон «клетки» и примерно параллельно ей через просветы между деревьями протягивали и закрепляли четвертую мерную ленту и использовали ее как временный визир.

5. Ориентируясь на мерные ленты как на линии на местности, таксатор шел вдоль них и делал прямоугольные засечки, определяя рулеткой расстояния до центров оснований стволов, подроста, пней и другой ситуации. Ситуацию наносили на абрис слева, а затем справа от ленты, захватывая примерно половину полосы между двумя лентами. Расстояние определяли с округлением до ± 1.0 см.

После переноса ситуации с абриса на план в масштабе 1:100 при необходимости проводили проверку расстояний на другой день, исправляя ошибки. Иногда старые пни пропускались, в особенности летом, когда их не было видно среди травы. Осенью места таких разложившихся пней определялись лучше, и они дополнительно наносились на план. При глазомерных угловых засечках и определении расстояния рулеткой точность их нанесения на план составила $\pm 10\text{--}35$ см. Такая точность картирования внутренней ситуации была определена после нанесения всей ситуации и распределения общей невязки замкнутого полигона. Основные визиры у границ участка были нанесены с итоговой невязкой 0.35 м, что при расстояниях между ними порядка 100–170 м обеспечивало точность $\pm 0.2\text{--}0.4\%$.

За день работы при подготовленных визирах один человек с помощью 3-4 мерных лент наносил на абрис до 120 объектов – деревья сосны, пни, ямы, подрост ели, подлесок березы, рябины, ивы, осины и т.д. на площади до 400 м². Пример абриса в результате одного дня работы в поле показан ниже (рис. 3.6).

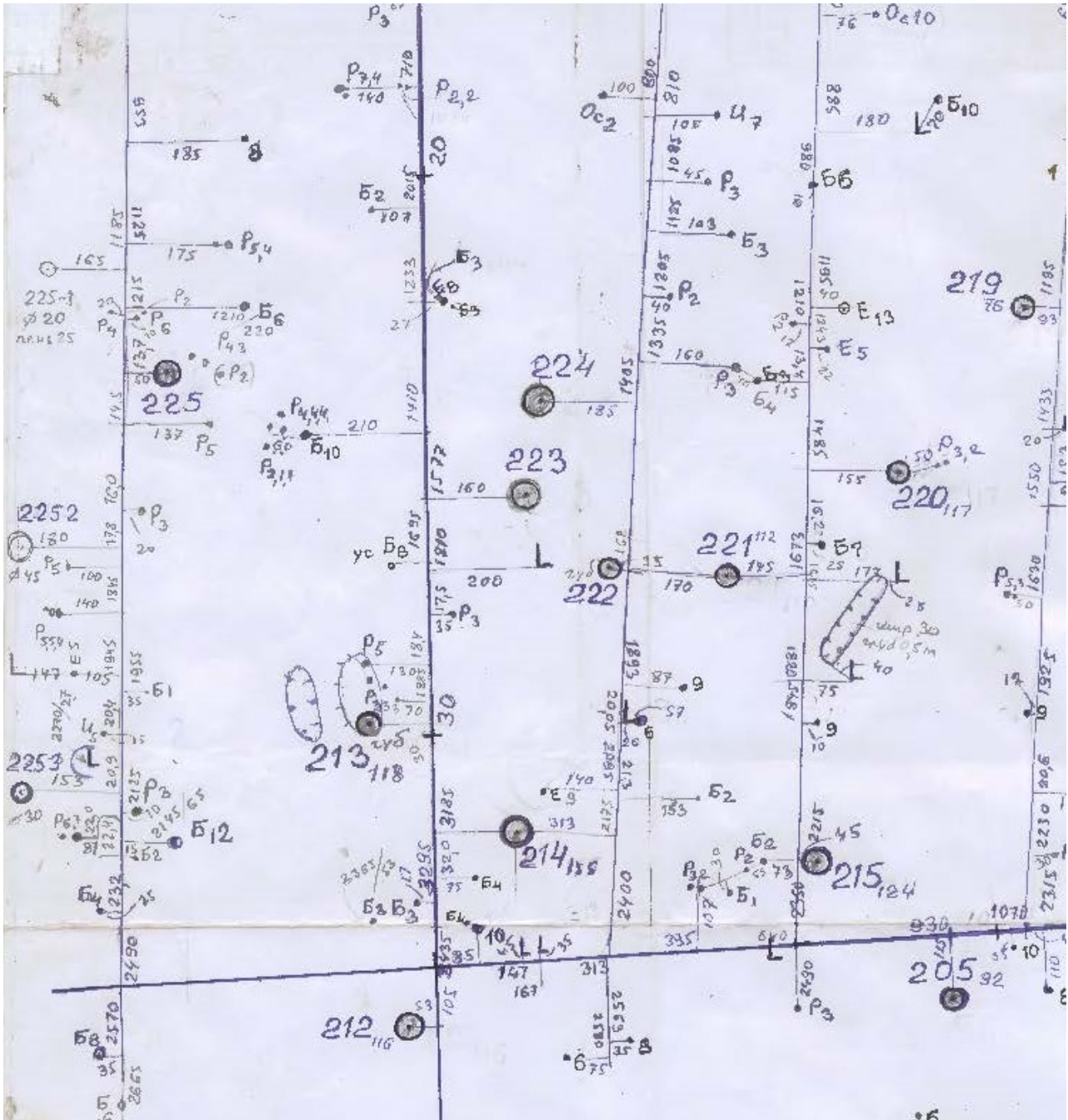


Рис. 3.6. Абрис с угловыми засечками от визиров и нанесенные деревья сосны с указанием номера и окружности ствола, а также подлесок и подрост с указанием диаметра стволика, пни, ямы, бугры и т.д.

3.2.3. Методика и результаты измерения диаметров и высот

Методика измерений

Диаметры определяли расчетным методом через окружность ствола. Но вначале все деревья нумеровали и наносили на план. Для этого на деревьях на высоте 1.4 м от поверхности земли подрумянивали кору ножом и белой краской наносили номер с высотой шрифта 3 см. После этого деревья наносили на абрис по прямоугольным засечкам расстояний к визирам. После составления абриса на них рядом с номером дерева записывали длину окружности его ствола с округлением до 0.5 см (см. рис. 3.8). Перед измерением кору очищали от отслаивающихся чешуек и делали отметку на высоте 1.3 м от поверхности земли. Диаметр дерева определяли с округлением до ± 0.1 см расчетным путем уже в камеральных условиях.

Высоту дерева измеряют обычно с одной позиции, но при высотах более 30 м на нее влияет наклон ствола. Так, при измерениях самых высоких в Пермском крае деревьев лиственницы (42–43 м) оказалось, что их высоты с разных направлений различались до 4.4 м (на 10.6 %). Поэтому методика работ с высотомером «Hanlof» (Швеция) включала следующие операции:

- в направлении на север примерно в 25 м находили место, где была видна вершина дерева;
- протягивали мерную ленту и укрепляли ее перпендикулярно линии визирования сбоку от дерева, между корневыми лапами, и фиксировали нулевую отметку ленты напротив центра основания ствола;
- натягивали ленту и на расстоянии примерно 25–35 м делали на почве отметку для измерения высоты;
- включали высотомер и устанавливали на нем дистанцию (на экране высотомера высвечивалась надпись «DIST» и шкала);
- нажимали на штифт высотомера и визировали на уровень глаз помощника, стоящего рядом с деревом (на экране высотомера высвечивалась надпись «%»), т.е. фиксировали уклон местности;

– переключали штифт высотомера на измерение высоты (высвечивалась надпись «HGT») и визировали на вершину дерева – высота при этом определялась без высоты (роста) самого оператора, причем на штифт нажимали несколько раз, записывали высоты и рассчитывали среднее;

– повторяли вновь все операции с востока, юга и запада;

– в камеральных условиях из всех измерений высот рассчитывали среднее и прибавляли к нему высоту (рост) оператора.

Техническая ошибка измерения зависела от колебаний прибора в руках оператора, и разночтения обычно не превышали ± 0.2 м. Дистанции измерений колебались от 24 до 40 м, так как при меньших расстояниях вершина перекрывалась ветвями кроны.

Такая методика наиболее точна и использовалась для определения высот самых крупных деревьев, а также имеющих сложный наклон ствола. Деревья с ясно читаемым наклоном измеряли с двух направлений. Для этого таксатор подходил к основанию дерева и определял, куда дерево имеет наклон, и перпендикулярно ему закладывал базовое расстояние для работы с высотомером, например на север. Затем высота определялась с противоположного направления (с юга). Если высоты различались на 2.5 м и более, то проводили третье и четвертое измерения с других направлений.

Результаты измерения диаметров деревьев

После картирования деревьев и получения всех данных о диаметрах они были сгруппированы по классам через 4 см (рис. 3.7).

На диаграммах хорошо видно, что на участке «Южный» имеется слабая левая асимметрия, а на участке «Северный» – правая асимметрия, которая исчезает при объединении участков, и в целом частоты диаметров почти идеально соответствуют частотам нормального распределения. Причины левой асимметрии кроются в большей (344 шт./га), а правой – в меньшей (324 шт./га) густоте древостоев. Различие составило 6.0%, и этого оказалось достаточно для снижения среднего диаметра от 42.1 до 39.8 см (на 5.4%).

Различия в диаметрах были замечены уже глазомерно, еще при определении типа леса, и они могут быть отнесены и на фактор влияния несколько более влажных условий на участке «Северный», который находится на пологом склоне (2–3°) с имеющейся также плоской частью, где могло в далеком прошлом на дне реки осадаться чуть больше глинистых частиц, улучшающих почвенные условия.

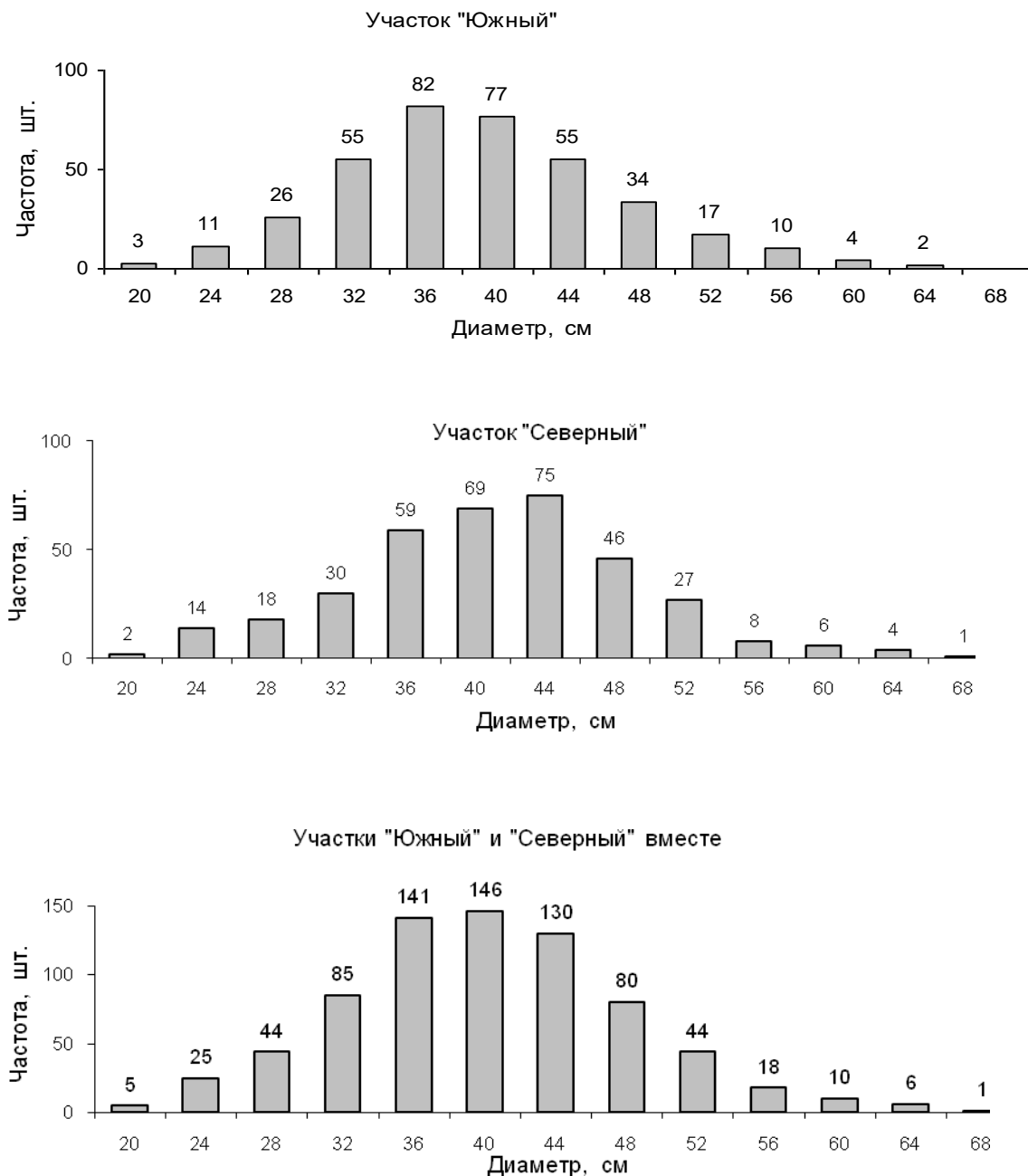


Рис. 3.7. Частоты деревьев по классам диаметра

Результаты измерения высот деревьев

Выполняя правила таксации при закладке пробных площадей (ГОСТ 16128-70. Площади пробные..., 1970), на участке «Южный» данного массива сосны были измерены высоты 27 деревьев и далее построена точечная диаграмма «диаметр-высота», для которой следовало подобрать линию тренда (линию регрессии). Самый высокий показатель аппроксимации ($R^2 = 0.705$) показал полином 4-й степени. Примечательно, что его тренд почти горизонтален для группы средних диаметров (рис. 3.8).

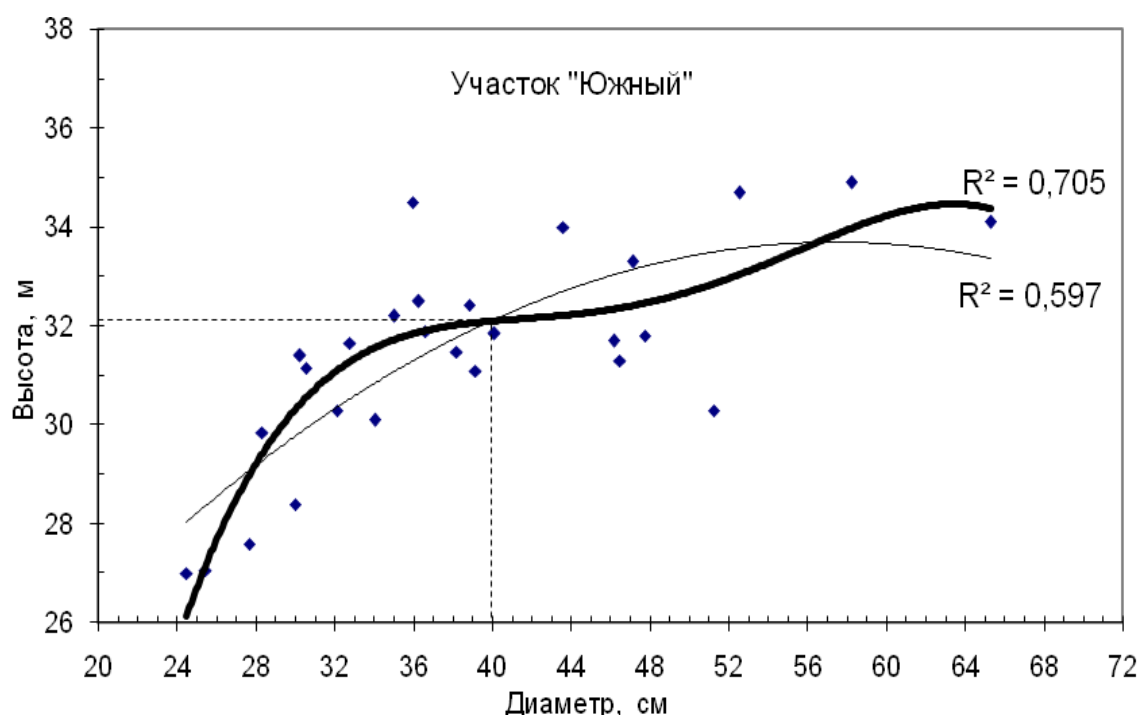


Рис. 3.8. Зависимость между высотой и диаметром 27 деревьев

Чтобы убедиться в правильности этого необычного тренда, и особенно в неслучайности дерева с высотой 34.5 м при диаметре всего лишь 36 см, дополнительно измеряли еще 48 деревьев. При этом преследовали также цель определить высоты у самых крупных особей, среди которых обычно выбирают «плюсовые» деревья. График с большим числом точек показал правильность выбора полинома 4-й степени, где аппроксимация оказалась по-прежнему самой высокой при $R^2 = 0.560$ (рис. 3.9).

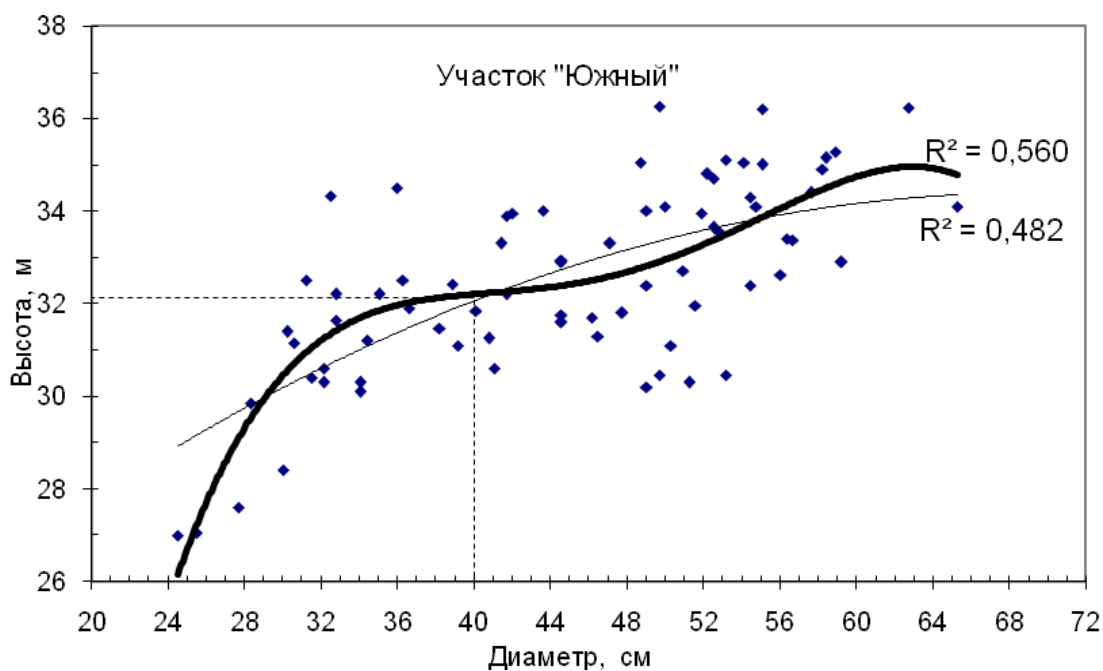


Рис. 3.9. Зависимость между высотой и диаметром 75 деревьев

Здесь для группы средних (32–46 см) по диаметру деревьев средние высоты по классам диаметра практически равны, и если «убрать» отставшие деревья, то графически можно было бы провести выравнивающую линию диаметр-высота для них почти горизонтально. Такая картина типична для сосны, с почти одинаковыми средними высотами для деревьев 2–3-х и даже 4-х классов Крафта, и характеризует ее как светолюбивую породу, которая стремится расти вверх даже в ущерб росту по диаметру, пытаясь не отстать от своих крупных соседей, о чем имеются давние наблюдения (Нестеров, 1961; Демаков, 2018). Это еще раз говорит в пользу локализации самых высоких, но тонких деревьев на *особо благоприятных местах* для роста сосны.

Об этих благоприятных местах уже шла речь выше при объяснении причин, почему крупные деревья имели часто самый молодой возраст. Ни в рельефе, ни в почвенном покрове такие места никак себя не проявляли, они представляют собой немалую загадку, и их *индикаторами* пока могут быть только сами деревья.

На обсуждаемых графиках прерывистыми линиями показано нахождение средней высоты яруса сосны по среднему диаметру, и эта высота для участка

«Южный» оказалась равной 32.1 м. Известно, что в спелых древостоях сосны средняя высота приближается к так называемой «господствующей» или «верхней» высоте, которую рассчитывают по высотам деревьев 1-го и 2-го классов Крафта или по высотам крупных деревьев с толщиной от 85-го ранга и выше (при разбиении размаха диаметров на 100 рангов). Эта верхняя высота по рис. 3.8 равна 33.5 м, а по рис. 3.9 – 34.0 м. Второй график точнее, и примем господствующую высоту равной 34.0 м.

Наклон деревьев и горизонтальные проекции крон

К вертикальным деревьям относили те, высоты которых после нескольких измерений (не менее двух) отличались не более чем на 0.8–0.9 м. После измерения высот 149 деревьев на обоих участках выяснилось, что в столь преклонном возрасте их стволы стоят вертикально лишь в 4.1% случаев.

Очень редко, в 1.4% случаев, стволы были наклонены на юго-запад, а в подавляющем числе случаев (94.6%) их наклон был на северо-восток, восток, юго-восток и юг примерно в равных пропорциях. Вполне очевидно, что здесь влиял климатический фактор – преобладающие западные ветра (рис. 3.10).

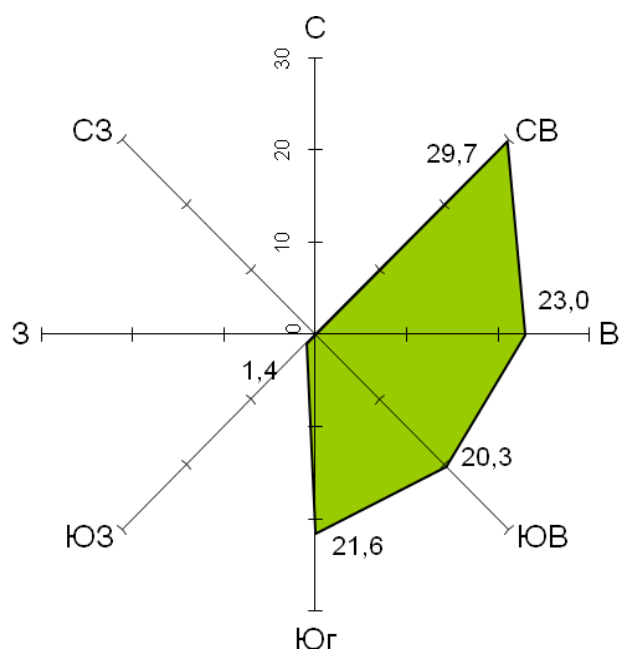


Рис. 3.10. Наклон деревьев сосны по сторонам света в возрасте 184 лет

Так как деревья наклонены, то их кроны имеют проекции с центрами, не совпадающими с положением дерева на плане (рис. 3.11).

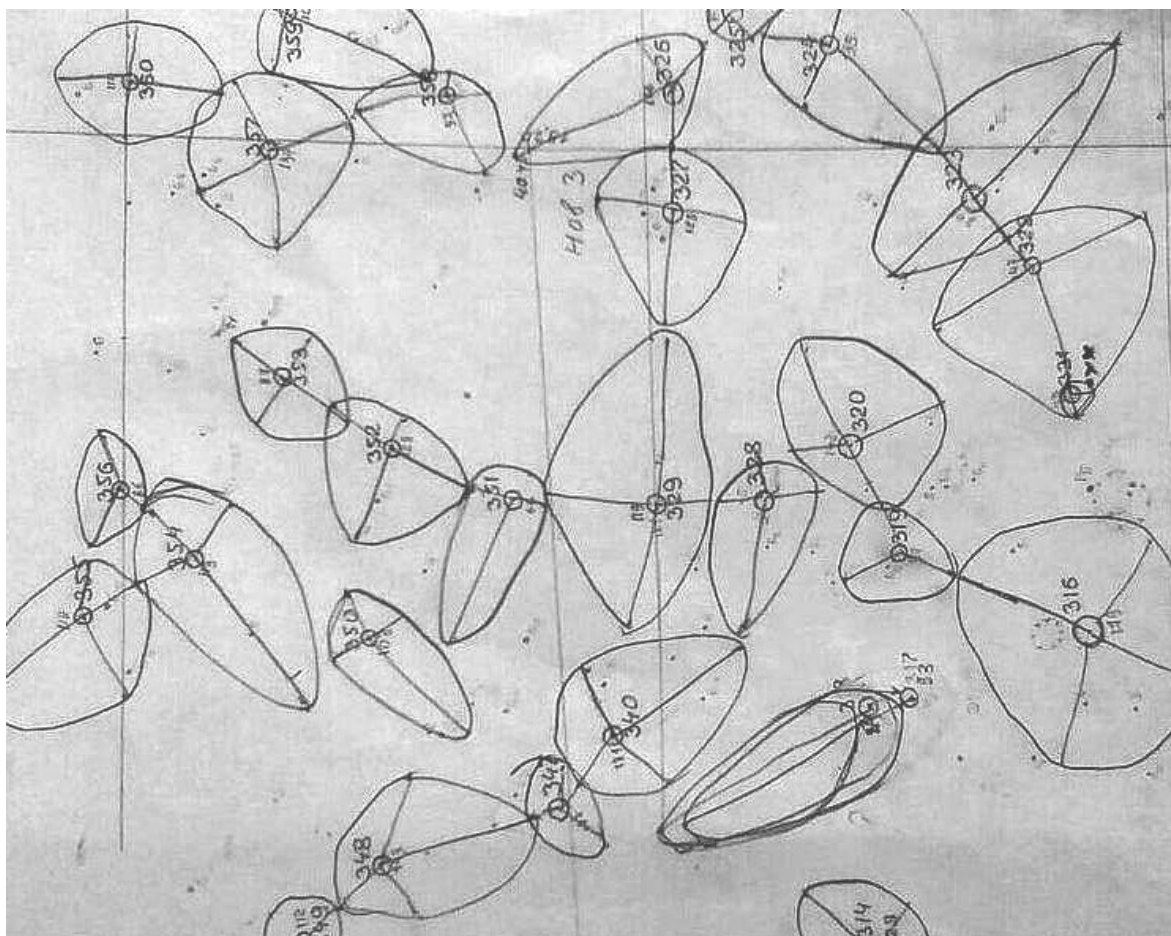


Рис. 3.11. Абрис проекций крон 184-летнего сосняка. Сомкнутость крон около 25% при относительной полноте древостоя 0.91

Из-за смещения крон световая конкуренция в возрасте 184 года значительно изменилась в сравнении с таковой в возрасте 80–90 лет, когда большинство деревьев были еще прямые. Раскачивание деревьев ветром и налипание снега на кроны привело к тому, что при трении друг о друга кроны теряли ветви, между ними возникал зазор, и они интенсивнее росли в свободном от соседей направлении.

В целом же из-за отпада части деревьев полог постепенно размыкался и образовывались прогалины. В итоге сомкнутость полога оказалась лишь около 25%. Однако напомним, что относительная полнота этого древостоя составила

0.91, т.е. *заполненность* насаждения древесиной относительно стандарта составила 91%. Поэтому проекции крон в таком возрасте уже мало помогут нам выяснить особенности взаимодействий между деревьями (рис. 3.12).



Рис. 3.12. Наклон деревьев обеспечивает кронам более свободное расположение в пологе и резко ослабляет конкуренцию за свет

3.2.4. Таксационная характеристика насаждений

Таксационная характеристика яруса сосны на выбранных участках была определена после сплошного перечета деревьев по диаметрам и определения высот 149 деревьев. Она оказалась следующей.

Участок 1 «Южный»: состав 10С ед Е, возраст 184 года, средняя высота 32.1 м, средний диаметр 39.8 см, тип леса сосняк кисличниковый с преобладанием 70 % черники и 30 % брусники, класс бонитета 1, абсолютная полнота 42.8 м²/га, относительная полнота 0.91, запас 614 м³/га. Если же учесть

29 ветровальных деревьев, то по отношению к ныне имеющимся (376 шт.) их число и, соответственно, полнота и запас могли бы увеличиться на 7.7% и составить 660 м³/га при полноте 0.98. Текущая густота здесь 344 шт./га. Тип леса сосняк кисличниковый, в кустарничковом ярусе черника (70%) и брусника (30%). Местоположение ровное, с поднятием территории на 1.5 м в западной части; тип условий «свежий бор» (В₂), почва супесчаная, класс бонитета 1. Текущая густота 339 шт./га.

Участок 2 «Северный» имеет тот же состав, возраст и тип леса – сосняк кисличниковый, но здесь уже явно преобладает черника (95%), а на долю брусники приходится 5%, что свидетельствует о несколько более влажных условиях. Средняя высота 33.5 м, средний диаметр 42.1 см. Густота древостоя меньше на 6 %, но полнота выше и достигает 0.95, запас 655 м³/га. Если же учесть 23 ветровальных дерева, что составляет 6.5 % к ныне живым деревьям, то по отношению к ним (359 шт.) их число, полнота и запас древостоя могли бы также увеличиться на 6.5 % и составить 700 м³/га при полноте 1.01. Густота 324 шт./га.

На обоих участках есть подрост ели густотой 0.3–1.5 тыс. шт./га высотой 2–5 м в возрасте 35 лет, который появился после низового пожара 1982 г. Санитарное состояние сосны с учетом её возраста хорошее; имеются стволы с плодовыми телами гриба сосновая губка (9%). В 2003 г. (14 лет назад) здесь прошел ветровал и было вывалено 7.1 % деревьев.

Частоты по ступеням диаметра на обоих участках почти идеально соответствуют нормальному распределению. Таким образом, насаждения сосны на исследуемой территории по-прежнему отвечают самым высоким стандартам, несмотря на весьма преклонный возраст.

3.3. Густота микроценоза и отпад деревьев

В настоящее время леса все чаще начинают рассматривать как экосистемы, где важно сохранить их устойчивость на гораздо более длительное время, чем возраст хозяйственной спелости.

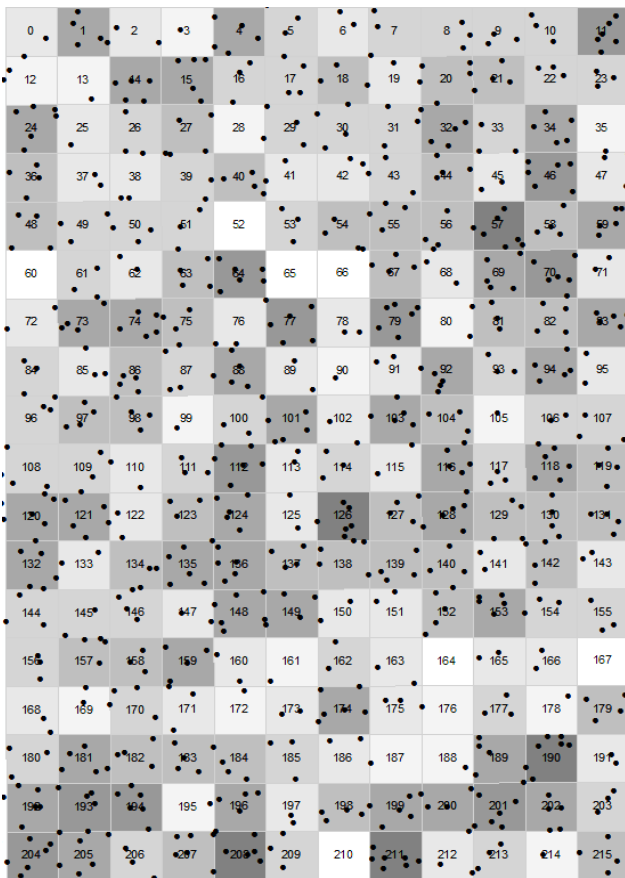
В этом случае леса изучают уже как структуры, сохраняющие себя до периода разрушения связей между деревьями. Это происходит при снижении полноты древостоев до некоторого минимума, после чего верхний ярус постепенно заменяется новым поколением. Поэтому важно было найти *предельно старые* леса с высокой полнотой. Выяснение характерных особенностей их структуры позволит взять такие леса за образец и далее стремиться к повторению их структуры в качестве модели, применяя (или запрещая) рубки ухода, а также создавая лесные культуры определенного типа.

На первый взгляд задача кажется простой – чем ближе находятся деревья в микроценозе, тем выше конкуренция и тем сильнее они будут снижать свои размеры. Остается выяснить эту силу в *количественном* выражении, т.е. с какой силой фактор густоты влияет на рост деревьев в микроценозах. Как это ни покажется странным, точных сведений об этом в литературе мы не нашли. Для решения этой задачи применяют два подхода.

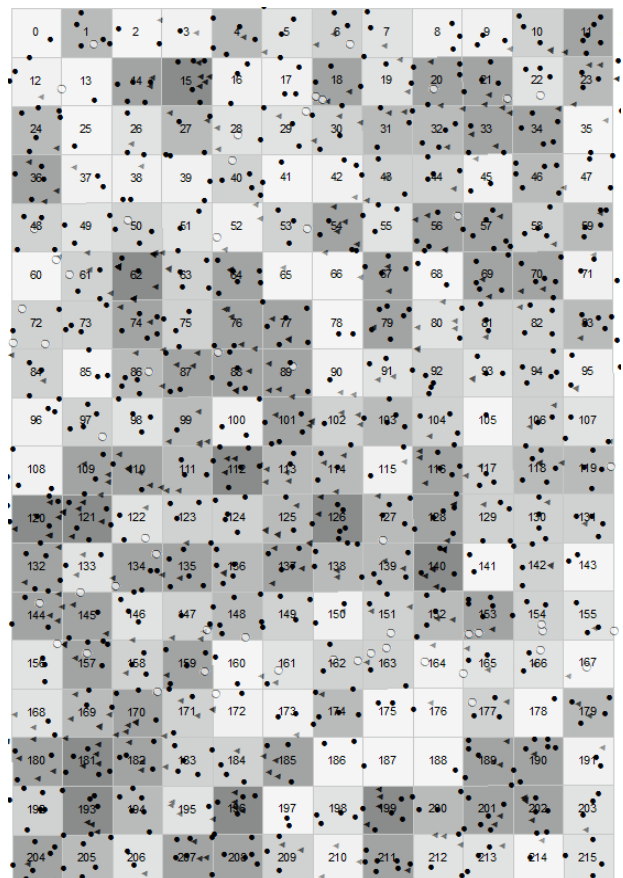
Первый заключается в механическом разбиении массива леса на малые площадки в виде квадратов-клеток до тех пор, пока не появятся пустые клетки. В среднем возрасте насаждений обычно используют клетки 5×5 м, в спелом возрасте – 10×10 м. Подход этот довольно прост и вместе с тем при большом числе площадок позволяет получать достаточно объективные результаты.

Второй подход сложнее. В нем применяют полигоны питания для каждого дерева и часто используют отбор модельных деревьев по ступеням толщины в «типичных» местах насаждения, проводят анализ полигонов питания на круговых площадках и рассчитывают эти полигоны пропорционально размерам деревьев. Однако строгий логический анализ показал, что этот подход содержит методы, где используют зависимые переменные величины, сильно завышающие получаемые корреляции и связи (Рогозин, 2018a).

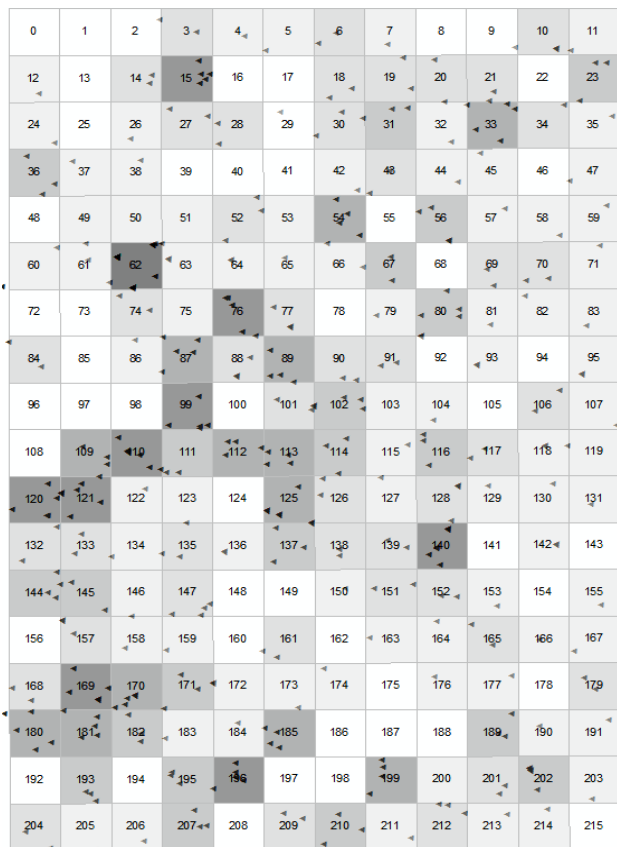
Рассмотрим результаты, полученные в результате картирования деревьев сосны на площади 2.16 га, где участки «Северный» и «Южный» представлены как один массив, который был разбит на оцифрованном плане на площадки по 0.01 га (рис. 3.13).



а



б



в

Рис. 3.13. Плотность микроценозов
на площадках 0.01 га:
а – в возрасте 184 года;
б – в возрасте 120 лет;
в – отпавшие за 60 лет деревья.
Пустые овалы – ветровальные, треугольные
точки – отпавшие деревья

Здесь на план было нанесено расположение 720 живых и 54 вываленных 14 лет назад деревьев. Все вместе они отражали структуру древостоя в возрасте 170 лет. На план нанесли также 331 отпавшее дерево, и по сохранившимся от старых пней следам можно было полагать, что возраст, когда они были еще живыми, составлял примерно 120 лет.

Среднее число деревьев на одну площадку 0.01 га составило в 120 и 170 лет соответственно 3.63 и 5.12 шт. Густота за 50 лет снизилась на 29%, и важно было выяснить, в каких микроценозах ее снижение оказалось сильнее и угрожает ли оно устойчивости насаждения.

Какие же площадки теряют больше всего деревьев и как сильно влияет на этот процесс их густота?

Казалось бы, нужную нам силу влияния густоты можно выяснить, если коррелировать густоту площадок в 120 лет с отпадом деревьев на них к 170 годам. Связь может быть криволинейной, поэтому лучше оценивать ее по аппроксимации линии тренда, например, полинома 2-й степени, равной $R^2 = 0.435$, т.е. густота микроценоза повлияла здесь на число отмирающих в нем деревьев с силой 43.5% (рис. 3.14).

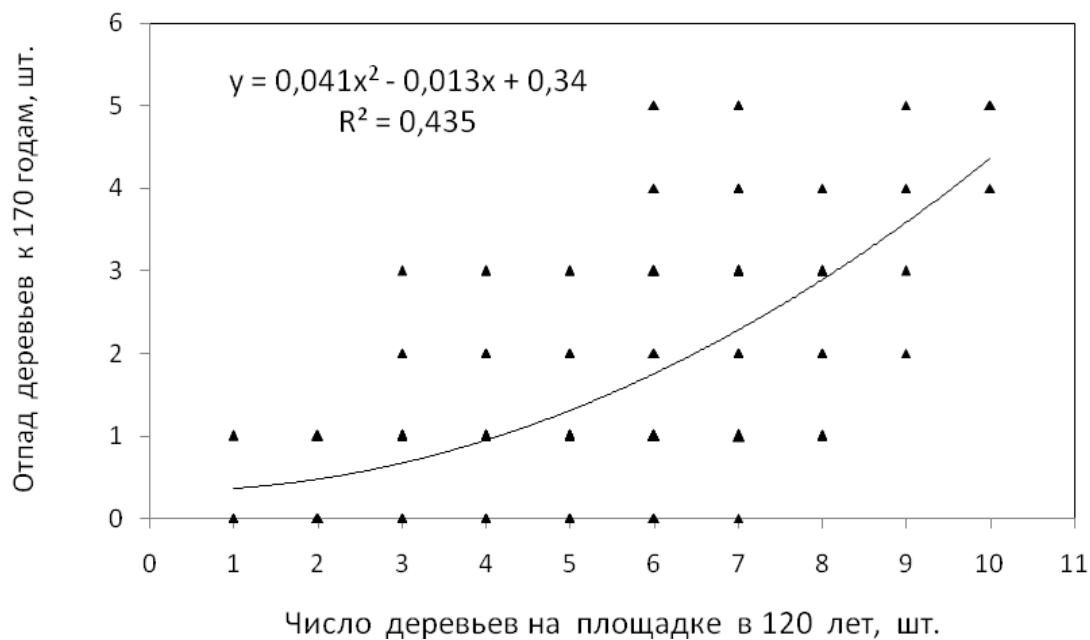


Рис. 3.14. Отпад сосны на площадках 10×10 м к 170 годам и влияние на отпад числа деревьев на площадках в возрасте 120 лет

Разброс значений большой, и отмирают деревья на всех площадках, в том числе с одним деревом. Наибольший отпад дает густота в 6 деревьев и более, где отмирают до 5 деревьев. Поясним, что анализ проводился на 216 площадках, но число точек на диаграмме получилось в 6 раз меньше, так как во многих случаях значения были равны и точки накладывались одна на другую. Однако полученное значение силы влияния густоты микроценоза на отпад, равное 43.5%, тем не менее, оказалось не корректно по следующей причине.

Дело в том, что *число* деревьев в отпаде является *частью* числа деревьев на площадке, т.е. мы коррелировали целое и его часть, а связь между частью и целым всегда высокая. Поэтому следует перейти на относительные величины (выразить отпад в %), и тогда действительно можно выяснить, является ли густота площадки причиной большего или меньшего отпада деревьев на ней.

Если отпад представить в % к числу деревьев, то картина будет совершенно иной и степень отпада будет колебаться в среднем от 23 до 45% (рис. 3.15).

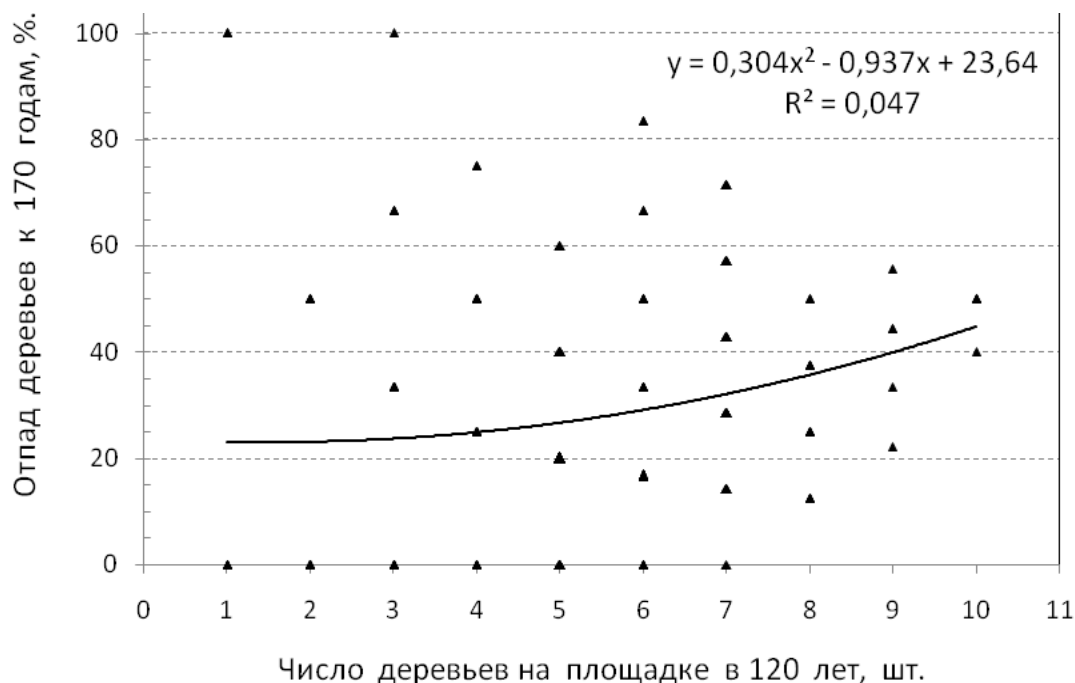


Рис. 3.15 Связь степени отпада сосны (в %) на площадках 10×10 м к 170 годам по отношению к числу деревьев на них в возрасте 120 лет

Если взять значения отпада с линии тренда, то при числе деревьев на площадке в 120 лет 1–3 шт. степень отпада в 170 лет составит в среднем 23%, при числе 4–6 шт. – 27%, и при числе 7–9 шт. – 37%. Таким образом, с повышением густоты микроценоза от 1–3 шт. до 7–9 шт., т. е. в 4 раза, степень отпада через 50 лет увеличивалась всего лишь в 1.6 раза.

Этот результат меняет наше самое первое представление о якобы сильном влиянии ($R^2 = 0.435$) густоты на отпад на предыдущем рисунке (см. рис. 3.14), причем на противоположное – здесь аппроксимация тренда равна $R^2 = 0.047$, что указывает на совершенно ничтожную силу влияния густоты на площадке на процент будущего отпада деревьев на ней, которая составляет всего лишь 4.7%. А это значит, что в остальных случаях деревья отмирают по причинам, не связанным с густотой микроценоза. Это весьма неожиданно, и мы даже не предполагали, что влияние густоты микроценозов будет столь мало влиять на их изреживание после 120 лет.

Таким образом, в микроценозах, которые были сформированы чисто механически на площадках размером 10×10 м (что позволило избежать каких-либо субъективных оценок), их густота в возрасте 120 лет и старше влияет на интенсивность их естественного изреживания с силой всего лишь 4.7%. В остальных 95.3% случаев на отпад деревьев влияют причины, не связанные с их густотой, т.е. другие не учтенные здесь факторы.

3.4. Влияние густоты микро, миди- и макроценозов на диаметры деревьев

Густота микроценоза слабо влияет также и на диаметры деревьев (рис. 3.16).

Здесь фактор густоты микроценоза повлиял на диаметр деревьев с силой 13.6% ($R^2 = 0.136$); это была аппроксимация для полинома, а в линейном исполнении он имеет $R^2 = 0.108$ и корреляцию $r = 0.329$, о чем разговор будет далее. А пока заметим, что если рассчитать средние значения диаметров по

классам густоты площадок, то на площадках с одним деревом он будет несколько выше, а на площадках с четырьмя и более деревьями – ниже среднего.

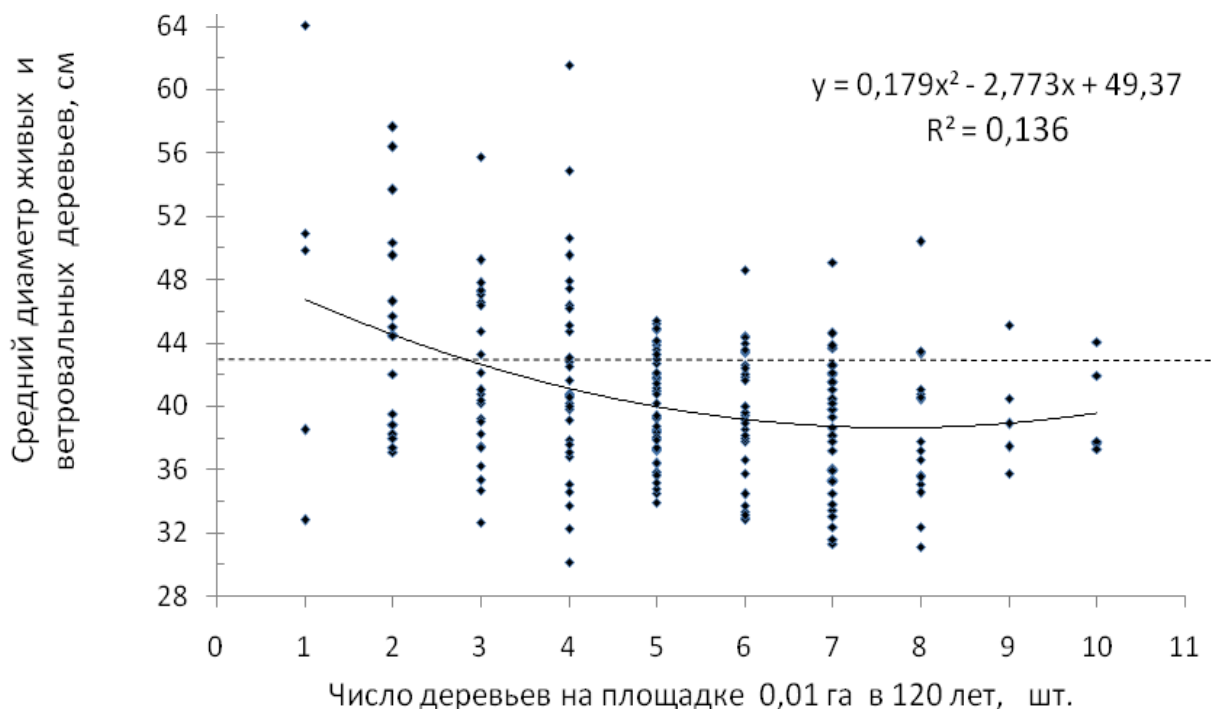


Рис. 3.16. Влияние густоты микроценозов в возрасте 120 лет на средний диаметр деревьев в возрасте 184 года: прерывистая линия – средний диаметр древостоя

Диаметр важен в хозяйственном плане, и казалось бы, надо его повышать и поэтому разреживать микроценозы. Однако если после удаления самых тонких деревьев рассчитать сумму площадей сечения оставшихся деревьев, то при снижении их числа на площадке, например, от 5 до 4, сумма их сечений снизится в среднем на 11 %, а при сокращении от 6 до 4 – на 21%. Из этого следует, что если в возрасте 100–120 лет разредить густые места с вырубкой пусть и отставших в росте, но живых деревьев, то сумма площадей сечения, а значит, и запас древесины к 184 годам в целом по древостою будет неизбежно снижен.

Показанный на рис. 3.16 тренд – только один из множества полученных нами. Все остальные связи и результаты расчетов по ним были сведены в таблицу (табл.5.2).

Таблица. 3.1. Влияние густоты на пробных площадях (ПП) разного размера (в микро-, миди и макроценозах) в разном возрасте на средний диаметр сосны в возрасте 184 года

Размер ПП, га	Число ПП, шт.	Корреляция «густота× диаметр» (r)	Показатель аппроксимации линий тренда R ² (сила влияния фактора густоты)							Среднее влияние густоты: (r ² + R ² ₂ + R ² ₃) / 3
			линейная связь (R ²)	полиномы, степень					Среднее из полиномов (R ² ср)	
				2	3	4	5	6		
Микроценозы:										
в 184 года										
0.01	216	-0.304	0.078	0.089	0.094	0.096	0.096	0.102	0.095	0.088
в 170 лет										
0.01	216	-0.304	0.092	0.101	0.106	0.109	0.113	0.117	0.109	0.098
в 120 лет										
0.01	216	-0.329	0.108	0.136	0.136	0.137	0.138	0.138	0.137	0.118
<i>в т.ч. участок «Южный» (более сухой)</i>										
0.01	108	-0.263	0.069	0.089	0.096	0.112	0.112	0.114	0.105	0.081
<i>в т.ч. более густое место</i>										
0.01	54	(-0.220)	0.048	0.070	0.077	0.086	0.086	0.087	0.081	0.059
<i>в т.ч. участок «Северный» (более влажный)</i>										
0.01	108	-0.346	0.133	0.177	0.191	0.219	0.239	0.240	0.213	0.155
<i>в т.ч. более редкое место</i>										
0.01	54	-0.346	0.119	0.180	0.223	0.249	0.300	0.303	0.251	0.163
Мидиценозы:										
в 120 лет										
0.04	54	-0.459	0.21	0.27	0.293	0.313	0.329	0.333	0.308	0.243
0.09	24	0.59	0.348	0.454	0.509	0.568	0.632	0.64	0.561	0.419
0.12	18	-0.605	0.366	0.394	0.516	0.54	0.567	0.609	0.525	0.419
в 170 лет										
0.04	54	-0.542	0.293	0.294	0.369	0.394	0.408	0.408	0.375	0.321
0.09	24	-0.576	0.332	0.399	0.399	0.4	0.431	0.461	0.418	0.361
0.12	18	-0.705	0.497	0.538	0.573	0.573	0.631	0.642	0.591	0.528
Макроценозы в 170 лет										
0.24	9	-0.650	0.422	0.445	0.495	0.565	0.585	0.677	0.553	0.466
0.36	6	-0.747	0.557	0.693	0.990	0.999	1.000	1.000	0.936	см. текст

Примечание: (-0.220) – корреляция не достоверна.

В этой сложной таблице сведены вместе данные из множества точечных диаграмм, подобных показанной на рис. 3.16. Для микроценозов вверху и в середине таблицы представлены показатели связей на пробных площадях (ПП) размером 0.01 га, затем тем же показатели для мидиценозов на ПП размером 0.04, 0.09 и 0.12 га, а внизу – для макроценозов на ПП размером 0.24 и 0.36 га.

Поясним, что здесь для анализа данных проведено еще одно разделение массива, на этот раз на четыре части (размеры и названия которых даны курсивом). Это было сделано с целью проследить, как флуктуации густоты и увлажнения биотопа влияют на связь «густота×диаметр» в частях этого массива. В нижней части таблицы показано, как меняется связь «густота×диаметр» от уровня миди- (0.04–0.12 га) к уровню макроценоза (0.24–0.36 га) при определении влияния густоты в возрасте 170 лет.

Анализ данных этой таблицы показал, что в возрасте 184 года показатели аппроксимации R^2 оказались наименьшими: 0.078 для линейной связи и в среднем по пяти полиномам $R^2_{\text{cp}} = 0.095$. Заметим, что корреляция $r = -0.304$ при возведении в квадрат дает детерминацию связи «густота×диаметр» $r^2 = 0.092$, что близко к значениям R^2_{cp} . Для общей оценки влияния фактора густоты можно принять среднее из этих трех значений: $(0.078 + 0.095 + 0.092) / 3 = 0.088$, или 8.8%, которое приведено в крайней графе таблицы.

Так как в возрасте 170 лет в массиве сосны прошел ветровал, то мы пролонгировали у вываленных деревьев их диаметры на настоящее время и далее провели их обработку вместе с живыми деревьями. Здесь для линейной связи «густота×диаметр» показатель $R^2 = 0.092$, а в среднем по пяти типам полиномов $R^2_{\text{cp}} = 0.109$. Корреляция $r = -0.0304$ дает детерминацию $r^2 = 0.092$. Из двух значений R^2 и одного r^2 получаем для 170-летней густоты микроценоза силу ее влияния на диаметр сосны в возрасте 184 года в среднем равной 0.098 или 9.8%.

Аналогичные расчеты для 120-летней густоты микроценоза показывают ее среднее влияние на диаметр в 184 года, равное 0.118 или 11.8%.

На участке «Южный» (более сухом) в возрасте 120 лет на ПП размером по 0.01 га среднее влияние густоты оказалось равным 0.081, при этом в более густом месте массива на 54 площадках оно снизилось вообще до 0.059. На участке «Северный» (более влажном) на 108 площадках среднее влияние густоты оказалось равно 0.155, причем в более редком месте оно было равно 0.163. Однако увеличение этого среднего влияния оказалось недостоверно из-за слабых корреляций. При этом оценка по средним значениям из полиномов (R^2_{cp}) показала увеличение силы влияния густоты от $R^2_{\text{cp}} = 0.081$ до $R^2_{\text{cp}} = 0.251$,

т.е. в 3.1 раза. Поэтому вполне возможно, что увеличение общей густоты древостоя (в целом густоты макроценоза) ослабляет ее влияние на уровне микроценоза, т.е. на уровне индивидуальных взаимодействий деревьев.

В целом, полученные данные характеризуют площадки 0.01 га как сообщества со слабым влиянием их густоты на диаметр деревьев. При усреднении показателей детерминации и аппроксимации линий трендов в возрасте 184, 170 и 120 лет густота микроценозов действует на диаметр деревьев с силой, соответственно, 8.8, 9.8 и 11.8%. Эти данные позволяют определить силу влияния густоты микроценозов на диаметр деревьев в спелом и перестойном древостое сосны, в среднем равную 10.1 %.

Далее рассмотрим нижнюю часть таблицы с данными пробных площадей размером 0.04–0.12 га. Эти размеры – уже уровень «мидиценоза» (среднего между микро- и макроценозом), с приближением к макроценозу, т. е. полноценному древостою.

На пробах размером 0.04 га оценки силы влияния густоты в последней графе таблицы в возрасте 120 и 170 лет составили, соответственно, 0.243 и 0.321; далее, на ПП размером 0.09 га, они были равны 0.419 и 0.361, и на ПП по 0.12 га они возросли до 0.419 и 0.528. В сравнении с микроценозами эти значения в среднем выше в 4.0 раза. Здесь повышение корреляции «густота×диаметр» оказалось уже достоверно, и при переходе от ПП размером 0.01 га к ПП размером 0.04 га для возраста 170 лет они были равны $r = -0.304 \pm 0.062$ и $r = -0.542 \pm 0.096$, при $t = 2.07 > t_{0.05} = 1.98$.

Дальнейшее увеличение размера пробной площади до 0.24 и 0.36 га приводит к получению корреляций «густота×диаметр» до -0.650 и -0.747 и показателей R^2 для линейных связей, равных 0.422 и 0.557 соответственно. Эти показатели выше, чем их значения на меньших пробах размером 0.09–0.12 га, где они были равны для корреляций -0.576 и -0.705 и для показателей R^2 линейных связей 0.332 и 0.497.

Однако для крупных пробных площадей размером 0.24–0.36 га малые выборки из 9 и 6 пар значений это повышение доказать не позволяют. (Кроме того, построенные по 6 точкам полиномы 3–6-й степени имеют значения $R^2 = 0.990 \div 1.000$, которые вообще нельзя использовать для оценок связи, так как тренд просто соединяет отдельные точки (мы приводим их здесь лишь как пример выборок с малым объемом данных, при которых заканчивается корректный регрессионный анализ).

Поэтому, подводя итог расчетам силы влияния густоты на уровне древостоя на диаметр деревьев в возрасте 184 года можно взять за основу

результаты определения ее влияния по 18 пробным площадям размером по 0.12 га. Здесь и корреляции, и показатели аппроксимации трендов связей «густота×диаметр» достоверны, и при усреднении 7 оценок, полученных для линейных и криволинейных связей, для густоты в возрасте 120 лет они оказались в среднем равны 0.419, а для густоты в 170 лет они повысились до 0.528. То есть в целом для всего насаждения сосны флуктуации его густоты в возрасте 120–170 лет повлияли на диаметр деревьев в 184 года в среднем с силой 47.3%.

Анализ результатов и имитация возможных ситуаций

Данные результаты интересны в сравнении с результатами, полученными другими методами, а также другими авторами. Действующая парадигма предполагает, что повышение густоты усиливает конкуренцию и она *должна* снижать размер особей. И если в лесу будут густые места, то диаметры деревьев в них теоретически *должны быть* меньше. В этой логике общую закономерность, действующую на уровне фитоценоза, априорно перемещают на частный уровень – на уровень индивидуальных взаимодействий в более мелких структурах сообщества. На первый взгляд это справедливо, потому что густота – независимая переменная в моделях хода роста и главный фактор, действующий в законе морфогенеза одноярусных древостоев (Разин, 1979; Рогозин, Разин, 2015).

Материалы этого параграфа как раз и были получены для проверки действия этого закона на 18 пробных площадях размером 0.12 га – в виде влияния густоты в возрасте 120–170 лет на диаметр деревьев с силой в среднем 47.3%. Это сильное влияние, но оно оказалось все-таки *в два раза ниже*, чем таковое у других авторов, где сила ее влияния достигала 88–93% (Нагимов, 2000). Однако такое ее повышение вполне объяснимо – там использовали древостои из разных мест, различавшиеся и по истории их начальной густоты, которая не была выяснена, и в меньшей мере по условиям местопроизрастания. Эти различия были намного больше, чем в нашем случае, где мы использовали один массив сосны, где их изменчивость этих показателей была предсказуемо ниже. Следовательно, чисто логически у нас должна быть меньше и связь «густота×диаметр», что и показали результаты.

Показательное усиление связей можно также получить, например, после имитации некоторых ситуаций, возникающих при статистическом анализе данных. Сделаем, так сказать, некоторое «расширение» изменчивости таксационных показателей, используя очень малые выборки из 9 и 6 пробных площадей размером 0.24 и 36 га. Для такого рода имитации проведем

исключения и добавки, взяв гипотетические данные, которые вполне *можно получить* в ситуации преднамеренного поиска «типичных» мест с очень малой, а также с повышенной плотностью, с отличиями от имеющейся плотности на 20–25%. Сразу заметим, что в реальных насаждениях мы встречали, хотя и достаточно редко, древостои с полнотой 1.26 на участках размером как раз в одну пробную площадь 0.20–0.30 га. И если вернуться к рисункам, показывающим структуру в виде цепочек взаимодействия деревьев, и мысленно заполнить деревьями прогалины, занимающие до 30% территории, то можно будет получить такие максимальные по плотности модели древостоев. Поэтому наши гипотетические данные вполне реальны.

Ниже помещены две диаграммы: наблюдаемая в действительности связь «плотность×диаметр» слева и возможная связь в случае «замены» двух пробных площадей с резко уклоняющимися значениями справа (рис. 3.17).

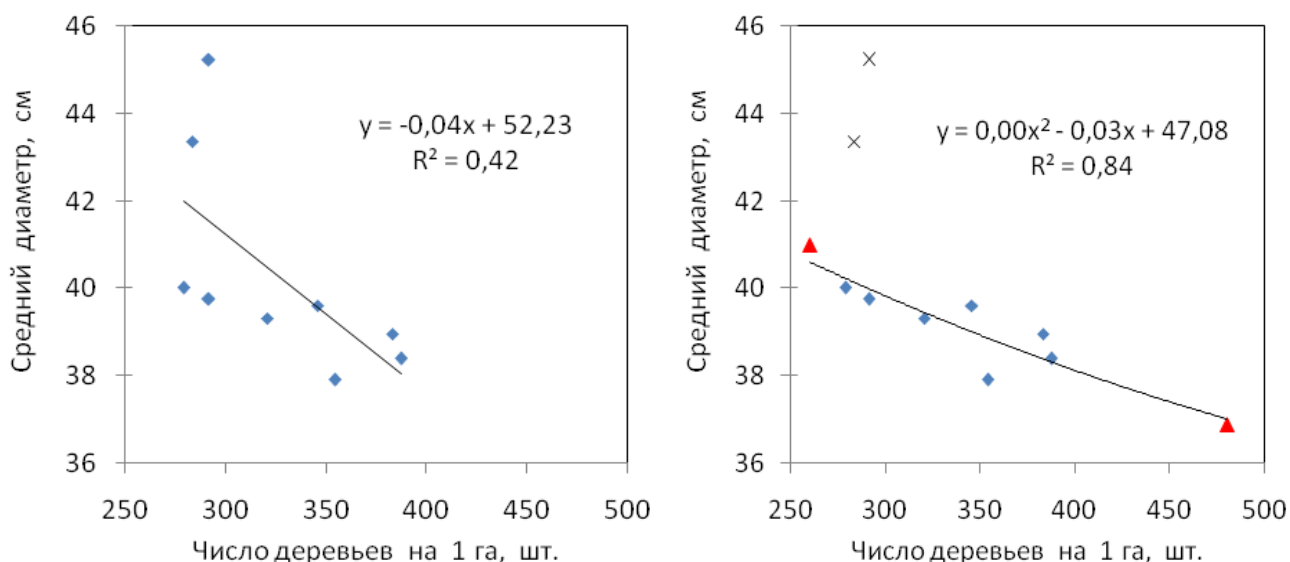


Рис. 3.17. Влияние плотности на диаметр сосны на пробах 0.24 га: треугольные точки – гипотетически возможные значения, крестики – убираемые значения

Как видим, сила влияния фактора плотности после имитации подскочила в 2 раза и достигла 84% ($R^2 = 0.84$). Еще более сильные изменения произойдут с выборками из шести проб, где имитация замены всего лишь одной из них повысит аппроксимацию тренда связи до $R^2 = 0.932$ (рис. 3.18).

Показанное субъективное вмешательство человека в подбор данных, которое часто делают еще в полевых условиях, оказывается слишком серьезным по своим последствиям – связи *средней* тесноты превращаются в *высокие*. Все это становится возможным только *при малом числе* пробных площадей. Вероятно, именно так и происходит, когда исследователь намеренно ищет контрастные ситуации на фоне ограничений в затратах, чем всегда и

отличалось изучение лесных насаждений. Поэтому следует обязательно оговаривать *не-репрезентативность* взятой выборки и не использовать ее для расчета силы влияния фактора в моделях фитоценологии.

Вместе с тем, для исследователей-таксаторов бывает важно найти связи между таксационными показателями для их использования в таблицах и разного рода моделях, нужных для определения множества практически значимых показателей; в этом случае поиски способов усиления связей между признаками бывают оправданы.

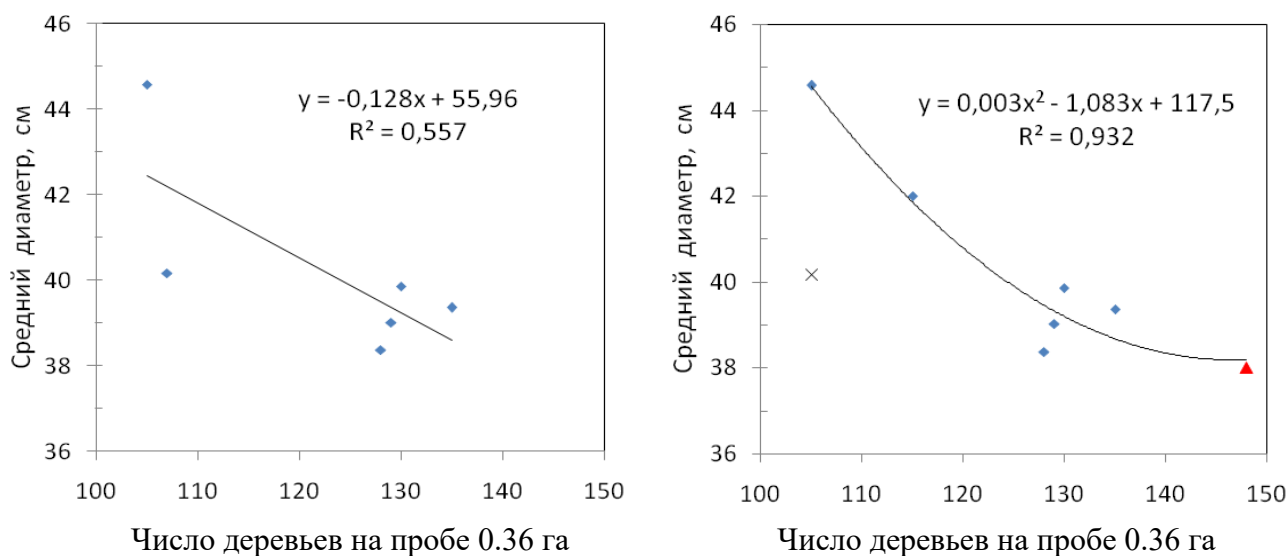


Рис. 3.18. Влияние густоты на средний диаметр сосны на пробках 0.36 га: слева – наблюдаемые значения, справа – гипотетически возможные при замене одного значения

Однако в данном параграфе мы преследовали цели общего плана – установить численное значение влияния густоты насаждения на уровне микро- и макроценозов. Поэтому подбор объектов был в случайных выборках.

Выводы

1. В *макроценозах* (древостоях), при делении территории 2.16 га на 18 пробных площадей размером 0.12 га, естественные флуктуации их густоты в возрасте 120–170 лет повлияли на средний диаметр сосны на них в 184 года с силой 47.3%. При таком влиянии густоты конкуренция между деревьями в древостое является главным фактором воздействия на размер деревьев.

2. В *микроценозах*, сформированных механическим делением территории на площадки 10×10 м, их густота в возрасте 120 лет повлияла на их естественное изреживание к 184 годам с силой всего лишь 4.7%. В остальных 95.3% случаев на отпад сосны повлияли другие факторы.

3. Густота микроценозов в 120, 170 и 184 года повлияла на средний диаметр сосны в них с силой 11.8, 9.8 и 8.8% (в среднем 10.1%). При такой малой силе влияния густота, т. е. конкуренция между деревьями, уже не является основным фактором, определяющим размер деревьев в микроценозах в спелом и перестойном возрасте.

4. Ослабление в 4.7 раза влияния густоты микроценоза на размер деревьев в сравнении с влиянием густоты на уровне древостоя (от 47.3% до 10.1%) позволяет утверждать, что в спелом возрасте влияние конкуренции в микроценозах минимально и меняется на взаимную толерантность и партнерство.

5. Полученные результаты совершенно не соответствуют парадигме конкуренции, т.е. мнению о главном ее влиянии на отпад и на размер деревьев. Возможно, она *будет* более сильным фактором в молодняках или в среднем возрасте, но в спелом древостое влияние локальной густоты микроценоза на отпад и на размер деревьев в нем оказалось крайне малым (4.7–10.1%).

Вопросы для самопроверки:

1. Обсуждаемые модели структуры древостоя, уровень моделей, их «примерка» на реальные древостои, два этапа разработки конкурентных моделей структуры биогруппы и прогалины и возможные причины их появления.

2. Анализ структуры насаждений – определение возраста по кернам, методика картирования, привязка территории.

3. Методика и результаты измерения диаметров и высот в старых древостоях, характерный вид линии тренда и высоты по нему для средних деревьев 2–3 классов Крафта, верхняя высота и ее назначение.

4. Как можно отразить на плане разную густоту микроценозов на площадках 10×10 м. Показать резкие различия по силе влияния отпада, если его выражают а) числом деревьев и б) в процентах к числу деревьев на площадках.

5. Сила влияния густоты микроценозов для 120-летнего возраста на площадках 10×10 м, на средний диаметр деревьев в возрасте 184 года: а) в целом по массиву; б) в более сухих и более густых местах; в) в более влажных и более редких местах насаждения.

6. Влияние густоты пробных площадей размером 0.24 и 0.36 га на средний диаметр деревьев. Субъективное вмешательство человека в подбор данных, последствия очистки выборки для показателей силы влияния густоты древостоя на средний диаметр деревьев.

Глава 4

ИЗУЧЕНИЕ ГРУППОВЫХ СТРУКТУР

4.1. Градуировка взаимодействия между деревьями и выделение био групп

В наблюдаемом 184-летнем насаждении сосны расстояние между соседствующими деревьями колебалось от 0.84 до 16.0 м; для изучения элементов структуры древостоя в камеральных условиях наносили на план цепочки взаимодействий между деревьями, соединяя их линиями. При средней густоте деревьев в данном массиве 334 шт./га площадь питания одного дерева составила 29.93 м², квадратный корень из этой величины дает некоторое «теоретическое» среднее расстояние между деревьями (L_{cp}), равное 5.47 м, которое использовали как ориентир для градуировки взаимодействий между деревьями. Было принято 6 уровней взаимодействия и градаций конкуренции, по которым составили 5 слоев (шейп-файлов) карты (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Градуировка взаимодействия (конкуренции) деревьев при среднем расстоянии между ними в древостое $L_{cp} = 5.47$ м

Расстояние L , м		Интервал, м	Отношение L_{cp} / L			$(L_{cp} / L)^2$	Уровень взаимодействия	Градации конкуренции	Слой карты
min	max		min	max	среднее				
0,80	1,70	0,9	6,8	3,2	5,0	25,3	17,80	очень высокая	Слой 1 «био группы»
1,71	2,70	1,0	3,2	2,0	2,6	6,8	4,81	высокая	
2,71	3,70	1,0	2,0	1,5	1,7	3,1	2,15	повышенная	Слой 2
3,71	6,00	2,3	1,5	0,9	1,2	1,4	1,00	средняя	Слой 3
6,01	8,75	2,7	0,9	0,6	0,8	0,6	0,41	пониженная	Слой 4
8,76	16,0	7,2	0,6	0,3	0,5	0,2	0,16	низкая	Слой 5 «прогалины»

Роль цепочек взаимодействия заключается в том, что при расстоянии L между деревьями конкуренция тем сильнее, чем меньше это расстояние, а ее уровень отражает отношение $(L_{cp} / L)^2$, показанное в таблице. Это позволило

далее понять, как выстраивается структура фитоценоза. Суть такой модели структуры понятна: при большем расстоянии конкуренция слабая, а при малом она усиливается, причем «работает» квадрат расстояния (площадь), т.е. при расстояниях между деревьями, например, 7 и 5 м, меньшее приводит к усилению конкуренции в 2 раза ($7^2 / 5^2 \approx 2.0$).

То есть для разбиения размаха расстояния между деревьями на градации взято не деление на какой-то заданный интервал, а как ориентир для деления использовали теоретически среднее расстояние между деревьями, равное 5.47 м. Половина ($1/2$ часть) от него с округлением равна 2.70 м, и это расстояние было принято как ограничивающее деревьев-соседей в «биогруппах», т. е. в категории деревьев с наиболее высоким взаимодействием. Это был первый слой карты, и его параметры оказались близки к параметрам выделения био групп в литературных источниках, где исследователи расстояния между деревьями принимали равными 0.50–1.50 м для плотных и 1.51–2.50 м для обычных био групп (Ипатов, Тархова, 1975; Марченко, 1995).

Другие слои карты отражали повышенную, среднюю, пониженную и низкую конкуренцию. В результате использования отношения (L_{cp} / L) слои карты представляли уровни взаимодействия деревьев, начиная от его повышения в био группах в 4.8–18 раз и до его снижения до 0.16 в прогалинах по отношению к среднему уровню $(L_{cp} / L)^2 = 1.4$, принятому за 1.0 и полученному при расстояниях 3.71–6.0 м, в которые входило и «теоретически среднее» расстояние между деревьями, равное 5.47 м (см. табл. 4.1).

Градуировка взаимодействия деревьев позволила представить структуру древостоя в виде пяти слоев карты. Проведем знакомство с ними и покажем их, последовательно подгружая их один к другому и усложняя картину структуры, начиная от небольшого числа связей на слое карты с био группами и заканчивая сеткой связей, где некоторые деревья имеют до 5–7 связей.

Низкие взаимодействия с расстояниями между деревьями более 875 см на карте не отмечались, и поэтому такие места выглядят как прогалины, внутри которых вполне могли бы свободно поместиться несколько деревьев. В итоге образуется неповторимая мозаика из цепочек взаимодействий между деревьями с образованием структур, некоторым образом похожих даже на спирали (рис.4.1–4.4).

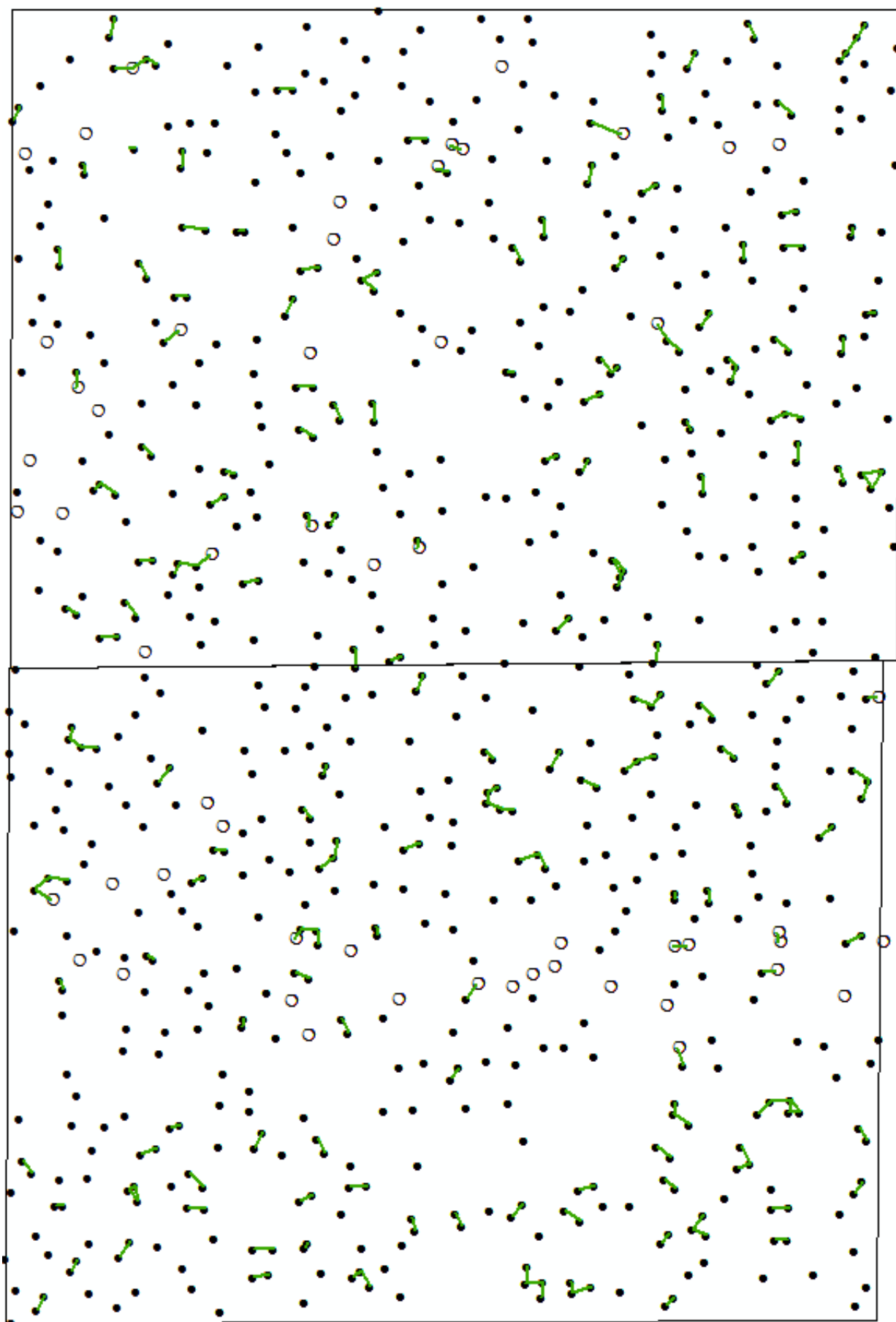


Рис. 4.1. Взаимодействие высокое (био группы);
ветровальные деревья обозначены пустыми овалами

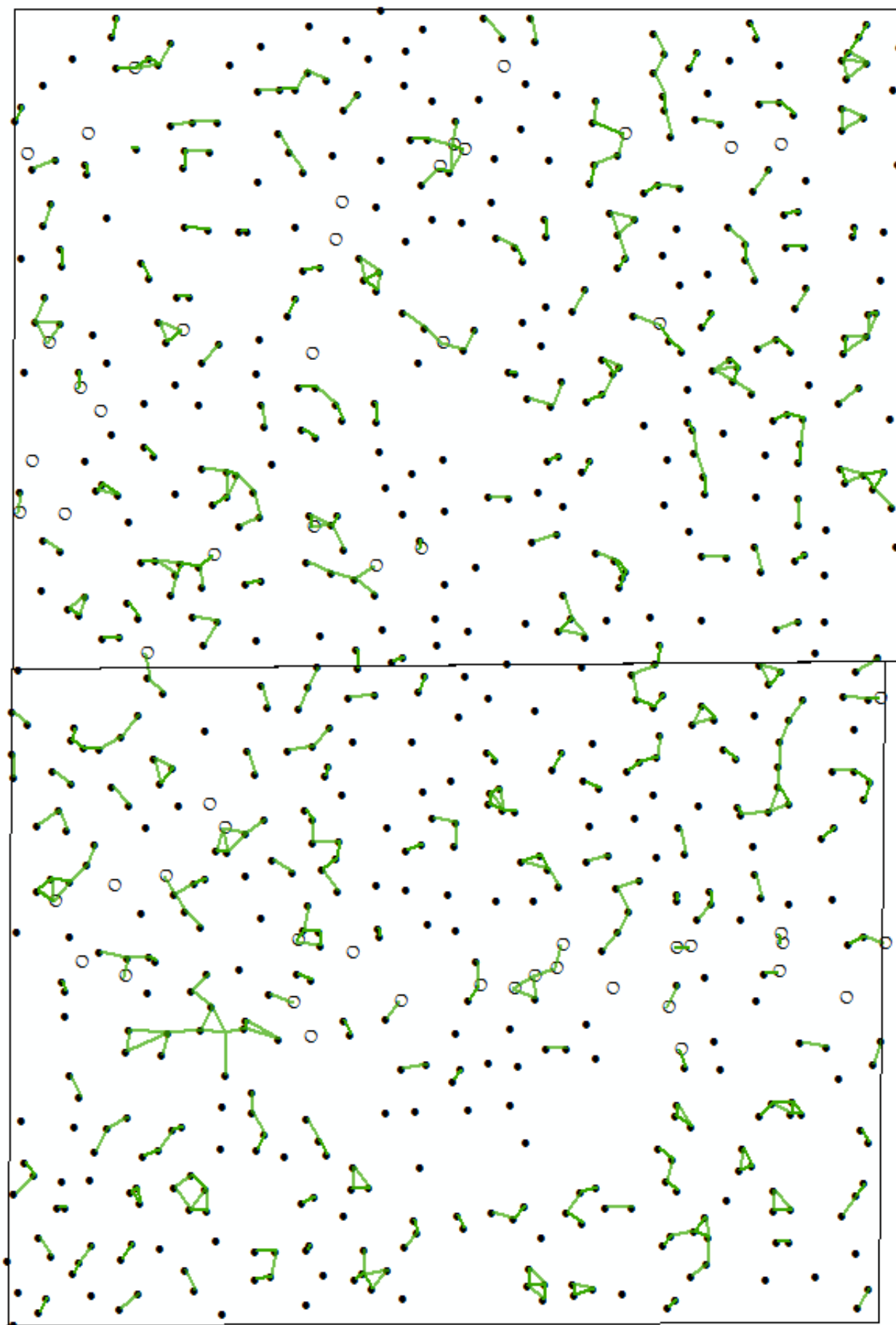


Рис. 4.2. Взаимодействие высокое и выше среднего

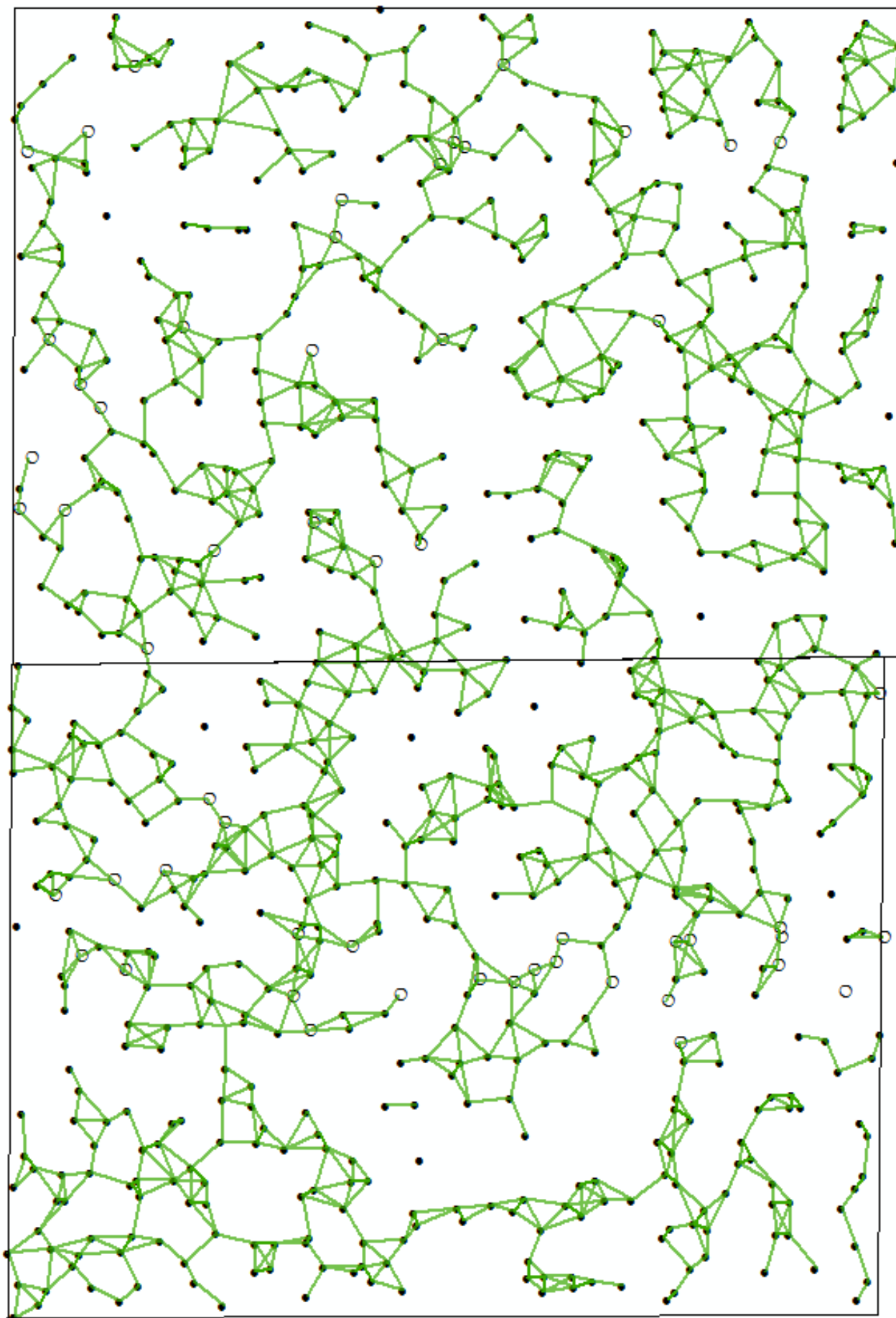


Рис. 4.3. Взаимодействие от высокого до среднего уровня

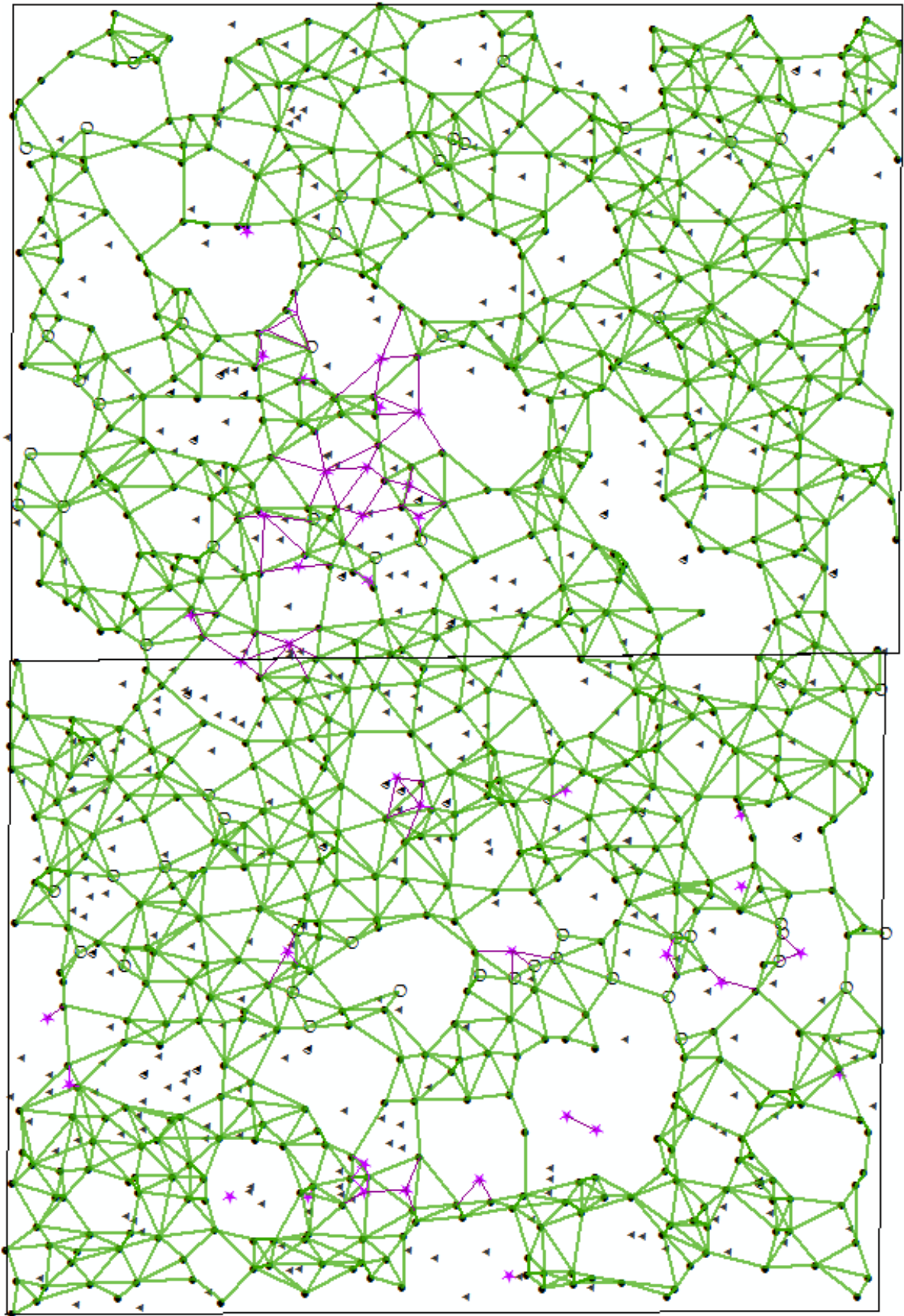


Рис. 4.4. Все четыре уровня взаимодействия между деревьями с добавлением отпавших деревьев (треугольные точки) и деревьев ели второго яруса с диаметрами 20 см и более (фиолетовые звездочки)

В этой картине структуры наблюдается до 30% «пустых» мест в виде прогалин. По каким-то причинам сосна там не сохранилась, и на каждой теоретически можно разместить от 1 до 5 деревьев и более. В этих прогалинах расстояния между деревьями весьма значительные и достигают 16.0 м (слабая и практически исчезающая конкуренция). В сравнении со средним расстоянием между деревьями (3.71–6.00 м) ослабление конкуренции в прогалинах достигает 6 раз, если рассчитывать ее через квадрат среднего расстояния между деревьями (см. табл. 4.1).

Напомним, что относительная полнота древостоя сосны здесь составляет 0.91–0.95, а с учетом вываленных ветровалом деревьев она достигала бы 1.01. Полнота – важнейший показатель, свидетельствующий о том, насколько заполнено жизненное пространство (экологическая ниша) относительно нормы, принятой за 1.0. Норма эта была взята из стандартных таблиц полноты и запаса для насаждений сосны Пермского края, используемых с 1977 г. и показавших свою высокую адекватность при таксации лесов Пермского края (Основные положения..., 1977); одна из этих таблиц приведена в приложении.

Следовательно, если полнота яруса древостоя близка к 1.0, что здесь и наблюдается, то экологическая ниша первого яруса заполнена почти до предела. Но если при этом наличествует и много прогалин, то это подводит нас к мысли о том, что и в других сосняках, взятых в качестве стандарта полноты другими исследователями, прогалины также имели место и присутствовали как вполне обычное явление. Из этого следует, что окна и прогалины можно считать точно таким же *атрибутом насаждения*, как и биогруппы, о которых лесоводам давно известно (Ипатов, Тархова, 1975; Сеннов, 2005 и др.). Однако только в конце XX в. появились некоторые гипотезы, объясняющие причины их появления (Марченко, 1995), а также показан сложный биологический механизм их образования (Горячев, 1999).

4.2. Расстояние до ближнего соседа

Для анализа был выбран участок «Южный» с меньшим количеством подроста и подлеска, с несколько более сухими условиями и большей густотой.

Расстояние до первого ближнего соседа является наиболее простым способом оценки взаимодействия между деревьями. Для этого измеряют расстояния до соседей и выбирают самое короткое. У второго дерева в этой выбранной паре ближний сосед иногда располагался дальше, и тогда для него

использовали то же самое расстояние; в результате полученное расстояние учитывали один раз для двух деревьев, и они образовывали как бы автономную пару. Если у второго дерева сосед находился ближе, то тогда имели уже цепочку из трех деревьев и в ней два расстояния. При цепочке из четырех деревьев получали три расстояния и т.д., но более восьми деревьев в цепочках не встречалось. По этим причинам итоговое число расстояний оказалось меньше (280 шт.), чем общее число живых деревьев на участке (375 шт.).

Далее были сформированы три выборки расстояний:

1. Для возраста примерно 60 лет назад – между всеми ныне живыми и отпавшими деревьями, которые удалось опознать по следам сгнивших пней.
2. Между отпавшими деревьями (включая расстояния к живым особям).
3. Между ныне живыми деревьями (расстояния в настоящее время).

Поясним, что расстояния в выборке 1 характеризовали структуру древостоя 60 лет назад, а по выборке 3 можно будет выяснить, что произошло с деревьями к настоящему времени. Ветровальные деревья (29 шт.), вываленные 14 лет назад, также включали в выборку живых деревьев. За 100% приняли среднее расстояние 60-летней давности, которое составило 277 см (табл. 4.2).

Таблица 4.2. Расстояние от дерева до ближнего соседа 60 лет назад, а также между отпавшими и между ныне живыми деревьями в возрасте 184 года

Выборки расстояний	Статистики расстояния (в см)						%	Критерий различия, t
	n	x	±б	±m	min	max		
1. Между деревьями 60 лет назад, в возрасте 120 лет	472	277	118,0	5,4	23	745	100,0	0
2. Между отпавшими деревьями	192	221	92,2	6,7	23	712	80,0**	6,5
3. Между живыми деревьями в возрасте 184 года	280	315	118,6	7,1	84	745	114,0**	4,3

* Различие достоверно при $t_{0,99} = 2,7$.

Частоты расстояний показаны на диаграммах (рис 4.1–4.3).

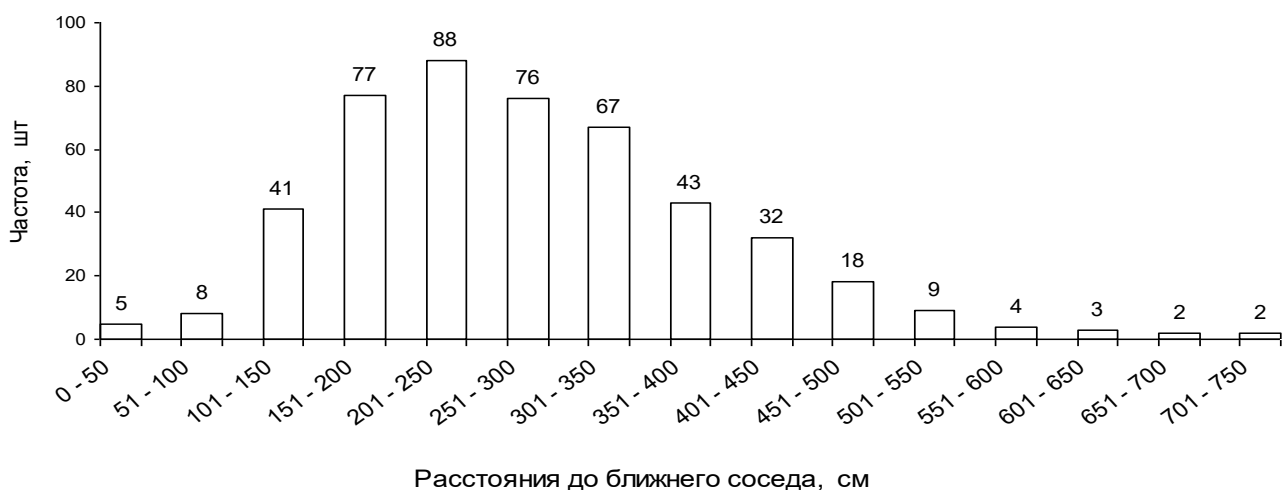


Рис. 4.1. Расстояния до ближнего соседа в возрасте примерно 120 лет (60 лет назад), определенные по ныне живым и отпавшим деревьям

Структура расстояний 60 лет назад была асимметрична и коротких расстояний было больше, а хвост распределения частот был растянут в сторону дальних расстояний. Больше всего (77.6%) деревьев отпадало на расстояниях 101–300 см. На близких расстояниях (до 100 см) погибли 5.2%, а на самых дальних (301–600 см) – 17.2% деревьев (рис. 3.2).

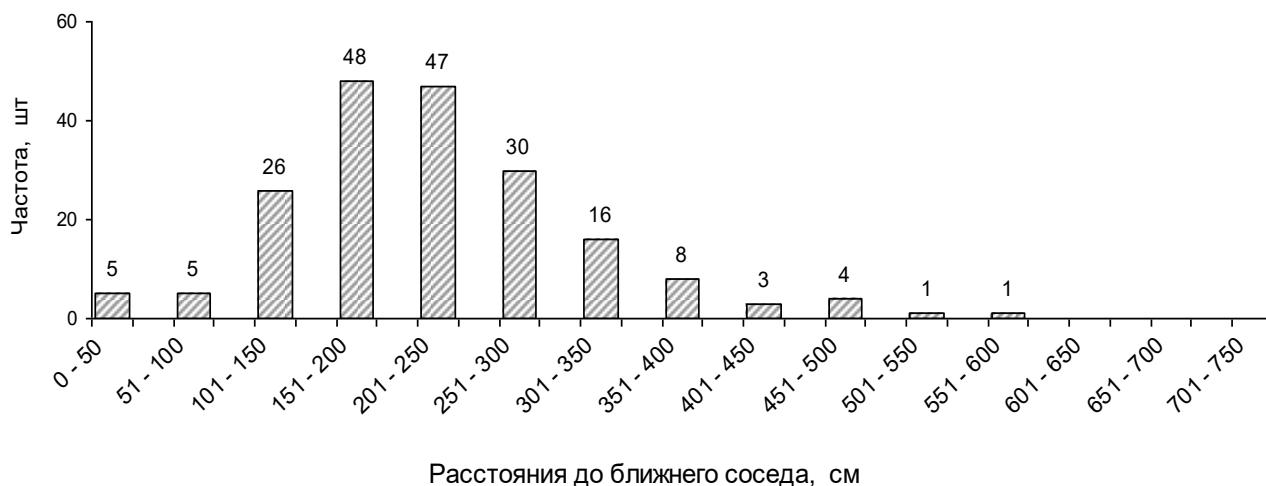


Рис. 4.2. Расстояния до ближнего соседа у отпавших деревьев

Среднее расстояние до ближнего соседа у отмирающих деревьев оказалось 221 см, что составило 80% к расстоянию между деревьями 60 лет назад. При сравнении с расстоянием между ныне живыми деревьями это расстояние меньше на 34% (см. табл. 4.2).

Ныне живые деревья растут на расстояниях от ближнего соседа в среднем 315 см, и в 82% случаев этот диапазон составляет 150–450 см. Частоты этих расстояний очень близки к частотам нормального распределения (рис. 4.3).



Рис. 4.3. Расстояния до ближнего соседа у живых деревьев в возрасте 184 года

Поэтому мы вправе взять для них пределы $x \pm 2\sigma$, что теоретически составит примерно 95% всех возможных значений этих ближних расстояний. По данным из табл. 4.1 эти расстояния будут в пределах: $315 \pm 2 \times 118.6 = 315 \pm 237.2$ см, что дает пределы 78–552 см, и они вполне соответствуют снижению частот до единичных значений. А правый хвост до расстояния 750 см соответствует пределу $x + 3.7\sigma$, что также теоретически возможно.

Вместе с тем, биологическая изменчивость, вообще говоря, не обязана подчиняться математическим формулам буквально, о чем свидетельствует отсутствие деревьев в левом хвосте распределения. Поэтому вполне может существовать некоторое «критическое» расстояние до ближнего соседа, на котором деревья отмирают к 184 годам безусловно. Такое расстояние есть, и оно занимает класс расстояний 0–50 см, где живых деревьев-соседей уже нет (см. рис. 4.3). В реальности живые деревья в возрасте 184 года встречались на расстояниях от 84 до 790 см.

Чаще всего лесоводы объясняют отпад деревьев на близких расстояниях усиленной конкуренцией; с этим доводом обычно соглашаются, так как он вполне соответствует парадигме. Но сила влияния этой конкуренции в количественном выражении (сила ее влияния как фактора) в таком суждении неизвестна. Обычно ограничиваются лишь перечислением факторов, влияющих на преимущество в конкуренции за ресурсы питания (микрорельеф, различия в почве и возрасте и т.д.), даже не пытаясь выяснить долю их влияния.

4.3. Влияние расстояния до ближнего соседа на диаметр дерева

Всего на участке у ныне живых деревьев между ближними соседями было измерено 244 расстояния. Далее у каждой пары деревьев на концах этих расстояний учитывали диаметры и рассчитывали его среднее значение. Предполагалось, что с увеличением расстояний средний диаметр *должен* увеличиваться. Для выяснения этого вопроса построили диаграмму (рис. 4.4).

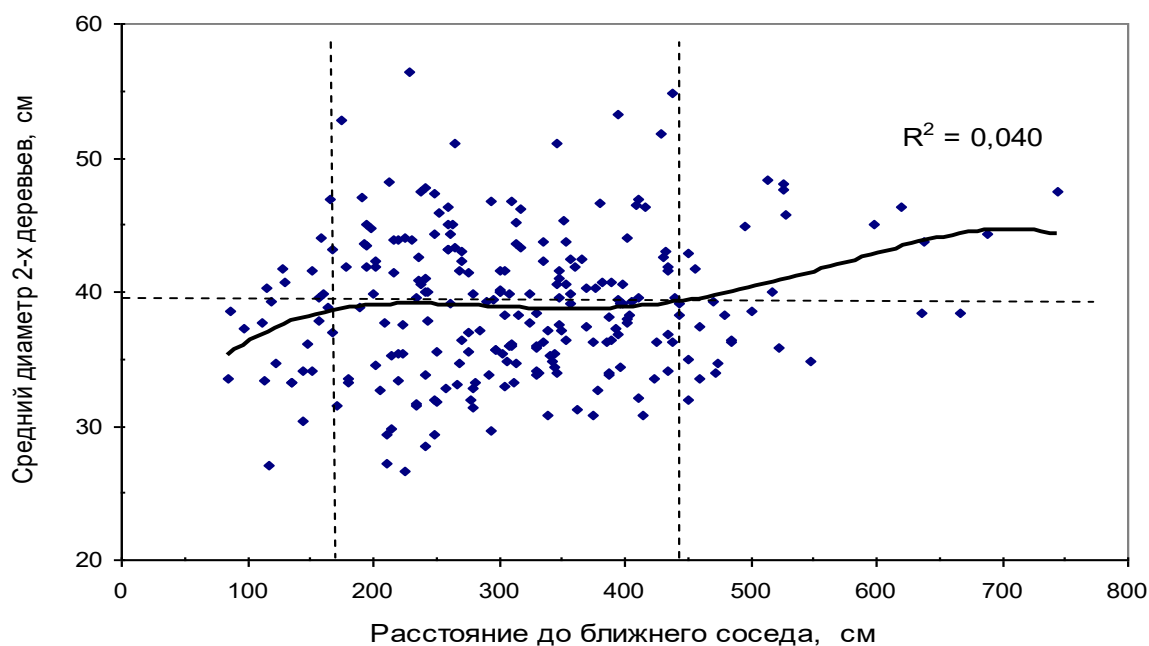


Рис. 4.4. Влияние расстояния до ближнего соседа на средний диаметр двух деревьев на концах этого расстояния (пояснения в тексте)

Оказалось, что расстояние до ближнего соседа очень слабо влияет на диаметр соседствующих деревьев ($r = 0.148 \pm 0.063$). Однако связь достоверна при $t_{\text{факт}} = 2.36 > t_{0.95} = 1.96$; при этом наибольший показатель аппроксимации ($R^2 = 0.04$) оказался у полинома 4-й степени. Он показывает, что расстояние до соседа влияет на средний диаметр пары деревьев-соседей всего лишь на 4%.

На этой диаграмме проведены три прерывистые линии. Горизонтальная обозначает средний диаметр деревьев в древостое, а вертикальная линия слева отсекает точки, где деревья начинают заметно снижать диаметр. Между первой и второй вертикальными линиями появляются 7 самых высоких значений среднего диаметра. В среднем же тренд идет здесь почти точно по среднему диаметру. Далее на расстояниях 500–700 см диаметры увеличиваются, но среди них нет самых крупных значений. По этой диаграмме можно определить некое оптимальное расстояние в 160–440 см, где формируются все самые крупные пары деревьев (см. рис. 4.4).

Сохраним эти оптимальные параметры также и на других графиках и посмотрим, какова будет картина для больших и малых деревьев на отдельных диаграммах, где дополнительно покажем еще одну горизонтальную линию, отделяющую деревья с диаметрами более 50 см; такой их размер близок к критериям выделения так называемых «плюсовых» деревьев (рис. 4.5, 4.6).

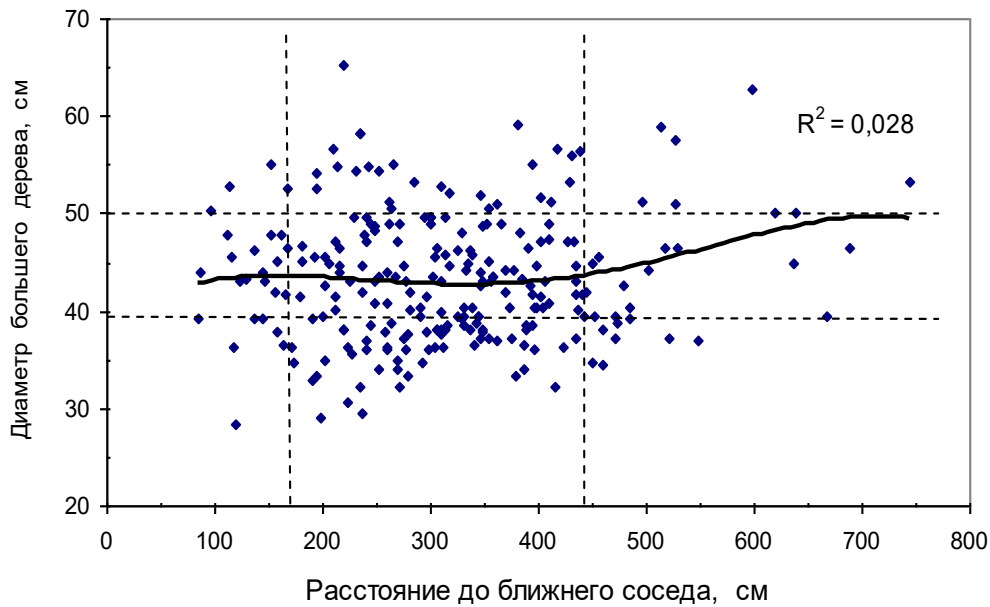


Рис. 4.5. Выборка крупных деревьев из пар деревьев-соседей и влияние на их диаметр расстояния до соседа

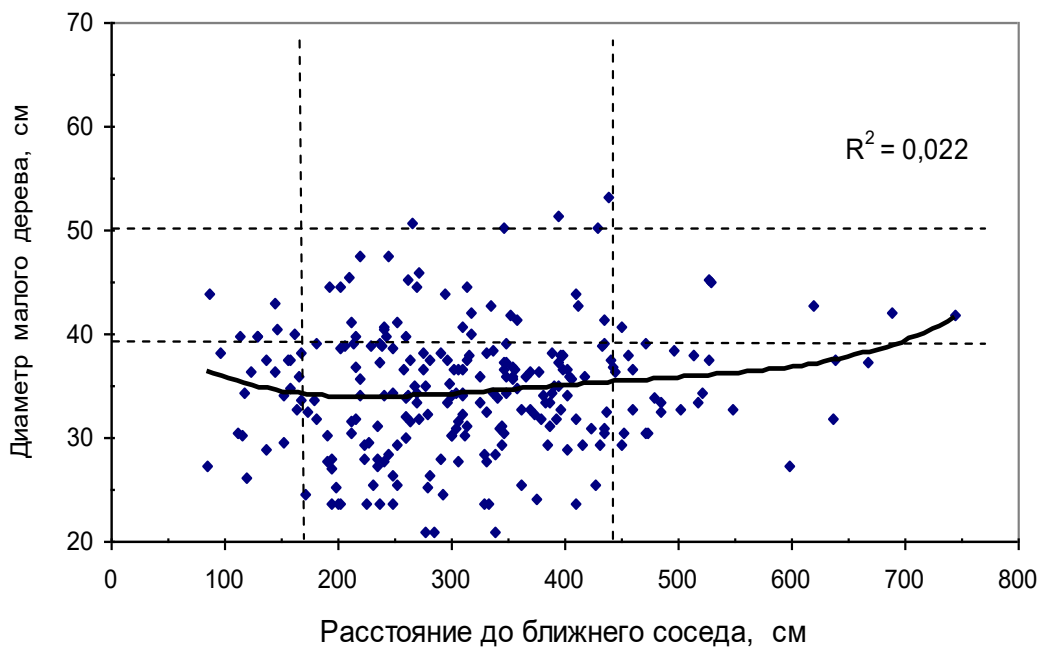


Рис. 4.6. Выборка малых деревьев из пар соседствующих деревьев и влияние на их диаметр расстояния до соседа

На диаметр большего дерева в паре расстояние влияло слабо, но достоверно ($r = 0.13 \pm 0.06$ при $t_{\text{факт}} = 2.05 > t_{0.95} = 1.96$), однако для малого дерева корреляция была достоверна только на пониженном уровне ($r = 0.12 \pm 0.06$ при $t_{\text{факт}} = 1.92 > t_{0.90} = 1.72$). Аппроксимация для этих трендов оказалась ниже (0.022–0.028), т. е. сила влияния расстояния до ближнего соседа на диаметр отдельного дерева составила всего лишь 2.2–2.8%.

Полученные связи отражают влияние фактора расстояния в целом. Далее его можно разделить на три градации: до 160, 161–440 и 450 см и более, которые как раз и были отделены на рисунках вертикальными линиями. При таком разделении для малых деревьев наиболее благоприятна средняя градация, где встретились все «плюсовые» деревья, тогда как в выборке из крупных деревьев они встречались во всех градациях примерно с равной частотой (14–18%). Поэтому причиной появления в средней градации наибольших средних диаметров (см. рис. 4.4) оказалось наличие «малых» деревьев в паре, имеющих крупные размеры. Это еще раз говорит в пользу выделения расстояния 161–440 см в качестве оптимального.

Следующей целью была проверка предположения о том, что чем ближе расстояние между деревьями, тем сильнее деревья *должны* различаться размерами. Такая формулировка вполне отвечает идеологеме «борьбы за существование», которая должна усиливаться при сокращении расстояния. Однако это оказалось не так, и расстояния между соседями совершенно не коррелировали с их различиями по диаметрам. Причем на расстояниях более 150 см встречались самые большие различия в диаметрах (рис. 4.7).

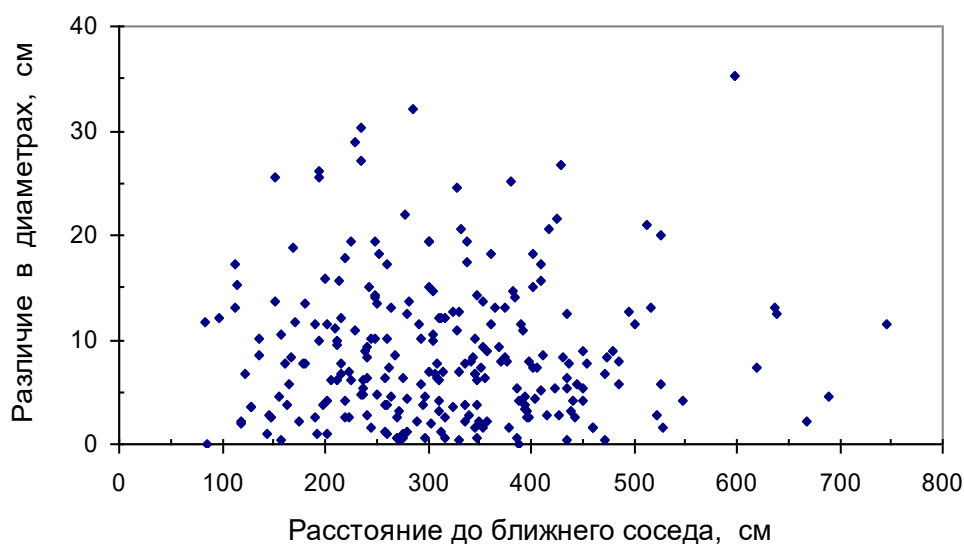


Рис. 4.7. Расстояние до ближнего соседа и различие в диаметрах соседствующих деревьев

При обсуждении полученных результатов их можно сравнить с данными специальных опытов в лесных культурах, описанных в книге коллектива авторов под редакцией И. В. Шутова «Плантационное лесоводство» (2007). В ней говорится о том, что «многие лесоводы воспринимают как аксиому предположение о том, что лучше всего размещать деревья в культурах как можно равномернее, например, по углам квадратов и даже по углам равносторонних треугольников» (Плантационное..., с. 127).

Далее в этой книге были показаны итоги изучения опытных культур сосны в возрасте 35 лет, созданных по схемам 2.2×2.2 м; 5.0×1.0 м; 1.5×1.5 м и 2.0×1.1 м. Сравнение этих культур, различающихся разным индексом равномерности, но созданных с одинаковой густотой, показало, что средние размеры деревьев-лидеров, к которым относили 500 и 1000 самых крупных деревьев на 1 га, различались недостоверно. То есть сокращение расстояния до ближнего соседа с 2.2 до 1.0 м или в 2.2 раза, никак не повлияло на размеры крупных деревьев в возрасте 35 лет, которые являются основными носителями древесного запаса (Плантационное..., с. 133–137).

Этот опыт с плантационными культурами подтверждает наши данные о том, что крупные деревья даже при наличии деревьев-соседей на расстояниях 1.0–1.5 м, т.е. при нахождении в плотных биогруппах, совершенно не снижают своих размеров. Поэтому при рубках ухода за лесом даже при таких малых

расстояниях между развитыми деревьями считать, что они «мешают» друг другу, представляется совершенно бездоказательным утверждением.

Таким образом, оценка структуры 184-летнего древостоя сосны по методу расстояния до ближнего соседа показала, что это расстояние влияет на размер дерева с силой всего лишь 2.2–2.8%. Этот экспериментальный факт свидетельствует о том, что размеры соседствующих деревьев в спелом древостое определяются на 97% иными факторами.

4.4. Коррелируют ли диаметры деревьев-соседей?

Этот вопрос можно поставить и по-другому: влияет ли размер одного из соседствующих деревьев на размер другого дерева? Если размер второго дерева снижается при увеличении размера первого, то это будут конкурентные отношения с подавлением роста второго дерева (отрицательная корреляция). Однако если второе дерево точно так же увеличивает свои размеры при увеличении размеров первого дерева, то это будут уже отношения партнерства, но никак не конкуренции в обычном ее понимании, когда один из партнеров рано или поздно начинает доминировать, а второй снижает свои размеры.

Это упрощенное понимание, но оно позволяет прояснить вопрос о том, в чем же, собственно, проявляется давление конкуренции, можно ли измерить его конечный результат на деревьях за 184-летний период их роста, и чем заканчивается «борьба» за существование между соседствующими деревьями.

Напомним, что расстояние между ближними соседствующими деревьями колебалось от 84 до 790 см и для разбиения размаха этого расстояния на градации было взято расстояние в $\frac{1}{2}$ от теоретически среднего расстояния между деревьями, равного 5.47 м. Последнее получили из средней площади питания одного дерева в древостое как сторону квадрата для этой площади, равной $10000/334 = 29.93 \text{ м}^2$, где 334 – густота древостоя, шт. деревьев на 1 га. Половина ($\frac{1}{2}$ часть) от полученного расстояния в 5.47 м с округлением составит 2.70 м, и это расстояние было принято как ограничивающее деревьев-соседей, которых мы отнесли к «био группам», т.е. к категории с наиболее сильным взаимодействием деревьев. В свою очередь био группы поделили на две части: с расстоянием 84–170 см (плотные био группы) и 171–270 см (обычные био группы). Затем оставшийся промежуток (271–790 см) разделили еще на три

интервала: 271–350 см, 351–450 см и 451–790 см с расчетом, чтобы в первых двух из них оказались выборки, примерно одинаковые по объему с выборкой для градации «обычные био группы».

Деревья-соседи соединяли на карте линиями, после чего получали цепочки взаимодействующих деревьев, которые обозначали отдельно по каждой градации расстояний в виде слоев карты в программе ArcGIS (шейп-файлов). Всего на пробной площади было измерено 479 расстояний между ближними соседями. Территория с цепочками взаимодействующих деревьев-соседей для первых трех градаций расстояний, для био групп и для градации 271–350 см показана ниже, где у каждого дерева находился свой ближний сосед, и многие деревья выступали в этом качестве 2, и даже 3-4 раза. Например, в правом верхнем углу рисунка есть скопление из 8 деревьев, где было получено 7 искомым расстояний до ближнего соседа (рис. 4.8).

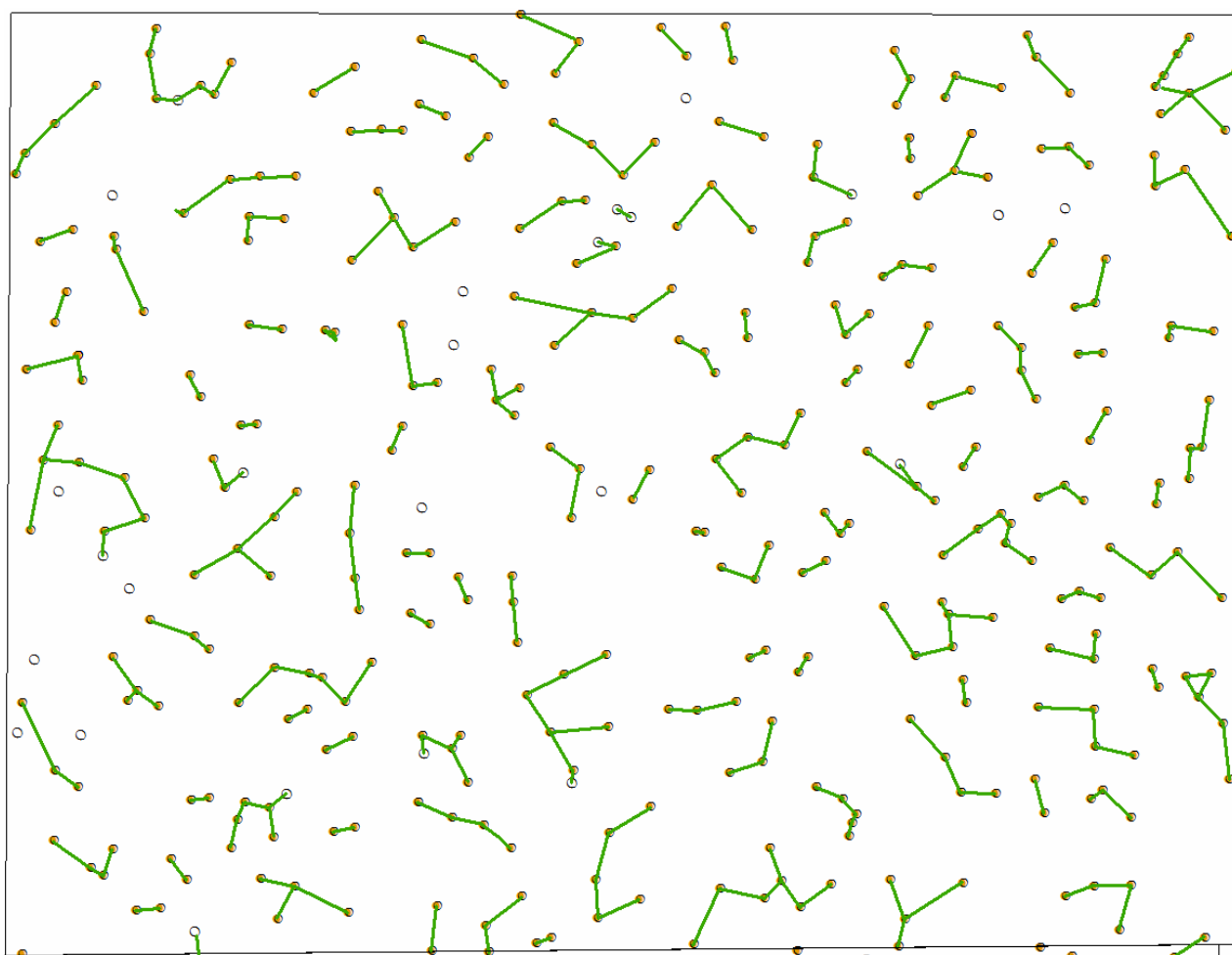


Рис. 4.8. Ближние соседствующие деревья на расстояниях 84–350 см на площади 1.11 га, участок «Северный»; пустые овалы – деревья, вываленные ветром 14 лет назад

По этому участку глазомерно можно установить, что равномерно размещены отнюдь не деревья, а их кластеры, т.е. скопления деревьев-соседей, и они, по-видимому, могут быть даже некими единицами структуры древостоя! Но как ее выразить языком математики, пока совершенно неясно.

Среднее расстояние до ближнего соседа по всему массиву составило 332 ± 6 см при вариации 38.2 %, минимуме 84 см и максимуме 790 см. На участке «Северный» соседи располагались в среднем на расстоянии в 350 см друг от друга, а на участке «Южный» – в 315 см.

Корреляции в парах деревьев-соседей рассчитывали после ранжирования диаметров в парах, т.е. на первое место в паре ставили дерево с большим, а на второе – с малым диаметром. Получили следующие данные (табл. 4.3).

Таблица 4.3. Соседствующие деревья и корреляция (r) диаметра крупного дерева с его малым соседом

Расстояние между соседями, см	Участок "Южный"			Участок "Северный"			Оба участка		
	п, шт.	r	ошибка r	п, шт.	r	ошибка r	п, шт.	r	ошибка r
84 - 170	27	0,31*	0,17	24	0,67	0,11	51	0,48	0,11
171 - 270	67	0,53	0,09	45	0,55	0,10	112	0,54	0,07
271 - 350	65	0,26	0,12	56	0,67	0,07	121	0,45	0,07
351 - 450	57	0,46	0,10	57	0,54	0,09	114	0,50	0,07
451-790	28	0,34	0,17	53	0,23*	0,13	81	0,27	0,10
Общее	244	0,429	0,052	235	0,509	0,048	479	0,463	0,036
В том числе для 84-450 см	216	0,441	0,055	182	0,589	0,048	398	0,520	0,037

0,31* корреляция недостоверна.

Рассмотрим полученные коэффициенты корреляции по участкам.

На участке «Южный» на расстоянии между деревьями 84–790 см корреляция составила 0.509, а на участке «Северный» – 0.429, однако различия

оказались недостоверными ($t_{\text{факт.}} = 1.12 < t_{0,90} = 1.66$). В то же время в совокупной выборке для всего массива в целом в диапазоне расстояний 84–450 см его значение удерживалось практически на одном уровне 0.51–0.54, чего нельзя сказать о выборках по участкам, где корреляции диаметров достоверно различались в двух выборках: в градации расстояний 84–170 и 271–350 см; в остальных случаях они оказались близкими (рис. 4.9).

Синхронное падение коэффициентов корреляции между диаметрами соседствующих особей свидетельствует о снижении их взаимовлияния, которое началось при расстоянии, превышающем 450 см. Это во многом согласуется с результатами работ В.Н. Шанина (2015) о дальности распространения корней деревьев.

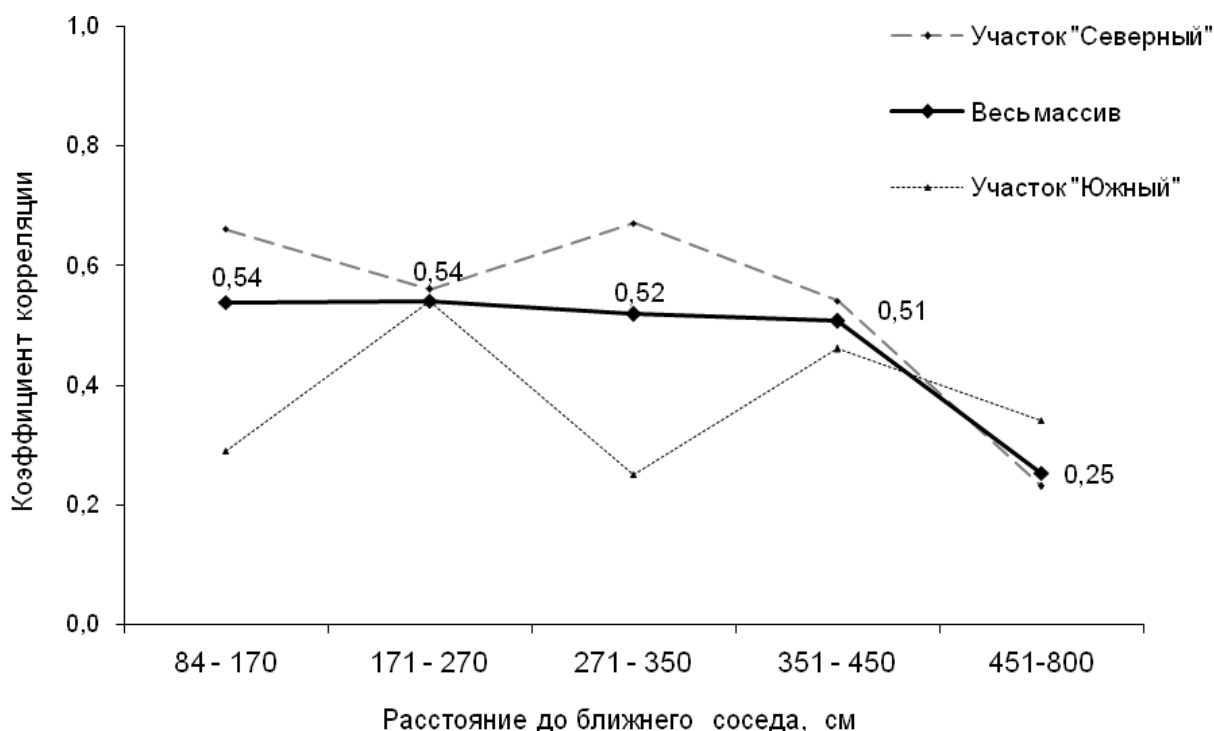


Рис. 4.9. Корреляции между диаметрами крупного и малого дерева у соседствующих деревьев

Напомним, что участок «Южный» имеет несколько большую сухость почвы и густоту, которые могли, как можно предполагать, ослабить корреляцию между диаметрами соседей. Уверенно же утверждать это мы пока

не можем, однако факты – вещь упрямая, и их надо как-то объяснять (или давать варианты объяснения).

Подобных сведений в литературе нет, и наши данные по корреляциям диаметров в парах соседствующих деревьев являются пока единственными и рассматриваются, по-видимому, вообще впервые. Во всяком случае, подобного анализа конкурентных отношений в отечественной литературе мы не встретили, хотя имеются уникальные исследования по структуре древостоев, проведенные на Урале (Нагимов, 2000; Усольцев, 2013) и в Поволжье (Демаков, Сафин, Нехаев, 2011; Демаков, 2018), а также целый ряд работ, так или иначе затрагивающих конкуренцию и влияние густоты микроценозов на рост деревьев (Assmann, 1961; Поляков, 1973; Кайрюкшис, Юодвалькис, 1976; Тябера, 1980; Бузыкин и др., 1983).

4.5. Корреляция диаметров деревьев как свидетельство отношений партнерства

Так как изучаемые корреляции пар деревьев-соседей на участках «Южный» и «Северный» различаются не очень сильно, то их можно объединить. Связь диаметров соседствующих деревьев при разном расстоянии между ними показывают следующие диаграммы (рис. 4.10).

Здесь значения аппроксимаций линейных связей (R^2) в градациях расстояний от 84 до 450 см колебались в довольно узких пределах: от 0.256 до 0.292 – и в среднем составило $R^2 = 0.276$. Эту величину можно использовать для оценки силы влияния соседствующих деревьев на расстоянии 84–450 см. Далее этого расстояния «сила влияния» соседей ослабевает до $R^2 = 0.063$.

«Силу влияния» большего дерева в паре на малое можно узнать также по коэффициенту детерминации, который рассчитывают через квадрат корреляции (r^2). На общем соседствующем расстоянии между деревьями 84–450 см искомая корреляция $r = 0.520$, откуда $r^2 = (0.52)^2 = 0.27$, что практически совпадает с ее средней оценкой по $R^2 = 0.276$.

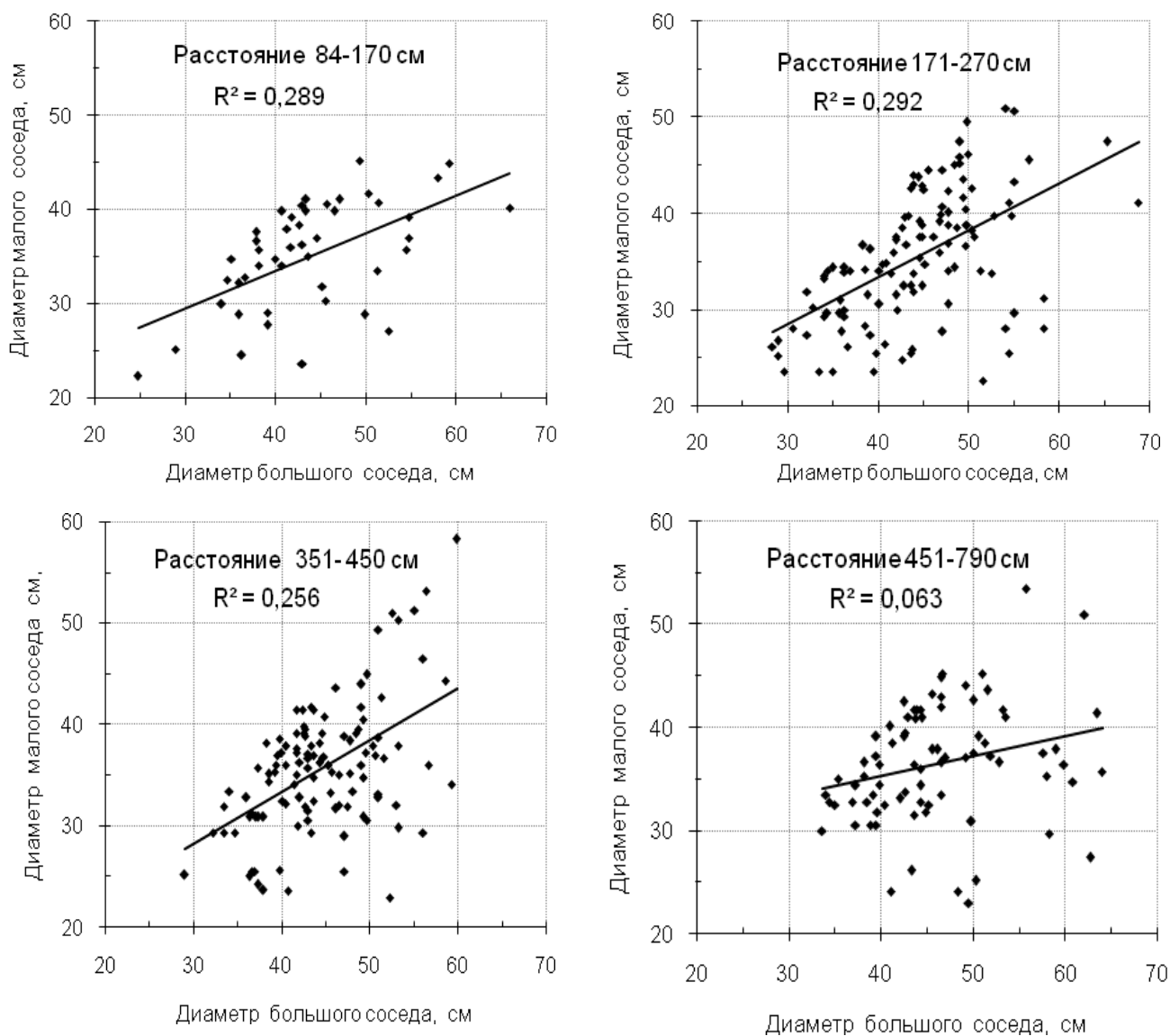


Рис. 4.10. Связь между диаметрами соседствующих деревьев при расстоянии между ними от 84 до 790 см

Слова «сила влияния» взяты в кавычки здесь не случайно. Дело в том, что на размеры обоих деревьев одновременно влияет, скорее всего, некий другой и пока неизвестный абиотический фактор (фактор места), и именно он приводит к согласованному увеличению или уменьшению размеров деревьев. Корреляция лишь фиксирует, что между диаметрами есть линейная связь, а коэффициент R^2 показывает долю их взаимной обусловленности или, проще, «силу влияния» диаметра одного дерева на диаметр другого. Заметим, что выражение «сила влияния» упрощает это сложное явление и описывает только то, что видно на графике (мы будем употреблять это выражение для краткости); в реальности же имеют место и взаимное влияние, и влияние пока неучтенных

факторов. Уровень этой связи между диаметрами при $R^2 = 0.276$ с корреляцией $r = 0.52$ внушает оптимизм, хотя и непонятны причины, почему они коррелируют и почему вообще это происходит. Мы не замечали вблизи пар соседствующих деревьев явных признаков богатой или бедной почвы, ориентируясь на напочвенный покров, а также микроповышений и понижений, которые могли хотя бы частично объяснить такую взаимосвязь. Возможно, в тех местах, где диаметры деревьев сопряжены особенно сильно, причина будет в литологии и других локальных геологических особенностях территории, скрытых под песчаными наносами террасы р. Камы, мощность которых достигает в нашем случае 10–15 м. Но это будет всего лишь одно из возможных объяснений.

После 450 см теснота связи между размерами деревьев резко ослабевает, но полностью не исчезает и остается достоверной при аппроксимации $R^2 = 0.063$ (см. рис. 4.10) и корреляции 0.27 (см. табл. 4.3), что говорит о продолжающемся взаимном влиянии диаметров с силой в 6.3 %. Конечно, влияние в 4.4 раза слабее в сравнении с влиянием на более близком расстоянии, но оно есть, и пока совершенно не ясны факторы, вызывающие такое сопряжение диаметров деревьев-соседей. Можно только предполагать, какие это факторы. Но еще важнее определить их количественные характеристики, иными словами, силу влияния этих факторов в конкретном микроценозе, используя для этого независимые переменные величины в виде расстояний до соседей и простые полигоны питания, применение которых мы опишем в следующей главе.

В работе Ю.П. Демакова с соавторами (Демаков и др., 2013) были обозначены три основные причины появления неоднородностей в структуре ценоза, а одна из них (биогеоактивные зоны) впервые была предложена еще в 1973 г. (по: Марченко, 1995). Исследования в этом направлении, продолжавшиеся более 20 лет, позволили автору выдвинуть восемь (!) новых направлений исследований по изучению взаимоотношений между деревьями. Все они оказались весьма необычны и настолько выбивались из принятых в лесоведении норм, что до сих пор никто еще не отважился ими воспользоваться. Вполне возможно, что «просвечивание» глубинных слоев

почвы с помощью современных георадаров позволит найти этот фактор в литологии и приблизить нас к разгадке причин столь разной продуктивности микроценозов в кажущихся однородными условиях. Возможно, в этом помогут и новейшие способы радиотомографии (Доржиев и др., 2016), а также исследования геодинамических активных зон (Рогозин, 2016а).

Таким образом, обнаруженные корреляции диаметров деревьев-соседей весьма необычны и требуют каких-то объяснений, причем не просто предположений о сходстве или различии микроусловий, об одном возрасте соседей, об одинаковых условиях увлажнения, о разной литологии мест, где растут пары деревьев и т.д., а подтверждаемых измерениями.

Как-то измерить эти факторы трудно и пока можно лишь констатировать следующее. Наряду с конкуренцией в спелых древостоях сосны существует явление, которое можно назвать «партнерством» соседствующих деревьев. Оно подтверждается корреляциями среднего уровня и взаимной обусловленностью их диаметров в 27.6%. Вместе с тем согласованное снижение и повышение диаметров деревьев-соседей может быть вызвано также «фактором места», т.е. благоприятными или неблагоприятными местами на территории биотопа размером примерно до 4.5 м, природа которых пока остается неизвестной.

Как видим, результаты наших исследований структуры соснового леса в аспекте партнерства деревьев не столько дают ответы, сколько рождают новые вопросы для исследований.

4.6. Партнерство деревьев в парных био группах

Для чистоты опыта с парным взаимодействием деревьев и вычленения действительно только двух деревьев-соседей далее были выделены только те био группы, которые состояли исключительно из двух деревьев, когда рядом находились другие деревья на значительно более дальних расстояниях, чем в био группе. Результаты сопоставления диаметров в этих парах деревьев показаны ниже с обозначением линий тренда для полиномов 3-й степени и показателей их аппроксимации (рис. 4.11).

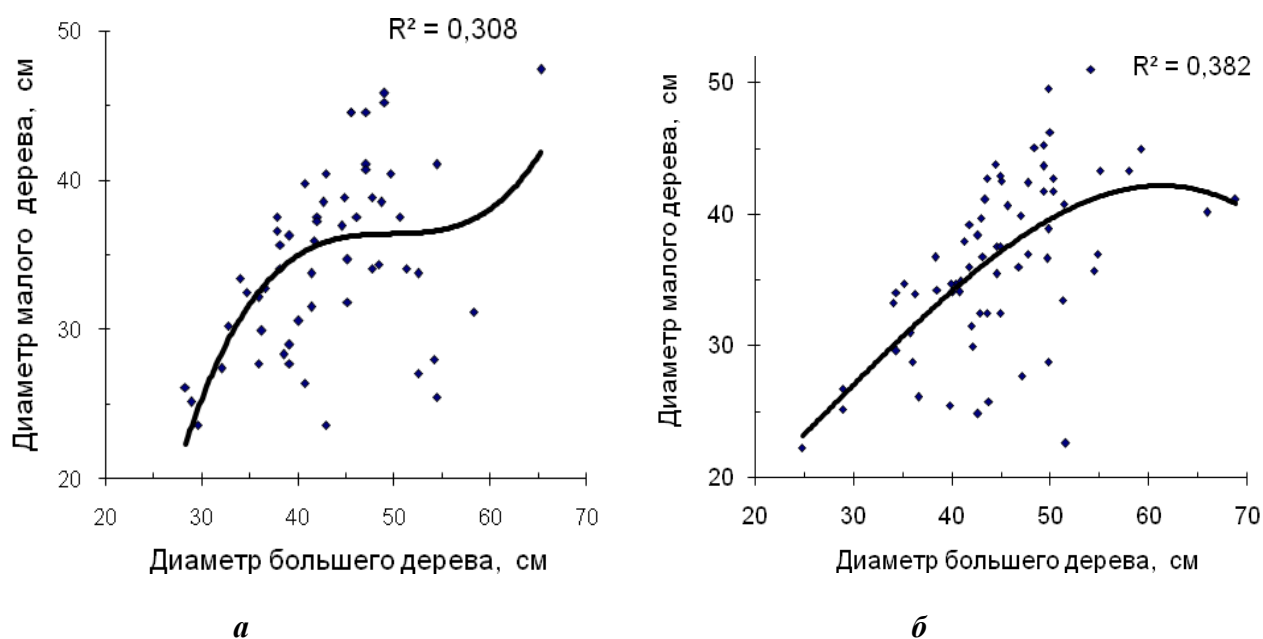


Рис. 4.11. Связь между диаметрами сосны в био группах, состоящих из двух деревьев: *а* – участок «Южный»; *б* – участок «Северный»

На участке «Южный» оказалось, что диаметры деревьев в таких био группах связаны между собой корреляцией $r = 0.465$. Если же связь показать как полином 3-й степени, то ее аппроксимацией ($R^2=0.308$) на рис. 4.11 можно объяснять 30.8% взаимной детерминации диаметров. Однако своеобразие тренда с плавными перегибами не стоит переоценивать – тренд сильно меняется при очистке выборки. Так, если убрать 5 точек (9%), образующих что-то похожее на кластер внизу справа (см. рис. 4.11-а), то связь повышается до среднего уровня при $r = 0.73$, а ее аппроксимация сразу возрастает до $R^2 = 0.554$.

На участке «Северный» (см. рис. 4.11-б) корреляция диаметров оказалась выше и была равна $r = 0.580$ при среднем значении $R^2 = 0.382$ по полиному 3-й степени. При очистке выборки от четырех уклоняющихся значений (5.8% от объема выборки) корреляция также возростала до среднего уровня, при $r = 0.70$ и $R^2 = 0.494$. Такого рода очистку выборок иногда применяют для усиления связей и получения более выравненных данных. При связях среднего уровня в таксации рассчитывают весьма важные показатели, например, известное определение высоты древостоя по трем средним деревьям.

Поэтому рассмотрим полученные связи подробнее, тем более что явление взаимной детерминации диаметров в биогруппах обнаружено впервые. Приведем перечень деревьев с сортировкой по возрастанию диаметров по графе крупного дерева, без всякой очистки выборки от уклоняющихся значений, с указанием расстояний между деревьями (табл. 4.3).

Таблица 4.3. Биогруппы на участке «Южный» с сортировкой графы диаметров более крупных деревьев в паре по возрастанию

Номер пары	Диаметр		Расстояние, см		Номер пары	Диаметр		Расстояние, см		Номер пары	Диаметр		Расстояние, см
	max, см	min, см				max, см	min, см				max, см	min, см	
1	28,3	26,1	211		21	40,8	39,8	115		41	47,8	38,8	265
2	29,0	25,2	118		22	40,8	26,4	181		42	47,8	34,1	236
3	29,6	23,6	226		23	41,4	33,7	223		43	48,4	34,4	216
4	32,2	27,4	214		24	41,4	31,5	271		44	48,7	38,5	193
5	32,8	30,2	171		25	41,7	36,0	164		45	49,0	45,2	191
6	34,1	33,4	241		26	42,0	37,2	234		46	49,0	45,8	237
7	34,7	32,5	84		27	42,0	37,6	200		47	49,7	40,4	260
8	36,0	32,2	152		28	42,7	38,5	238		48	50,6	37,6	225
9	36,0	27,7	251		29	43,0	40,4	128		49	51,3	34,1	236
10	36,3	29,9	267		30	43,0	23,6	136		50	52,5	27,1	161
11	36,6	32,8	123		31	44,6	36,9	129		51	52,5	33,7	259
12	37,9	37,6	112		32	44,9	38,8	202		52	54,1	28,0	241
13	37,9	36,6	97		33	45,2	34,7	241		53	54,4	41,1	242
14	38,2	35,7	167		34	45,2	31,8	86		54	54,4	25,5	244
15	38,2	34,1	147		35	45,5	44,6	263		55	58,3	31,2	198
16	38,5	28,3	220		36	45,5	44,6	194		56	65,3	47,4	229
17	39,2	29,0	144		37	46,2	37,6	179					
18	39,2	27,7	113		38	47,1	44,6	252		<i>n</i>	56	56	56
19	39,2	36,3	209		39	47,1	40,8	216		<i>x</i>	43,5	35,0	193
20	40,1	30,6	223		40	47,1	41,1	158		$\pm b$	7,25	6,00	52,8

Представленные выше на рис 4.11 корреляции обычны при анализе двух каких-либо связанных величин, но для некоторых читателей такая интерпретация связи в парах деревьев может быть не совсем понятна. Поэтому сделаем столбчатую диаграмму и покажем пары деревьев рядом, расположив их в том же порядке, что и в таблице, т.е. по возрастанию диаметра у более

крупного дерева. Оказалось, что малые партнеры ощутимо увеличивают свои диаметры по мере увеличения диаметра их крупного соседа, и в 12 случаях (21%) они вырастают даже крупнее среднего диаметра (рис. 4.12).

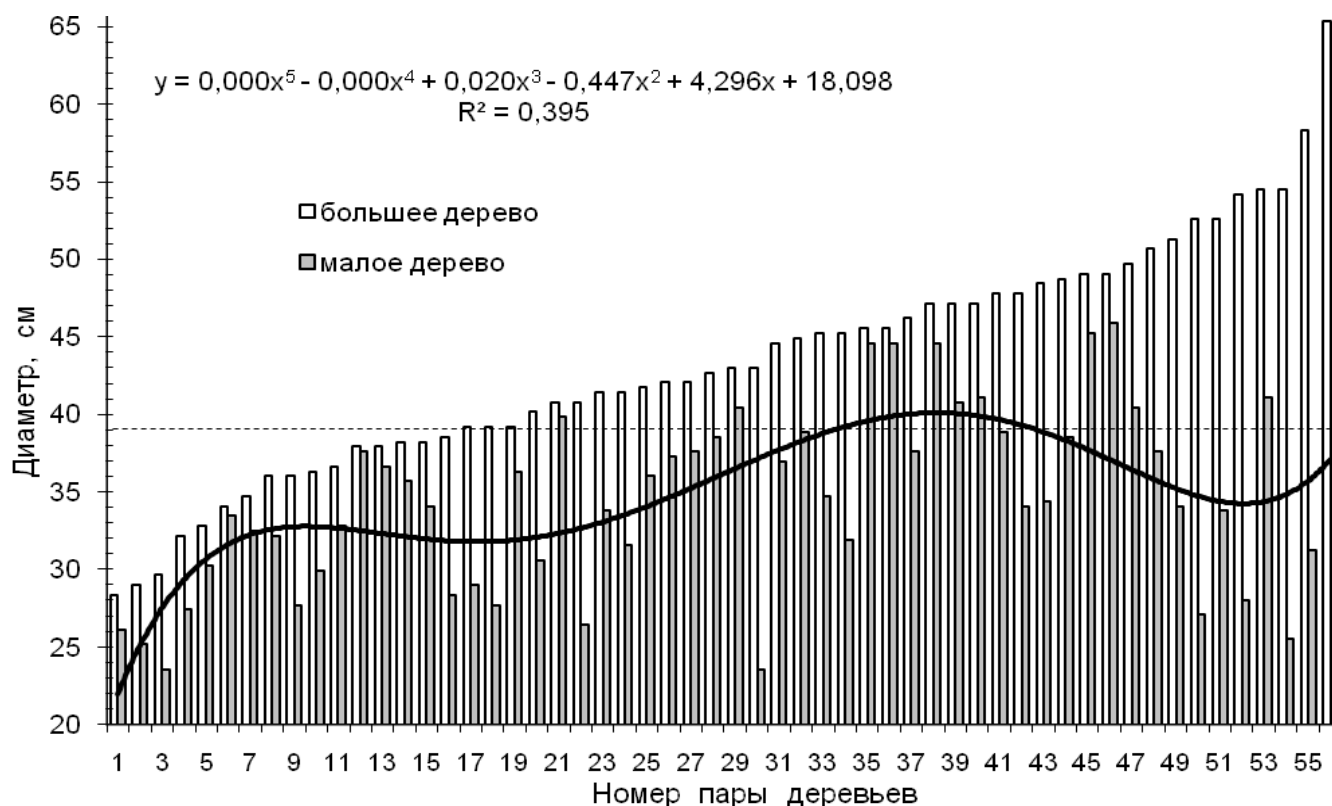


Рис. 4.12. Диаметры деревьев в 56 биогруппах из двух особей, участок «Южный»: прерывистая линия – средний диаметр древостоя

Похожая картина наблюдается и на участке «Северный», где связь между диаметрами оказалась несколько выше ($r = 0.58$ против $r = 0.465$ на участке «Южный»). Линия тренда для малых деревьев здесь поднимается с лучшим соответствием к диаметрам их крупных партнеров. Среди малых деревьев здесь уже 25% оказались с размерами выше среднего (рис. 4.13).

Оценивая информативность представленных диаграмм, отмечаем, что последние две отражают динамику размеров деревьев в более привычной форме, а также дают представление о колебаниях диаметров у малых деревьев. В то же время первые две точечные диаграммы (см. рис. 4.11) показывают картину рассеивания точек от линии тренда и возможную форму связи; на них хорошо видны сильно отклоняющиеся от линии тренда точки и их кластеры, которые на столбчатых диаграммах совершенно не проявляют себя.

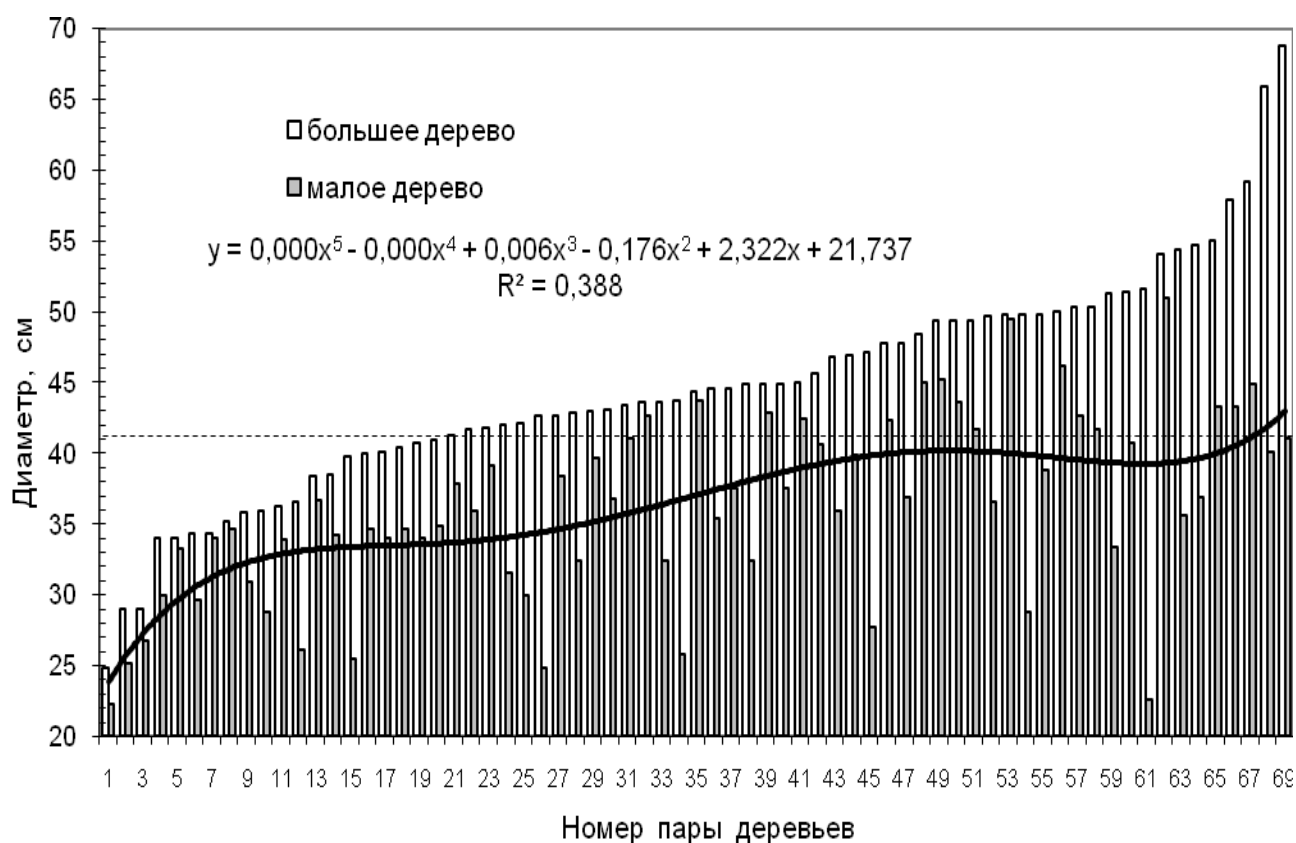


Рис. 4.13. Диаметры деревьев в 69 био­группах на участке «Северный»: прерывистая линия – средний диаметр древостоя

Как первые, так и вторые типы диаграмм раскрывают разные стороны явления взаимной детерминации размеров деревьев в био­группах, которое для сосны обыкновенной обнаружено впервые и поэтому столь детально было описано здесь разными методами.

4.7. Экологические ниши для деревьев древостоя

Обсуждение полученных результатов

Прежде всего, возникает вопрос, почему на равенство средних размеров деревьев в био­группах и в древостое не обращали столь пристального внимания ранее, хотя было уже достаточно много исследований по структуре древостоев.

Видимо, такой вопрос просто ни у кого не возникал, а исследователь, находясь в плену идеологии конкуренции, с самого начала был убежден, что при повышении густоты как всего фитоценоза, так и в его частях (в куртинах, био­группах) растения *должны снизить* свои размеры. Можно вспомнить, в этой связи, правило рубок ухода, бытующее среди лесников: «растут два дерева рядом – убери одно». Официально это правило не декларировали, но оно

неизбежно следовало из рекомендации регулировать густоту в местах плотного стояния деревьев.

Наш взгляд иногда замечает снижение диаметра у обоих деревьев в плотных биогруппах. Вероятно, ощущение, что одно из деревьев «мешает» другому, как раз и появилось у лесоводов, тонко подметивших это уменьшение там, где расстояние между деревьями оказывалось менее 150 см, что хорошо было видно на диаграмме (см. рис. 4.4). Это наблюдение вполне импонировало идее «борьбы за существование» Ч. Дарвина и превратилось далее в убеждение, отвечающее ожиданиям выгоды от вырубki одного из таких «мешающих» друг другу деревьев, а далее и в негласный постулат для рубок ухода, уже не нуждающийся в доказательствах (деление деревьев на три категории – перспективные, вспомогательные и подлежащие удалению).

Однако отсутствие влияния на размер деревьев-лидеров близких расстояний до их соседей в культурах одинаковой густоты, но с разным индексом равномерности было отмечено в литературных источниках, о которых мы уже упоминали. Напомним, что сокращение шага посадки в ряду с 2.2 до 1.0 м, т.е. в 2.2 раза, достоверно не повлияло на размер 500 и 1000 крупных деревьев на 1 га в возрасте 35 лет (Плантационное..., 2007, с. 133–137).

Но самая большая загадка – это сопряжение диаметров деревьев в биогруппах, а также среди ближних соседей. Что оно означает? Например, это может свидетельствовать о том, что условия для развития обоих деревьев близки, так как при малых расстояниях увеличивается вероятность их попадания в сходные условия. Перечислим эти сходные условия: одинаковый возраст деревьев, одинаковые особенности почвы и литологии глубоких горизонтов или, быть может, подпитка энергией Земли в тех местах, где растет биогруппа.

Если условия плохие, то оба дерева синхронно снижают свои размеры, а если хорошие, то увеличивают. Но явных признаков богатой почвы по растениям-индикаторам в местах с крупными деревьями или бедной почвы у мелких пар деревьев мы не нашли. Не находили таких отличий и другие лесоводы и селекционеры, в частности, при выделении плюсовых деревьев. По крайней мере, если бы они были, то рано или поздно их бы заметили.

Еще одним непонятным явлением оказывается отсутствие влияния малого расстояния между деревьями в биогруппах на их средний диаметр, что имеет место на участке «Южный», в отличие от участка «Северный», где это влияние достигает 8.0% при $r = 0.29$. Отличие может быть случайным, и если

так считать, то не возникает стремления к поиску иных факторов. Но возможно и иное объяснение.

Дело в том, что каждая популяция состоит из двух *популяций-изомеров* (Голиков, 2011), т.е. левых и правых форм деревьев. Они имеют доказанные генетические различия и противоположную адаптацию: левые предпочитают прямой свет и слабую конкуренцию, а правые – рассеянный свет (более тенелюбивы) и толерантны к конкуренции. Кроме того, левые лучше растут в сухих условиях, а правые – во влажных. В оптимальных условиях их частота одинакова, но если древостой становится густым, то начинают доминировать правые, а если он более редкий – левые формы. И формы эти доминируют почти всегда, когда густота соответствует их предпочтениям, причем даже в несвойственных условиях по влажности. Их частота выступает как отлаженный эволюционный механизм гомеостаза популяции при изменении ее густоты (Голиков, Жигунов, 2012).

Вероятно, именно этот механизм, скорее всего, и приводит к тому, что в чуть более сухих условиях на участке «Южный» правым формам все же приходится преобладать в биогруппах из-за более высокой конкуренции, которую они переносят лучше, чем левые формы. В оптимальных условиях увлажнения на участке «Северный» правые формы чувствуют себя лучше и снижения диаметров у них в плотных биогруппах уже не произошло.

Дополняет этот результат изучение группы специально выделенных деревьев, имеющих *дальних соседей*, у которых происходило повышение их среднего диаметра на 8.0% в лучших условиях увлажнения этого северного участка, тогда как в более сухих условиях участка «Южный» они повышали диаметры не достоверно и всего лишь на 3.7%.

Концепция экологической ниши для деревьев древостоя

Взаимодействие деревьев может быть рассмотрено и в совершенно иной плоскости – в концепции *экологической ниши*, которую деревья занимают и делят между собой десятилетиями. Следует рассмотреть таблицу с показателями размеров деревьев в биогруппах и в контроле, которая была составлена в результате их анализа на участке «Южный», где сформировали выборку из 56 биогрупп, состоящих из двух деревьев, а также контроль из такого же числа соседних пар деревьев, образованных вначале одним, а затем вторым деревом биогруппы с окружающими деревьями (табл. 4.4).

Таблица 4.4. Показатели деревьев в биогруппах и в контроле

Показатель	Статистики					
	n	x	$\pm m$	CV, %	min	max
	Биогруппы из двух деревьев					
Диаметр, см	112	39.0	0.76	20.6	24	65
Расстояние между деревьями, см	56	195	7.0	26.8	84	271
Д _{мах} /Д _{мін}	56	1.272	0.03	20.1	1.01	2.14
	Контрольные пары деревьев-соседей					
Диаметр, см	112	39.2	0.70	18.9	25	63
Расстояние между деревьями, см	112	525	19.0	38.4	126	1427
Д _{мах} /Д _{мін}	112	1.274	0.022	18.2	1.00	2.29

Как пример, приводим фотографию двух биогрупп на границе участка «Северный» (рис. 4.14).



Рис. 4.14. Высокое взаимодействие между деревьями (биогруппы)

Сравнение полученных выборок в таблице 4.4 показывает, что средние диаметры в них почти одинаковы (соответственно, 39.0 и 39.2 см в биогруппах и контроле), несмотря на громадные различия в среднем расстоянии между деревьями (195 и 525 см). Сокращение этого расстояния составило $525 / 195 = 2.7$ раза. Считая, что взаимодействие между деревьями пропорционально квадрату сокращения расстояния, получаем его усиление в $2.7^2 = 7.3$ раза. Однако отношения D_{\max} / D_{\min} оказались практически равны: 1.272 и 1.274. И это явный парадокс – при усилении взаимодействия в 7 раз деревья почему-то совершенно не реагировали на это усиление, что подтвердило данные о резком ослаблении конкуренции в микроценозах и у соседствующих деревьев в спелых древостоях, приведенные ранее.

Можно сравнить полученное в таблице отношение D_{\max} / D_{\min} с так называемой «постоянной Хатчинсона», предложенной в 1959 г. для оценки конкуренции симпатрических видов фауны, занимающих разные экологические ниши в пределах одного местообитания. Ее значение рассчитывается отношением массы или размеров тела более крупных видов к соседствующим мелким видам; при минимальной конкуренции за ресурсы питания она равна для массы тела 2.0 и для линейных размеров тела мелких животных и насекомых ее значение равно 1.3 (по: Розенберг, 2007).

Идея ввода постоянной Хатчинсона была нужна для понимания того, что при таком ее значении конкуренция между близкими видами фауны за ресурсы питания минимальна и они прекрасно сосуществуют вместе. По аналогии можно считать, что деревья-соседи – это разные организмы, по-разному питающиеся ресурсами среды и разделяющие ее между собой по времени питания и по территории. Это положение доказал В. М. Горячев (1999), который выяснил, что в биогруппах пики радиального прироста у деревьев и, следовательно, пики их минерального питания были разнесены во времени на 1-2 недели. При округлении полученного нами D_{\max} / D_{\min} получаем значение $1.274 \approx 1.3$. Таким образом, данные «из фауны» Дж. Хатчинсона вполне адекватно совпадают с нашими данными «из флоры» по сосне.

Однако если взять не просто диаметры, а площади сечений, как более точную характеристику размера дерева, и рассчитать отношение площади сечения большего дерева к малому (или отношения квадратов диаметров D_{\max}^2 / D_{\min}^2 , что то же самое), то у соседствующих деревьев в биогруппах, а также у ближних к ним деревьев контроля мы получаем средние значения этих отношений в пределах 1.613–1.675, статистически не отличающихся от Золотого сечения (табл. 4.5).

В сравнении с Золотым сечением, равным 1.618, значения отношений у деревьев-соседей колебались от 99.7 до 104.0% по отношению к нему, и отличия эти не достоверны ($t_{\text{факт}} = 0.06-0.90 < t_{0.05} = 2.0$), т.е. они совпадают с ним статистически. Однако в случайных парах искомое отношение было равно 1.771, что оказалось достоверно выше Золотого сечения на 9.5% при $t_{\text{факт}} = 3.52 > t_{0.01} = 2.63$.

Таблица 4.5. Отношения площадей сечения крупных деревьев к малым в соседствующих парах деревьев сосны в 184-летнем насаждении

Статистики для отношения диаметров $D^2_{\text{мах}}/D^2_{\text{мин}}$	Биогруппы на участках			Ближние к биогруппе соседи	Случайные пары
	Северный	Южный	Оба участка		
Число пар	71	56	127	112	358
Минимум	1,01	1,02	1,01	1,00	1,00
Максимум	5,21	4,57	5,21	5,25	6,70
Среднее	1,613	1,682	1,643	1,675	1,771
Стандартное отклонение	0,675	0,76	0,712	0,673	0,823
Вариация, %	41,9	45,2	43,4	40,2	46,4
Статистическая ошибка	0,080	0,102	0,063	0,064	0,043
Золотое сечение	1,618	1,618	1,618	1,618	1,618
Среднее, % к Золотому сечению	99,7	104,0	101,6	103,5	109,5
Отличие от Золотого сечения, критерий t	0,06	0,63	0,40	0,90	3,52**

** – различие достоверно в 99% случаев.

Таким образом, наблюдаемое разнообразие диаметров у соседствующих деревьев ограничено биологической константой, имеющей основу в законе «Золотого сечения», который действует как глобальный механизм устройства Вселенной и который проявляет себя буквально во всех формах живой природы (Шевелев, 2000; Назаров, 2012; Чернов, 2013).

Поэтому можно полагать, что если он обнаружен в каком-либо древостое, то последний будет безупречен по своей структуре как хорошо отлаженный организм. Что будет с таким организмом-древостоем, если указанная пропорция 1.618 нарушится, еще только предстоит выяснить. По-видимому, это и будет главной *теоретической задачей*, которую предстоит решать при моделировании структуры древостоев самого разного состава и возраста.

Константа Золотого сечения объективно существует как закон природы. Она была и будет всегда. Надо ее просто обнаружить в соотношениях биологических признаков, а далее использовать для оценки состояния экосистем как абсолютный ориентир. С высокой степенью вероятности в насаждениях с оптимальной структурой отношение D^2_{\max}/D^2_{\min} у деревьев-соседей будет очень близко к ней. Если же оно будет достоверно отличаться, то имеет смысл говорить о нарушениях в развитии и состоянии таких насаждений.

В практическом плане при наличии константы разного рода рубки ухода и другие мероприятия получают универсальный способ проверки их *правильности* по показателю отношений площадей сечений соседствующих деревьев $D^2_{\max}/D^2_{\min} = 1.618$, равных Золотому сечению, которые рассчитывают на выборках из 50–60 пар деревьев-соседей. Как безусловный ориентир эту константу следует использовать для оценки качества и устойчивости лесных экосистем и древостоев, особенно в научных исследованиях и опытно-производственной проверке.

В целом, данные, полученные при изучении структуры расположения 735 деревьев сосны на двух участках 184-летнего насаждения 1-го класса бонитета на общей площади 2.2 га на супесчаной почве с полнотой 0.91 и 0.95, позволяют сделать следующие выводы.

4.8. Выводы

1. В массиве сосны с полнотой 0.91–0.95 в возрасте 184 года между 735 деревьями учтено 479 расстояний до ближнего соседнего дерева при среднем значении 332 ± 6 см, минимуме 84 см, максимуме 790 см и вариации 38.2%.

2. Отпавшие за последние 60 лет деревья находились на расстояниях 50–600 см от ближнего соседа при среднем значении 221 см, что на 20% меньше среднего расстояния между деревьями в то время (в 120 лет). При этом 83% деревьев отпадали на расстояниях 50–300 см.

3. В возрасте 184 года расстояние до ближнего соседа повлияло на диаметр дерева с силой 2.2–2.8%. На средний диаметр двух деревьев на концах этого расстояния оно повлияло с силой 4%.

4. Оптимальным расстоянием между двумя соседними деревьями в возрасте 184 года является 161–440 см, и это обусловило формирование в том числе самых крупных деревьев. Поэтому в молодом возрасте разреживания

среди лидирующих деревьев следует проводить при расстояниях между ними менее 160 см.

5. Деревья-соседи коррелируют диаметрами: крупное влияет на малое и корреляция понижается начиная от расстояния между ними более 450 см. При этом на расстояниях 84–450 см она была равна $r = 0.52$, а на расстояниях 451–790 см ее значение снижалось до $r = 0.27$. Это указывает на партнерство деревьев, в отличие от конкуренции, которая должна была бы приводить, наоборот, к снижению корреляций диаметров на близких расстояниях.

6. В парах деревьев-соседей диаметры крупных деревьев коррелируют с малыми при $r = 0.52 \pm 0.037$. Возникает эффект партнерства, или эффект группы Олли, что проявляется в согласованном увеличении или уменьшении их диаметров. По мощности эффект партнерства равен 27.8%, что в 10 раз (!) сильнее, чем конкуренция за свет и корневая конкуренция, если их оценивать через фактор расстояния между деревьями, влияющий с силой 2.2–2.8%.

7. Рассчитанное исходя из общей густоты насаждения среднее расстояние между деревьями составило 547 см. Расстояние в $\frac{1}{2}$ от него и равное 270 см было принято в качестве критерия выделения «био групп», т.е. скопления деревьев. В них оказались растущими 40.4% деревьев. Средние диаметры деревьев в био группах с расстоянием между деревьями 84–270 см и по насаждению в целом отличались недостоверно, не более чем на 1.0%.

8. Чтобы понять механизм партнерства, использовали био группы из двух деревьев и отношение диаметра большего дерева к меньшему (D_{\max} / D_{\min}). Выдвинули гипотезу, что если отношение будет больше в био группах, то и конкуренция в них будет сильнее. Для контроля использовали такое же число пар, образованных одним, а затем вторым деревом био группы с соседним ближним деревом. Указанное отношение оказалось одинаковым и равным 1.27. Средние диаметры также были равны (39.0 и 39.2 см), несмотря на громадные различия в средних расстояниях между деревьями – 195 см в био группах и 525 см в контроле. Очевидно, что при усилении взаимодействия во много раз деревья никак не реагировали на это усиление, что свидетельствует не о конкуренции, а о *партнерстве* деревьев в био группах.

9. Если рассматривать деревья в концепции экологической ниши и считать их организмами, потребляющими ресурсы питания в разное время сезона (Горячев, 1999), то полученные выше отношения D_{\max}/D_{\min} совпадают с «постоянной Хатчинсона», равной 1.3. Она была введена для понимания того, что при таком ее значении конкуренция между симпатрическими видами

минимальна, так как они, как выяснилось после изучения характера их питания, занимали разные экологические ниши.

10. В выборке из пар деревьев-соседей отношение квадрата диаметра большего дерева в паре к квадрату диаметра меньшего D^2_{\max}/D^2_{\min} оказалось статистически не отличающимся от Золотого сечения, равного 1.618; но в случайных парах деревьев оно было достоверно больше. Это свидетельствует о наличии биологической константы в структуре древостоя.

11. Можно полагать, что если Золотое сечение 1.618 будет статистически доказано в каком-либо древостое по отношению D^2_{\max}/D^2_{\min} в соседствующих парах деревьев, то он будет охарактеризован как безупречное и устойчивое сообщество. Но что будет, если она нарушится, – еще только предстоит выяснить, и это будет главной задачей в изучении экогенеза древостоев и их структуры. По-видимому, она может служить также критерием правильности проведенных лесохозяйственных мероприятий, для чего следует использовать указанное отношение диаметров, рассчитанное по 50–60 парам деревьев.

Вопросы для самопроверки

1. Градуировка взаимодействия между деревьями на основе густоты стояния деревьев на 1 га. Биогруппы и другие уровни взаимодействия деревьев и градации конкуренции на основе расстояния между деревьями.

2. Влияние расстояния до ближнего соседа на диаметр малого и большого дерева, его оптимальное значение для возраста 184 года.

3. Коррелируют ли диаметры деревьев-соседей? Корреляция диаметра крупного дерева с его малым соседом в диапазоне расстояний 84–450 см и 451–800 см. Партнерство соседствующих деревьев и «эффект группы Олли» как причины взаимокорреляций диаметров.

4. Концепция экологической ниши для деревьев древостоя. Отношение диаметров деревьев-соседей D_{\max}/D_{\min} и его сравнение с «постоянной Хатчинсона».

5. Наблюдаемая разнородность диаметров у соседствующих пар деревьев и ее ограничение биологической константой, имеющей основу в Золотом сечении. Методика измерений для ее расчета в древостоях и необходимое число пар деревьев.

Глава 5.

ПЛОЩАДЬ ПИТАНИЯ ДЕРЕВА

5.1. Факторы в изучении площади питания

В лесоведении сложилось убеждение, что рост деревьев в значительной мере зависит от их площади питания. Доказано, что средняя площадь питания дерева (густота древостоя) определяет размеры деревьев, например, в насаждениях сосны с силой 88–94% (Нагимов, 2000). Однако касательно *индивидуальной* площади питания дерева нет ясности. Неизвестно, с какой силой она влияет на размер дерева в сравнении, например, с влиянием генотипа дерева. Если установить их значения, то на более сильный из них, например, на генотип деревьев, как раз и следует воздействовать в первую очередь.

Поясним, что есть сильнейшие различия в «средней» и «индивидуальной» площади питания. Первая отражает действие густоты на уровне всего фитоценоза, и данных по этому вопросу достаточно, но для второй величины, действующей как фактор на уровне отдельных деревьев, исследований немного, а методы различны (Тябера, 1973; Горячев, 1999; Грабарник, 2010; Борисов и др. 2014; Вайс, 2014). Так, из данных весьма обширного исследования на эту тему (Нагимов, 2000, с. 305) следует, что сила влияния индивидуальной площади питания дерева на его размер оказалось в среднем всего лишь 27%.

Влияние генотипа дерева на размеры деревьев у сосны составляет, по данным генетиков-селекционеров, от 20 до 40% (Исаков, 1999; Тараканов и др., 2002; Тараканов и др., 2001; Царев, 2013). В итоге получается пока, по литературным данным, теоретически примерно равная сила влияния генотипа и площади питания дерева на его размерные характеристики.

Все типы размещения деревьев в древостое – случайный, кластерный и равномерный – сосуществуют до возраста спелости. Они известны давно, но происходит лишь их простая фиксация с предположительным объяснением

причин их появления на основе парадигмы конкуренции; однако при этом, как ни странно, все еще нет выясненной доли ее влияния, несмотря на то, что ее рассматривают как основной фактор при модельном подходе (Грбарник, 2010). Можно согласиться, что случайный тип размещения возникает в результате конкуренции. Тогда что можно сказать о кластерном или контагиозном типе? Ясного ответа пока нет.

Теоретически важно понять, *как* дерево использует *доставшуюся* ему площадь питания и каких оно достигает размеров к возрасту спелости без насильственного увеличения размеров личного пространства. Средняя площадь питания в растениеводстве рассчитывается весьма просто – через густоту стояния растений на единице площади (Синягин, 1975). Иное дело в лесоводстве, где определяют *индивидуальную* площадь питания каждого дерева, применяя сложные методы полигонов с учетом расстояний до соседей. Мы провели их анализ (Рогозин, 2018б), где рассмотрели следующие методы: измерение расстояний между деревьями, полигоны роста с простым делением расстояний между соседями, полигоны с делением расстояний между соседями пропорционально их диаметрам и метод круговых площадок, подробно описанные З. Я. Нагимовым (Нагимов, 2000), а также метод «социальных групп» с отношением суммы диаметров крон соседей к диаметру кроны центрального дерева (Вайс, 2014). Анализировали также длительные опыты по рубкам ухода с увеличением площади питания в среднем возрасте насаждений и оценкой результатов через 60 лет (Сеннов, 1999).

Критический анализ этих работ показал, что если в них оговаривалось и принималось положение о том, что чем больше размеры деревьев, тем больше и приходящиеся им площади питания, то тогда для оценки влияния площади питания на прирост дерева использовали три зависимые переменные величины: текущий прирост дерева по диаметру (величина 1); размер дерева (величина 2); площадь питания дерева, определяемая по расстояниям от соседей пропорционально их размерам, т.е. пропорциональные площади питания (величина 3). Так как первая и третья величины зависят от второй (являются ее

частью), то первая величина будет зависима от третьей. Но тогда пропорциональная площадь питания как фактор для выяснения силы ее влияния на размер дерева оказывается непригодна. Поэтому независимой переменной величиной в площади питания дерева будет ее значение, определяемое по полигонам с простым делением расстояний между соседями.

Иными словами, следует выяснить, как дерево «распорядилось» доставшейся ему ранее площадью, причем безотносительно к размерам соседей, которые признаются в прошлом потенциально равными в освоении доставшейся им лично площади питания. Еще одной независимой переменной может быть среднее расстояние до ближних соседей. Эти величины могут выступать как факторы. Поэтому выбран метод обычных полигонов питания дерева с простым делением расстояний на $1/2$ относительно его соседей, а также использовано среднее расстояние до соседей.

5.2. Построение полигонов питания и их влияние на диаметр дерева

Методика выстраивания полигонов питания для деревьев подробно описана в литературе (Тябера, 1976; Усольцев, 2013; Усольцев и др., 2018). Эту работу начинают, соединяя каждое дерево с 4–8 деревьями-соседями. На линиях-лучах находят середину и отмечают ее крестиком. В качестве примера показан фрагмент такой работы в спелом древостое сосны (рис. 5.1).

Далее от крестика в обе стороны прокладывают перпендикулярные линии до соединения с такими же линиями от соседнего луча. В результате получают многоугольники разной формы. Там, где были прогалины, правило перпендикулярности нарушается, так как требуется свести вместе до 6-7 полигонов, причем в точке, от которой до деревьев по краю прогалины было бы примерно равное расстояние. Вторым моментом является нахождение «точек компромисса» в районе расположения биогрупп. Всего таких точек, обозначенных более крупным крестом, на рисунке показано четыре (рис. 5.2).

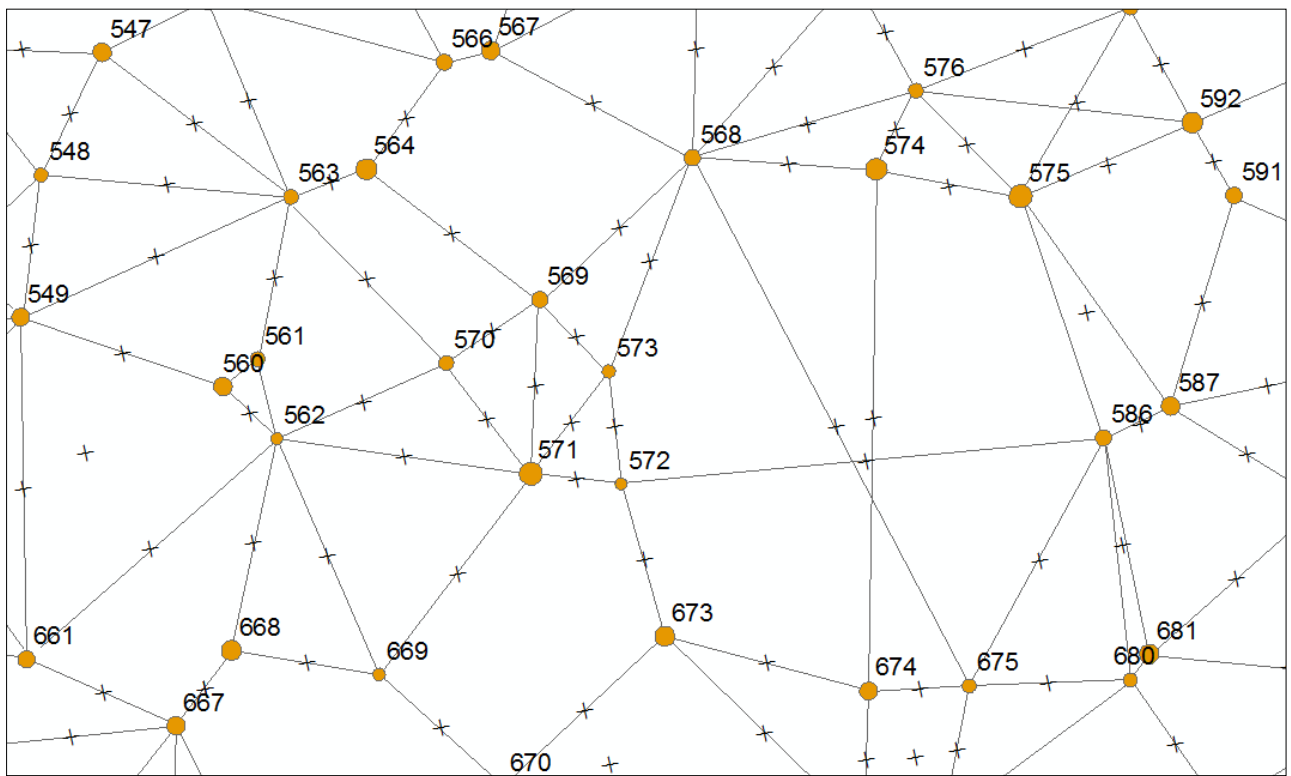


Рис. 5.1. Соединение линиями 4–8 деревьев-соседей и отметка середины расстояния между ними

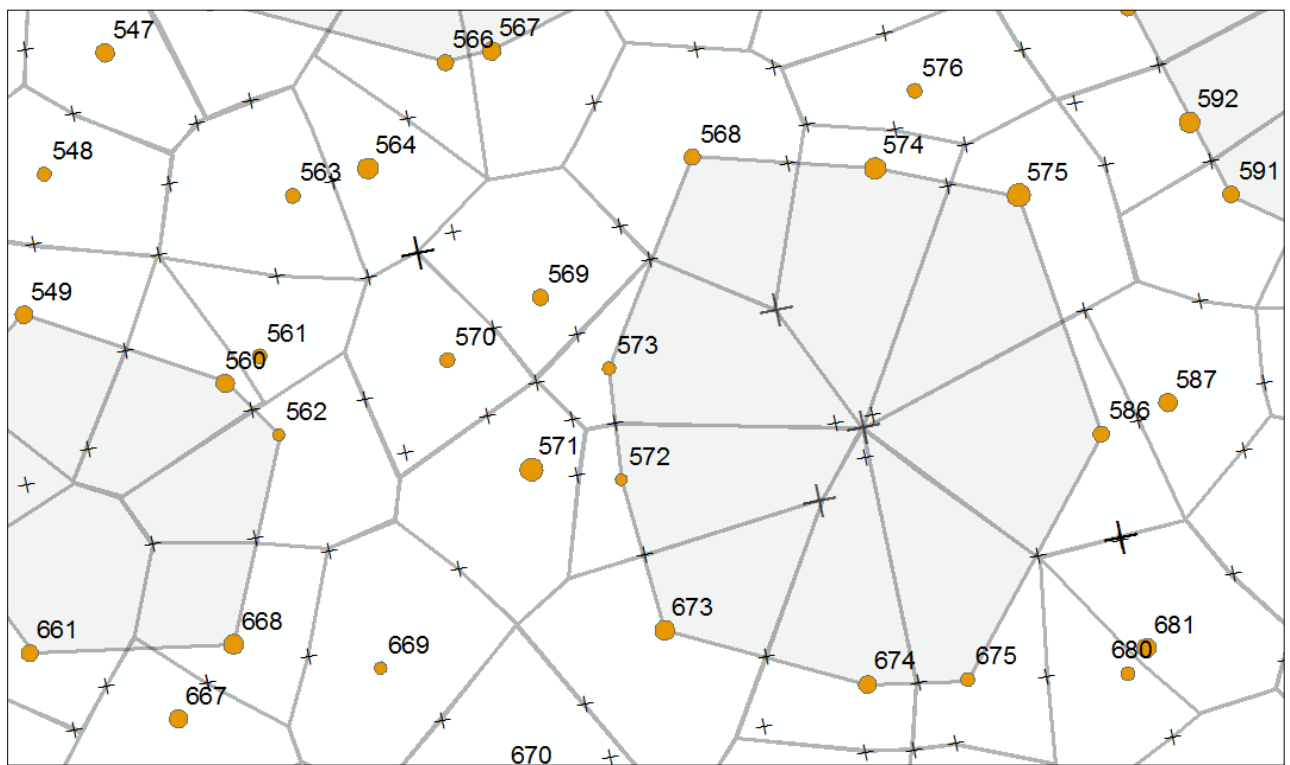


Рис. 5.2. Выстраивание полигонов питания деревьев сосны в 184-летнем древостое. Прогалины затемнены

Для точной прокладки контуров полигона вокруг каждого дерева такие же полигоны нужно выстраивать одновременно сразу у 3–5 соседей, особенно вблизи прогалин и в биогруппах, корректируя места их сочленения.

Для изучаемого здесь старого соснового леса в качестве примера взят участок «Южный», где полигоны питания были выстроены для всех деревьев, исключая только деревья по краям участка (рис. 5.3).

Всего удалось рассчитать площади питания у 323 деревьев из 375, нанесенных на план. Максимальное значение площади питания дерева оказалось равным 79.9 м^2 , а минимальное – 7.9 м^2 , при среднем значении $25.7 \pm 0.58 \text{ м}^2$ и коэффициенте вариации 40.9%.

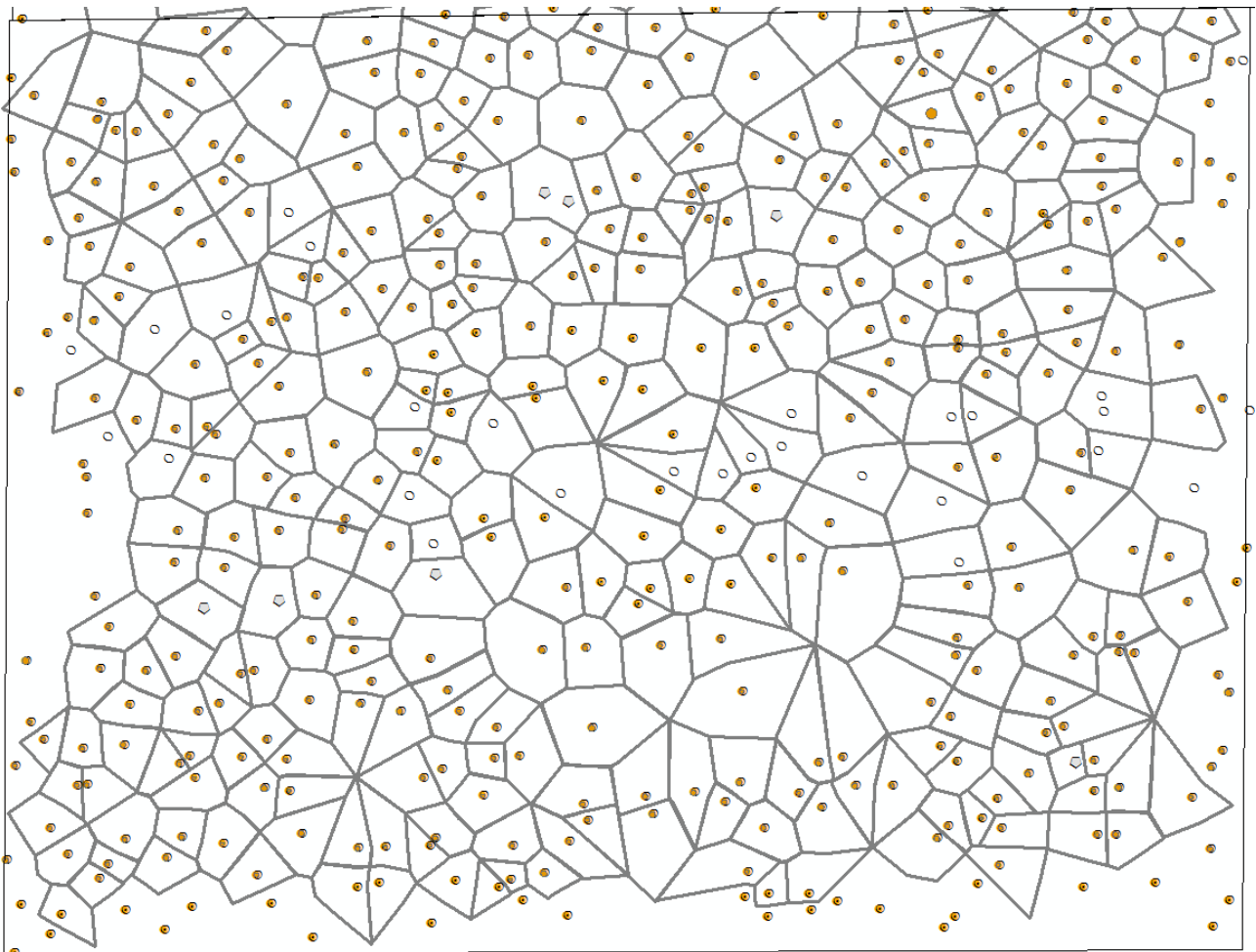


Рис. 5.3. Полигоны питания на участке «Южный»: точки – живые деревья; овалы – деревья, вываленные ветром 14 лет назад и недавно отпавшие. Общая площадь участка 1.08 га (120×90 м)

Исследование полигонов показало, что деревья использовали доставшиеся им индивидуальные площади питания совершенно по-разному. Между

площадью питания дерева и его диаметром корреляция оказалась равна $r = 0.277 \pm 0.051$, которая была достоверна ($t_{\text{факт}} = 5.4 > t_{0.99} = 2.6$). Коэффициент детерминации на ее основе равен 0.077, что оказалось очень близко к показателям достоверности аппроксимаций линий регрессии: линейной ($R^2 = 0.076$), показанной на рис. 5.4.

Очень близкими оказались оценки по степенной ($R^2 = 0.075$) и полиномиальной линиям тренда ($R^2 = 0.078$). Это дает весьма точную оценку силы влияния доставшейся дереву площади питания на его диаметр в возрасте 184 года, рассчитанной как средняя величина по этим показателям и равной 7.7%.

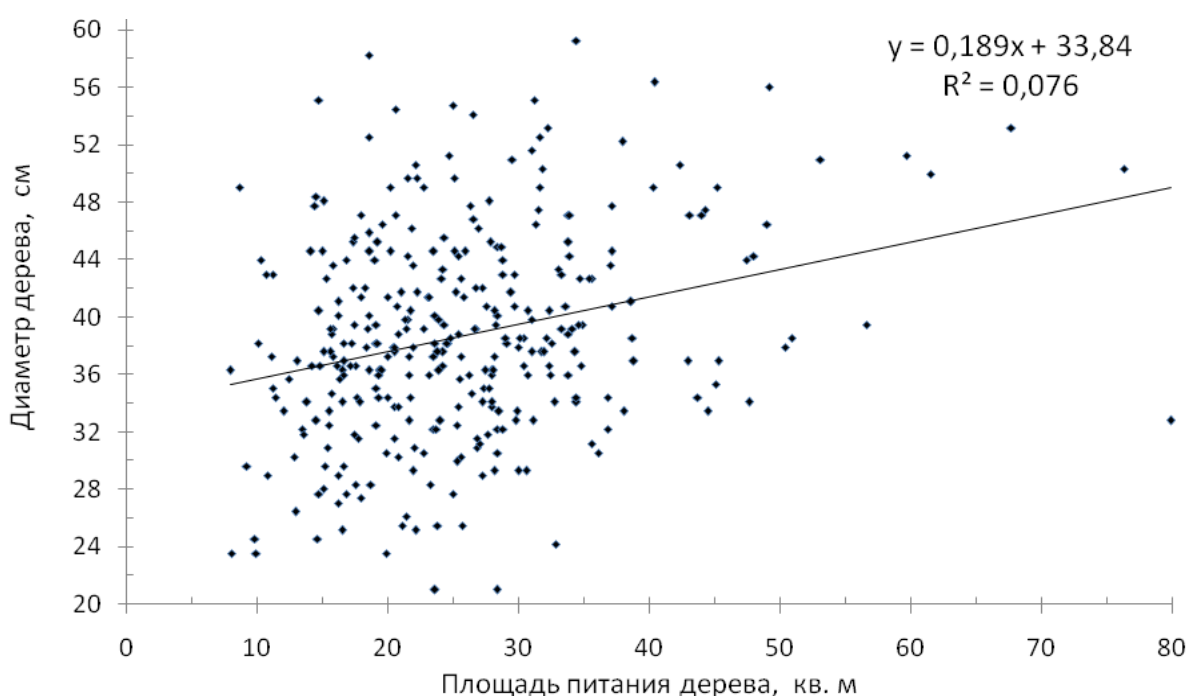


Рис. 5.4. Влияние площади питания дерева на его диаметр

Заметим, что при исключении из этой выборки лишь одного значения (точка в правом нижнем углу на поле диаграммы) значение связи повышалось до $r = 0.303 \pm 0.051$, а значения аппроксимаций увеличивались до $R^2 = 0.091$. Как видим, здесь даже «очистка» выборки от резко уклоняющихся значений мало что изменила. Связь все равно осталась на слабом уровне, практически незначимом для моделирования, так как не превышает даже уровень в 10%. Такая связь никак не может быть основанием для утверждения о том, что «чем больше дереву досталась площадь питания, тем крупнее оно сформировало ствол к возрасту спелости». Здесь имеет место лишь тенденция. Аппроксимация линейного тренда на рисунке ($R^2 = 0.076$) показывает, что лишь

7.6% изменчивости диаметра дерева детерминировано доставшейся ему площадью питания. В самом деле, разброс точек настолько велик, что при модальной площади питания 15–35 м² сформировались деревья как самые мелкие, так и самые крупные, с колебаниями диаметров от 21 до 59 см.

Выстраивание полигонов питания требует сложных интерполяций. Более простым будет метод замера расстояний до 7–12 соседей, поэтому будет интересна связь между средним расстоянием до этих соседей и площадью питания. Корреляция, рассчитанная по 40 модельным деревьям в репрезентативной и случайной выборках, оказалась среднего уровня ($r = 0.57 \pm 0.11$), а это значит, что при замене площади питания средним расстоянием до соседей результат получается не точно.

Так как в нашем распоряжении была достаточно большая выборка из 323 деревьев, то мы разделили ее на две части: в первую часть отобрали деревья, площадь питания которых захватывала территорию прогалин (125 шт.), а во вторую те, которые находились вдали от них. То есть как бы суммировали микроценозы «редкие» и микроценозы «густые». Оказалось, что средние диаметры деревьев в первых были несколько выше (40.1 ± 0.7), чем в густых микроценозах (37.8 ± 0.5), и это было ожидаемо.

Неожиданным оказалось другое, а именно, что деревья вблизи прогалин более активно воспользовались доставшейся им дополнительной площадью питания, и при ее средней величине 31.5 ± 1.0 м² она коррелировала с диаметром дерева ($r = 0.400 \pm 0.075$). Однако в местах без прогалин площадь питания оказалась равна 22.0 ± 0.6 м² и вообще не влияла на диаметр дерева, так как корреляция оказалась близка к нулю ($r = 0.081 \pm 0.071$). То есть если в структуре древостоя прогалины отсутствуют, то площадь питания деревьев уже не влияет на их размер. И это опять-таки противоречит устоявшимся представлениям о том, что в микроценозах деревья якобы *должны* в обязательном порядке использовать увеличение индивидуальной площади питания и увеличивать в результате размеры ствола и прирост.

5.3. Обсуждение результатов и выводы

Размеры деревьев сосны в спелом древостое оказались только на 7.7% обусловлены влиянием площади питания, а 92.3% изменчивости их размеров определяло влияние неизвестных и неучтенных факторов. Это намного ниже результатов некоторых авторов при расчетах площади питания по полигонам, где при «полевом» способе отбора моделей (т.е. вдали от окон и прогалин) влияние площади питания достигало в среднем 27 % (Нагимов, 2000). У других

авторов ранее (Поляков, 1973; Мартынов, 1976; Тябера, 1982) получались близкие результаты. Но у них были преимущественно типические выборки и неслучайная методика отбора моделей вдали от прогалин, а также вне био групп, которая приводила к существенному завышению получаемых связей. Кроме того, авторы стремились увеличить уровень связей, используя далее «пропорциональные» расстояния и полигоны питания, где размерные характеристики дерева влияли на эти расстояния и площадь полигонов питания, уменьшая их для малых и увеличивая для крупных деревьев.

Полученные нами выше экспериментальные факты оказались существенно иными, и они в целом лишают теоретических оснований давнее положение (точнее, до сих пор не доказанную гипотезу) лесоводства о том, что при увеличении индивидуальной площади питания деревья *должны* увеличивать свои размеры, так как конкуренция ослабевает. Действительно, она становится меньше. Однако получаемые результаты, включая данные других авторов (Сеннов, 1999; Демаков и др., 2011), в том числе в молодняках (Усольцев, 2013), свидетельствуют, что таких деревьев, «правильно реагирующих» на увеличение личной площади питания, оказывается меньшинство. И в литературе есть сведения, подтверждающие отсутствие влияния расстояния до ближних соседей на размер деревьев-лидеров.

Это обнаружилось в культурах сосны одинаковой густоты, но с разным индексом равномерности, при схемах посадки 2.2×2.2 м, 5.0×1.0 м, а также 1.5×1.5 м и 2.0×1.1 м. Оказалось, что сокращение шага посадки с 2.2 до 1.0 м, т. е. в 2.2 раза, достоверно не повлияло на размер 500 и 1000 самых крупных деревьев на 1 га в возрасте 35 лет (Плантационное..., 2007, с. 133–137).

По-видимому, здесь дело в том, что именно в возрасте 20–35 лет в большинстве древостоев высших классов бонитета разворачивается основная драма их развития с достижением максимума прироста, после которого он снижается и начинается фаза регресса в развитии древостоя как сообщества, и на этот тренд повлиять уже очень трудно (Рогозин, 2018a). Однако здесь возникает парадокс – прирост фитоценоза падает, но его сохраняют крупные деревья, продолжающие развивать свои кроны. Лесовод стремится увеличить для них площади питания, удаляя соседей-конкурентов (и получить при этом деловую древесину). Казалось бы, после этого деревья *должны* увеличивать свои кроны и прирост более интенсивно, но в большинстве случаев этого не происходит, так как в возрасте 30–45 лет в полную силу проявляет себя закон морфогенеза древостоев Г. С. Разина с переходом их развития к регрессу, когда текущий прирост резко падает.

Именно в это время срабатывает также и важнейший механизм гомеостаза популяции с изменением частот правых и левых форм, имеющих доказанные генетические различия. Дело в том, что каждая популяция включает в себя популяции-изомеры (правые и левые формы), а изменение их частот – необратимый процесс, и их частота сохраняется далее до возраста естественной спелости, обеспечивая устойчивость фитоценоза путем регуляции текущей густоты в этот критический период с помощью генетических механизмов и отмирания части этих форм, не имеющих адаптации к усилению конкуренции, с выживанием особей партнерского типа. Этот процесс был объяснен с позиций генетики на примере модельных культур сосны и ели (Голиков, 2014; Рогозин, 2018a).

Однако если использовать «пропорциональные» полигоны питания, (повторно отметим, что такие полигоны зависимы от размеров дерева), то мы получим площадь питания, которая будет давать предсказуемо более высокую связь с приростом и размером деревьев в центре таких полигонов. Они используются в способах Штера, угловых пробах и их модификациях с учетом размеров крон и коэффициентов конкурентного давления (Нагимов, 2000; Вайс, 2014), а также в исследованиях с применением так называемых «областей доминирования» (Борисов и др., 2014; Иванов и др., 2017). На наш взгляд, необходимо весьма критично отнестись к таким полигонам, так как они дают зависимые переменные и не могут выступать в качестве факторов.

Влияние доставшейся дереву индивидуальной площади питания на его диаметр оказалось у нас почти в 8 раз слабее, чем это получалось у ряда авторов при расчетах площади питания по пропорциональным полигонам, т. е. при ее расчете по зависимым переменным величинам. Так, расчеты по нескольким корреляционным отношениям по данным обширного исследования З. Я. Нагимова (Нагимов, 2000) показали, что пропорциональная площадь питания действует там на размер дерева с силой в среднем 59%. Однако ее применение в качестве фактора некорректно. Доверяя авторитетам, мы еще совсем недавно ошибочно считали ее фактором, действующим с силой 59% (Рогозин, 2018a), так как это хорошо согласовывалось с представлениями о древостое как сообществе растений, объединенных борьбой за существование (Сукачев, 1953), где конкуренция играет главную роль и где влияние площади питания *должно быть* сильным. Эта идеологема, что называется, застилала глаза и мешала разглядеть нестыковки давней теории естественного отбора с ее «борьбой за существование» с многообразием реальных взаимодействий деревьев. В насаждениях конкуренция является всего лишь одним из типов взаимодействий – наряду с толерантностью и партнерством, которые

проявляют себя, например, разнесением во времени на 1-2 недели пика прироста у деревьев при их близком расположении, что было зафиксировано в биогруппах в девственных елово-пихтовых лесах Урала (Горячев, 1999).

Поэтому для проверки наших подозрений о резком повышении влияния пропорциональных полигонов питания на размер дерева мы специально рассчитали также расстояния между центральным деревом и его 7–12 соседями с делением расстояния к ним на две части пропорционально их диаметрам. В результате получили «пропорциональные» расстояния до соседей. Вполне ожидаемо связь между средним «пропорциональным» расстоянием до них и диаметром дерева сразу возросла до $r = 0.60 \pm 0.09$ при аппроксимации связи $R^2 = 0.364$, а в увеличенной выборке из 55 моделей корреляция повысилась вообще до $r = 0.71 \pm 0.07$. И это увеличение было вызвано не повышением силы «влияния» расстояний, а расчет этих расстояний производился так, что в них *уже было* влияние размера дерева на полученное расстояние (большую половину расстояния приписывали крупному, а меньшую – мелкому дереву). Естественно, корреляции резко возросли, и была получена оценка «силы влияния» в 36.4%, которая сразу увеличилась на порядок в сравнении с влиянием независимой переменной (простого среднего расстояния до соседей), которое составляло ранее всего лишь 2.8%.

Вполне очевидно, что и пропорциональная площадь питания как зависимая переменная также будет образовывать более высокую связь с диаметром дерева. Проверка ее повышения уже не нуждается в дополнительных расчетах, которые достаточно сложны, хотя и имеются программы для ее расчетов, например, так называемых «полигонов Вороного». По-видимому, использование пропорциональных полигонов в качестве «фактора», влияющего на прирост и на размер дерева, происходит по недоразумению, допущенному еще в самом начале их применения в 1970-е гг. (Assmann, 1961; Поляков, 1973; Тябера, 1976). В таких полигонах *уже есть* влияние размера дерева, так как большая часть площади приписывается крупному, а меньшая – мелкому дереву.

Анализ темы конкуренции деревьев в работах отечественных и зарубежных исследователей в историческом аспекте показал (Усольцев и др., 2018), что указанное «недоразумение» с пропорциональной площадью питания и ее широким применением (Тябера, 1982; Нагимов, 2000; Борисов и др., 2014; Грабарник, Секретенко, 2015;) получилось не случайно. Дело в том, что с конца XIX в. в биологии начала доминировать теория отбора Ч. Дарвина с его борьбой за существование и выживанием сильнейших особей. Буквально единичные работы посвящались изучению кооперации и партнерства. Дарвинизм и поныне является «...отправной точкой любого биологического

исследования по умолчанию» (Усольцев и др., 2018, с. 234). Грубая модель эволюции Ч. Дарвина была навязана всему миру его воинствующими последователями-атеистами, преследовавшими политические цели. Множество противоречащих дарвинизму работ более 100 лет не включались в парадигму биологии вплоть до XXI в., начиная от работ выдающихся ученых К. Ф. Кесслера, В. М. Бехтерева, В. В. Докучаева. Они полагали, что «...организация сообществ построена на единстве процессов конкуренции и кооперации как в животном, так и в растительном мирах. При этом закон взаимной помощи в прогрессивной эволюции играет гораздо более важную роль, чем закон взаимной борьбы» (цит. по: Усольцев и др., 2018, с. 236).

Недавно появились работы (Демаков и др., 2011; Демаков, 2018), где многомерный пространственный анализ с подробным картированием деревьев показал, что размеры деревьев зависят в большей степени не от внутривидовой конкуренции, а от экологической неоднородности биотопа и наличия в нем благоприятных и неблагоприятных зон. Еще в одной из работ изучение микроценозов в 80–150-летних смешанных древостоях с высокой полнотой, состоящих из шести пород, показало (Шанин, 2015), что деревья освоили большинство учетных площадок размером 5×5 м очень слабо, так как полнота и густота их оказалась низкой, а диаметр деревьев небольшим. Число же площадок с очень высокой полнотой составило всего 1.6–3.7 %. Деревья на них оказались очень крупные, при этом также и число деревьев на них было выше среднего уровня. Данный феномен авторы (Демаков и др., 2011) предложили доказывать в дальнейших исследованиях с трех позиций: наличием в биотопе особо благоприятных зон для роста деревьев; наследственными свойствами особей; проявлением принципа агрегации особей Олли, т.е. эффектом группы (Alle, 1931; Одум, 1975; Титов, 1978; Марченко, 1995).

Современные методы пространственного анализа, в частности, работа со слоями карт в программе ArcMap, позволили нам получить новые данные, подтверждающие резкое снижение конкуренции между деревьями в спелом возрасте. Данные эти важны чрезвычайно. Они позволяют утверждать, что фенотип дерева в древостое определяют отнюдь не конкуренты-соседи, которые, как принято пока считать, ограничивают ресурсы питания и влияют на размер индивидуальной площади питания дерева, а совершенно иные факторы, которые пока неизвестны или трудноопределимы.

Итак, по средним показателям достоверности аппроксимаций трендов связи между площадью питания дерева и его диаметром сила влияния площади питания составляет всего лишь 7.7%. Более сильным фактором, по литературным данным, можно считать влияние генотипа дерева, действующего

с силой около 30%. Вследствие этого можно утверждать, что размер дерева в насаждении определяет в первую очередь его генотип, действующий в 4 раза сильнее, чем доставшаяся дереву площадь питания. В сумме эти два фактора определяют размер дерева не более чем на 40%. В итоге получается, что нам неизвестна большая часть (более 60%) факторов, определяющих размеры деревьев в древостое. Поэтому в практическом плане рубки ухода в среднем и приспевающем возрасте (прореживания, проходные рубки), которые увеличивают индивидуальные площади питания деревьев, теоретически могут повлиять на размер деревьев к возрасту спелости с силой менее 10%. Во много раз сильнее (в 3-4 раза) повлияет генотип, проявления которого опознаются по деревьям-лидерам, и их следует сохранять даже при самых малых расстояниях между ними (в биогруппах).

Именно на генетический фактор и следует направлять усилия лесоводов, обеспечивая крупным деревьям комфортные условия с самого раннего возраста, с проведением активной регуляции *общей густоты* фитоценоза, которая действует на размеры *всех деревьев* насаждения с силой около 90% (Нагимов, 1999, 2000). Даже небольшие флуктуации густоты в пределах однородного древостоя влияли на диаметры деревьев с силой в 47%, что было показано в гл. 5. Регуляцию густоты следует заканчивать задолго до наступления максимума прироста, т. е. в возрасте не позднее 15–20 лет.

Полученные результаты весьма серьезны – они меняют наше общее представление о силе влияния расстояний между деревьями и площадями их питания на их продукционные показатели. Прежде они считались сильными факторами априорно, а теперь, по результатам наших исследований в старых насаждениях сосны, будут отнесены к факторам, слабо влияющим на размер соседствующих деревьев. И это слабое влияние регистрируется здесь как результат всего предшествующего развития деревьев в насаждении. При этом остаются невыясненными их численные значения в более молодом возрасте в прошлом. Поэтому для выяснения их влияния в динамике нужны дальнейшие исследования в более молодых насаждениях.

Выводы

1. Между доставшейся дереву площадью питания и его диаметром существует достоверная корреляция $r = 0.277 \pm 0.051$ при коэффициенте детерминации 0.077. Последний близок к показателям аппроксимаций регрессий: линейной 0.076, степенной 0.075 и полиномиальной 0.078. Эти показатели дают для возраста 184 года довольно точную оценку силы влияния доставшейся дереву площади питания на его диаметр, равную 7.7%.

2. При разделении совокупной выборки на две части, в первую из которых отобрали деревья, площадь питания которых захватывала территорию прогалин, а во вторую те, которые находились вдали от них, оказалось, что средние диаметры в первой группе были выше (40.1 ± 0.7), чем во второй (37.8 ± 0.5), и это было ожидаемо. Неожиданным оказалось другое, а именно – вблизи прогалин деревья более активно использовали доставшуюся им площадь питания и она коррелировала с диаметром дерева при $r = 0.400 \pm 0.075$, тогда как в местах без прогалин площадь питания дерева вообще не влияла на его диаметр при корреляции, близкой к нулю ($r = 0.081 \pm 0.071$).

3. Сила влияния доставшейся дереву площади питания на его диаметр оказалась в 2–4 раза меньше, чем в результатах других авторов, использующих способ деления расстояний между соседями пропорционально их размерам, т.е. зависимые переменные величины. Их применение в качестве «фактора» происходит по недоразумению, допущенному в самом начале их использования в 1970-е гг. В таких полигонах уже есть размер дерева, так как большая часть площади приписывается крупному, а меньшая – мелкому дереву пропорционально их диаметрам или размерам крон.

4. С общебиологической точки зрения, полученные данные позволяют утверждать, что в спелом древостое конкуренция соседей повлияла на диаметр дерева, как отражение его фенотипа, с силой 7.7%. На иные факторы, большая часть которых неизвестна или трудноопределима, приходилось 92.3% влияния.

Вопросы для самопроверки

1. Зависимые и независимые переменные величины в площади питания. Какие из них считаются факторами и почему? Привести пример с простыми и «пропорциональными» площадями питания деревьев.

2. Как проводят репрезентативную и случайную выборки модельных деревьев? В чем их различия и преимущества в сравнении с полевым способом отбора моделей?

3. Как выстраивают полигон питания дерева и с какой силой его площадь влияет на диаметр дерева? Ее сравнение с силой влияния генотипа дерева. На какой фактор должны быть направлены усилия лесовода?

4. Почему деревья, «правильно реагирующие» на увеличение личной площади питания, к возрасту спелости оказываются в меньшинстве? Как срабатывает здесь механизм изменения частот правых и левых форм и в каком возрасте деревья-лидеры будут использовать этот механизм наиболее эффективно?

Глава 6

ЗАКОНЫ РАЗВИТИЯ ОДНОЯРУСНЫХ ДРЕВОСТОЕВ

6.1. Известные законы – естественного изреживания, ранговый закон роста, закон морфогенеза древостоев

Закон естественного изреживания древостоев был сформулирован Г.Ф. Морозовым в 1920 г. (по: Тихонов, 2011). В соответствии с ним древостой развивается из появившегося самосева и молодняка в спелый древостой с естественным сокращением числа деревьев на единице площади. Различия в начальной густоте возникающего древостоя бывают просто огромны – от нескольких сотен и до десятков тысяч деревьев на 1 га. К спелости, однако, их остается не более 500–700 шт./га. Тысячи деревьев погибают.

Это был самый первый закон, на логических выводах из которого было основано, по сути, все классическое лесоводство. Он настолько очевиден, что о нем даже не упоминают в учебниках и инструкциях, а сразу переходят к его использованию, распределяя деревья на три категории: I – лучшие, II – вспомогательные, III – нежелательные (Правила..., 2007, 2017). Он находит подтверждение на множестве примеров и не нуждается в специальном доказательстве. Его действие отражают все таблицы хода роста основных лесообразующих пород.

Ранговый закон роста деревьев в молодняках Е.Л. Маслакова (Маслаков, 1984). В соответствии с ним начиная с возраста 6–8 лет деревья растут, просто увеличивая свои размеры, оставаясь в основном либо крупными, либо мелкими; средние растения меняют свои ранги как вверх, так и вниз. Так, в посадках сосны между площадями сечения деревьев в возрасте 10 и 40 лет корреляционное отношение имеет значение 0.88, а в 15 и 40 лет эта связь оказывается почти функциональной (Маслаков, 1984, с. 97).

Мы показали (Рогозин, 2015), что действие этого закона усиливается в культурах с меньшей густотой, где будущие деревья-лидеры диагностируются уже в возрасте 4–5 лет, и ожидаемая вероятность их выявления составляет 68% для сосны и 64 % для ели, а в 7–10 лет эти вероятности возрастают до 74–76 %. Ослабление же этого закона происходит в более густых культурах и выражается в том, что самые мелкие растения начинают формировать во много раз больше крупных стволов. Так, при сокращении расстояния между растениями в ряду от 0.69–0.75 м до 0.55–0.60 м частота формирования деревьев-лидеров из мелких стволиков возрастала от 4 до 26 %, т.е. в 6 раз.

Именно в густых молодняках сосны в прошлом видный лесовод Г.Р. Эйтинген (Эйтинген, 1934) как раз и обнаружил аналогичное резкое повышение рангов роста у мелких растений. Далее из этого явления он выстроил *идеологему* интенсивных рубок ухода по верховому способу, где для мелких растений освобождали жизненное пространство за счет рубки крупных деревьев-лидеров с мощной кроной. В старых учебниках им иногда приписывали некие особенно сильные свойства по подавлению соседствующих деревьев и называли «дерево-волк». Сравнение сильно действовало на неокрепшие умы студентов и оставалось у них на всю жизнь – возникало желание идти и немедленно «спасать» слабые деревца от агрессии жирующих крупных деревьев. Разрушить этот яркий образ нелегко, и «зоо-модель» дерева-волка находит своих сторонников до сих пор.

Ранговый закон Е.Л. Маслакова и его подтверждение в работах других исследователей (Дворецкий, 1966; Комин, 1970; Рогозин, Разин, 2015) лишают теоретических оснований концепцию верхового способа рубок ухода, предложенную в 1930-х гг. Г.Р. Эйтингеном.

Закон морфогенеза одноярусных древостоев Г.С. Разина

В гл. 2 этот закон был рассмотрен очень подробно, здесь же дается его краткое описание, история появления и связь с законами экологии.

Вначале закон был сформулирован как «основная закономерность морфогенеза простых одноярусных древостоев» (Разин, 1979) и только спустя 30 лет был отнесен к рангу закона (Рогозин, Разин, 2012). Напомним, что согласно этому закону древостой лишь один раз за свою жизнь достигает предельных состояний развития по целому ряду показателей (сомкнутости крон, сомкнутости полога, сумме площадей сечений стволов, текущему приросту и запасам древесины), после чего снижает их тем раньше и сильнее, чем выше была его начальная густота. Параметры густоты были определены от 0.7–1.0 до 170 тыс. шт./га. В соответствии с названным законом развитие древостоя четко делится на два периода: прогресс и регресс. Исходя из них нужен совершенно разный тип хозяйственного воздействия (управления древостоем) – активный на стадии прогресса и пассивный – на стадии регресса. Активное воздействие включает в себя интенсивную регуляцию густоты рубками, пассивное – удаление только отмирающих деревьев (Рогозин, Разин, 2015). При этом регресс очень густых моделей начинается уже с 15 лет.

Закон этот конкретизирует действие закона популяционного максимума и закон предельной численности популяции в экологии (Одум, 1986). Биологам они известны, но их проявления в лесных насаждениях убедительно показали

на математико-статистических моделях пока только Г. С. Разин и З.Я. Нагимов (Рогозин, Разин, 2015; Нагимов, 2000).

Следует также вспомнить о том, что первые попытки связать действие всеобщих законов природы с законами роста древостоев появились с началом применения статистических методов в начале XIX в. Известный лесовод-таксатор проф. Н. В. Третьяков (1927) обнаружил в распределении диаметров деревьев их соответствие распределению случайных величин по закону Лапласа–Гаусса, в котором проявляет себя и всеобщий закон «Золотого сечения» (Чернов, 2012). Это послужило тогда для Н.В. Третьякова основанием для введения «закона единства строения древостоев». Но далее исследователи начали проверять его и обнаружили нарушение «единства» в асимметрии диаметров в среднем возрасте. То есть закон оказался частной закономерностью, причем для насаждений только спелого возраста.

Неудача с выдвижением этой закономерности в качестве закона послужила сильным отрезвляющим моментом. Поэтому далее лесоводы очень осторожно стали относиться к введению новых законов, предпочитая и даже *рекомендуя* называть их «закономерностями». Именно по этой причине обнаруженный закон развития одноярусных древостоев Г. С. Разина (1979) был допущен к публикации с условием, что он будет назван как «основная закономерность», о чем мне рассказывал лично сам автор этого закона. Такое название закона сразу понизило его статус до заурядного явления и на 30 лет задержало его признание, и споры о том, закон ли это, продолжались до 2015 г.

В конце XX в. очень мощно развивалась экология, где в отличие от лесоводов ученые-экологи не стеснялись называть открытые закономерности законами. За относительно короткий срок к 1990-м гг. число законов и правил в экологии насчитывалось уже около 20 (Реймерс, 1994). Лесоводство же по-прежнему остерегалось «лесные» закономерности называть законами, а экологи не вмешивались в лесные науки, которые детально занимались моделями роста и развития древостоев. Популяризации закона Г.С. Разина мы посвятили целую серию работ, в том числе критических. Читателей, интересующихся моделями хода роста, мы отсылаем к монографии (Рогозин М. В., Разин Г. С. Развитие древостоев: модели, законы, гипотезы. Пермь: ПГНИУ, 2015. 277 с. (11 Мб). URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=24420793>). В ней также есть поучительная история о том, почему этот закон, а также закон Е.Л. Маслакова оставались неизвестными лесоведам более 30 лет.

6.2. Выдвигаемые законы

6.2.1. Закон гомеостаза частот деревьев правых и левых форм А. М. Голикова

Этот закон был рассмотрен в гл. 2, и здесь мы только повторим его краткое описание. Обобщение экспериментальных фактов из работ А. М. Голикова позволяет сформулировать *Закон гомеостаза частот деревьев правых и левых форм*, по которому их частоты стремятся к соотношениям 50:50 либо 62:38 и других соотношений нет, и эти колебания частот происходят строго в пределах закона «Золотого сечения».

6.2.2. Закон неравномерного размещения деревьев

Впервые о неравномерности и групповой структуре древостоев из российских ученых упоминают И.В. Логвинов (1955) и Н.Д. Лесков (1956). В лесной даче Тимирязевской сельхозакадемии во множестве спелых насаждений группы деревьев, окна и прогалины встречались независимо от того, возникали ли древостои естественно или создавались культурами (Нестеров, 1961).

Изучение пространственного размещения деревьев сосны, ели и березы в синузиях подроста, в молодняках, средневозрастных, приспевающих и спелых насаждениях с анализом частот наименьших расстояний между деревьями показало (Ипатов, Тархова, 1975), что групповое размещение деревьев есть на всех участках. Так, в приспевающих и спелых насаждениях деревья сосны с расстоянием между ними 65–204 см встречаются в 28–50% случаев, а у ели на расстоянии 50–122 см растет 44–48% деревьев.

Исследования в этом направлении показали, что групповая структура свойственна всем насаждениям сосны обыкновенной, где деревья чаще всего располагаются неравномерно (Зайченко, 1973; Чудный, 1976; Лебков, 1989; Грибанов, 1993), а также ели тьянь-шаньской, где в пространственной структуре насаждений биогруппы выступают как организующие центры (Проскуряков, 1981). В Сибири некоторые авторы (Бузыкин и др., 1983) подметили стремление структуры насаждений с возрастом становиться более случайной (но это совсем не значит, что она становилась случайной полностью). В насаждениях Северо-Запада России деревья-лидеры с раннего возраста размещаются нерегулярно как в культурах, так и в естественных лесах и сохраняют эту неравномерность до возраста спелости (Маслаков, 1999; Мартынов, 2010).

Перечисленные работы, рассматривают биогруппы как природное явление и убедительно показывают, что на развитие деревьев в древостое действуют некие факторы, значимо влияющие на их размещение по территории. Биогруппой считают скопление деревьев (два и более) и в раннем возрасте к ним относят деревья-лидеры или, в другой трактовке, деревья будущего. Критерием биогруппы принимали расстояние между деревьями примерно до 2.5 м, так как в спелых древостоях 1–2-го классов бонитета среднее расстояние между деревьями, рассчитанное из таблиц хода роста, составляет примерно 4–5 м, и расстояние менее 2.5 м можно считать скоплением деревьев, а 8 м и более – окнами в пологе древостоя.

Изучение чрезвычайно густых искусственных биогрупп сосны, созданных посадкой 144 и 50 сеянцев на площадках 1.0×1.0 м в Опытном лесничестве Брянского технологического института, показало, что площадки, которые вначале прижились, спустя 38–47 лет оказались либо пустыми, либо без деревьев-лидеров в 32% (!) случаев (Марченко, 1995, с. 109). Брянские лесоводы давно изучают биогруппы в насаждениях. Так, в структуре 160-летнего сосняка лещиновом состава 7С3Е обнаружено, что 37–39% деревьев в нем размещались биогруппами (Марченко С.И., 1983). В Черниговской области в культурах сосны 13–48-летнего возраста 48% лучших деревьев располагались на расстоянии до 2.5 м (Марченко, Брайко, 1985). В других 35-летних культурах сосны с высокой полнотой уже 57% лучших деревьев росли в биогруппах, при этом различия в диаметрах одиночных деревьев и деревьев в биогруппах оказались несущественны (Марченко и др., 1983).

Длительные исследования в этом направлении позволили С.И. Марченко прийти к заключению, что случайное размещение деревьев на самом деле совсем не случайно и обусловлено энергетическими взаимодействиями в системе Земля–растение, и образование прогалин и скоплений деревьев вызвано наличием дискомфортных и благоприятных зон. Это привело брянских исследователей к выводу, что необходимо изменить *всю систему* лесоводства, основанную на принципе равномерного размещения деревьев и на том, что древостой представляет собой совокупность растений, организованных борьбой за существование. В свете этого положения в основном и рассматривалась структура в сообществах древесных растений весь XX век во множестве работ (Третьяков, 1927; Сукачев, 1953; Мелехов, 1980; Сеннов, 1984, 1999). Предложено отказаться от этой системы и заложить в основу лесоводства принцип группового размещения деревьев по так называемым

«биоактивным зонам»); в БГИТА разработан даже специальный учебный курс «Нетрадиционное лесоводство» (Марченко И., Марченко С., 1998).

Становится очевидным, что биогруппы для лесного насаждения являются его атрибутом. Однако по канонам лесоводства их необходимо было разреживать. Эта рекомендация, похожая на требование, появилась из тезиса, который казался бесспорным, что деревья конкурируют между собой за элементы питания и что чем деревья ближе, тем конкуренция сильнее; поэтому для ее снижения деревья надо «отдалить» друг от друга. И тезис этот вроде бы подтверждают лесные культуры, где деревья растут лучше благодаря равномерному размещению. Однако со временем и в них образуются неравномерности, и они сохраняются до спелого возраста (Нестеров, 1961; Маслаков, 1999).

Значит, в теории рубок ухода с ее стремлением к созданию равномерной структуры насаждений оказалось что-то не так, и нужно было с пристрастием проверить такие рубки. В этой связи оказались примечательны рубки ухода за «деревьями будущего». Рубки эти предложил немецкий лесовод Вагнер в 1930-е гг., и на него ссылается С.Н. Сеннов (2005), когда в лесах Ленинградской области такой уход был проведен. В этих опытных рубках в 40-летних сосняках удалили 70% (!) деревьев, мешающих «деревьям будущего», и оставили на пробной площади равномерно размещенные 112 деревьев (650 шт./га) с диаметрами 8–20 см. Автор характеризует структуру этого древостоя таким распределением по ступеням диаметра: 20 см – 10%, 16 см – 30%, 12 см – 52% и 8 см – 8%, из чего можно заключить, что оставляли деревья 1–4-х классов Крафта, равномерно и одиночно оставляя их по площади, т.е. биогруппы при этом разреживали обязательно (Сеннов, 2005, с. 193).

Спустя 60 лет были подведены итоги, и они оказались просто поразительны. При сравнении деревьев с начальными диаметрами 16 и 12 см, частота которых в сумме была наибольшей и составляла 82%, прирост по диаметру у них достоверно не отличался от контроля, где рубки не проводили. Такой же результат был обнаружен у ели в смешанном древостое, где ее рост практически не зависел от расстояний до ближних деревьев березы, при статистически недостоверной силе влияния этого расстояния, равной всего лишь 8% (Сеннов, 2005, с. 194).

На основании этих данных С.Н. Сеннов делает вывод о том, что развитие дерева слабо зависит от размеров соседей и от расстояния до них. Но самым поразительным результатом интенсивного освобождения от соседей для «деревьев будущего» оказалась их собственная гибель по точно тем же

естественным причинам и с такой же интенсивностью, что и на контроле, где густота оставалась в 3-4 раза больше. Однако этот очень странный результат автор объясняет только предположениями – влиянием «корневой конкуренции» и «микроусловий», оставляя читателя в полном неведении о реальной силе их влияния. При этом точно такие же неудачи с «деревьями будущего» наблюдались и в Германии (Сеннов, 2005, с. 34–39, 194).

Заметим, что объем почвы, который осваивают корни взрослых деревьев сосны, составляет примерно 5% относительно возможного (Орлов, Кошельков, 1977). Из этого следует, что 95% объема почвы вблизи какого-либо дерева могут свободно занимать его соседи и «корневая конкуренция» без ее *количественного* определения остается не более чем предположением.

Почему же деревья, получившие после рубок ухода в разы большую площадь питания, не ответили на это повышением прироста? Почему они «не послушались» лесовода? На наш взгляд, причинами явились прежде всего сами свойства древостоя как целого: во-первых, наличие определенного типа (модели) развития фитоценоза с фазами прогресса и регресса в соответствии с законом Г.С. Разина; во-вторых, воздействие на древостой было на пике его прироста либо уже в фазе регресса; в-третьих, произошло разрушение атрибутивных групповых структур.

О биогруппах С.Н. Сеннов пишет следующее: «...групповое размещение деревьев в ельниках в 40–45 лет, отмеченных на старых схемах пробных площадей, сохранились и спустя 60 лет» (Сеннов, 2005, с. 39); при этом деревья, оставшиеся в одиночестве после разреживания биогрупп, не увеличили свой прирост по сравнению с контрольными деревьями с такими же начальными диаметрами (Сеннов, 1999).

Тем не менее Правила ухода за лесами как в 1980-е гг., так и ныне действующие (Правила..., 2017) как бы «не заметили», что идея оптимизации густоты *в любом возрасте* по-прежнему остается гипотезой о том, что это *может приводить* к увеличению прироста всего древостоя. И гипотеза эта не доказана до сих пор! (Мы не берем в расчет работы, где доказательства были скромно ограничены приростами по диаметру, и где не было моделей и эскизов таблиц хода роста, или сравнения запасов спустя 15–30 лет в опыте и в контроле так, как это было сделано С. Н. Сенновым).

В последнее время вновь возрастает интерес к структуре древостоев с объяснением неравномерности размещения деревьев внутриценотическими причинами (Петренко, Семечкин, Петренко, 2012; Гавриков, 2013). Появились и совершенно новые методы картирования деревьев с помощью

радиотомографии (Доржиев и др., 2016). В целом же новые методы моделирования структур фитоценоза продолжают традиционно считать световую конкуренцию *основным* фактором формирования и развития лесных экосистем, модели которых включают до 20 физических, климатических и биологических параметров (Грбарник, Секретенко, 2015; Колобов, 2012). Но чем сложнее модель, тем труднее ее применение. Заметим также, что сложные биогеофизические модели для динамики структуры древостоев предлагались еще в середине XX в. (Хильми, 1957), которые так и не нашли применения в лесоводстве.

Возвращаясь к нашим данным по густоте сосны, сошлемся на мозаичный рисунок из клеток 10×10 м (см. рис. 3.13). Но иллюстрировать их густоту можно не только затемнением ячеек, но и в виде диаграммы. В возрасте 170 лет их густота колебалась в пределах 0–7 шт., а в 120 лет она составляла 1–10 шт., с модальными классами 5 и 7 шт. (рис. 6.1).

Встречаемость числа деревьев сосны на площадках 10×10 м приближается к частотам нормального распределения, и в крайних классах их густота различается в 7–10 раз. Из частот этого ряда следует, что можно говорить о наиболее часто встречающейся густоте этих площадок, но никак не о регулярном размещении деревьев, которое возможно лишь гипотетически.

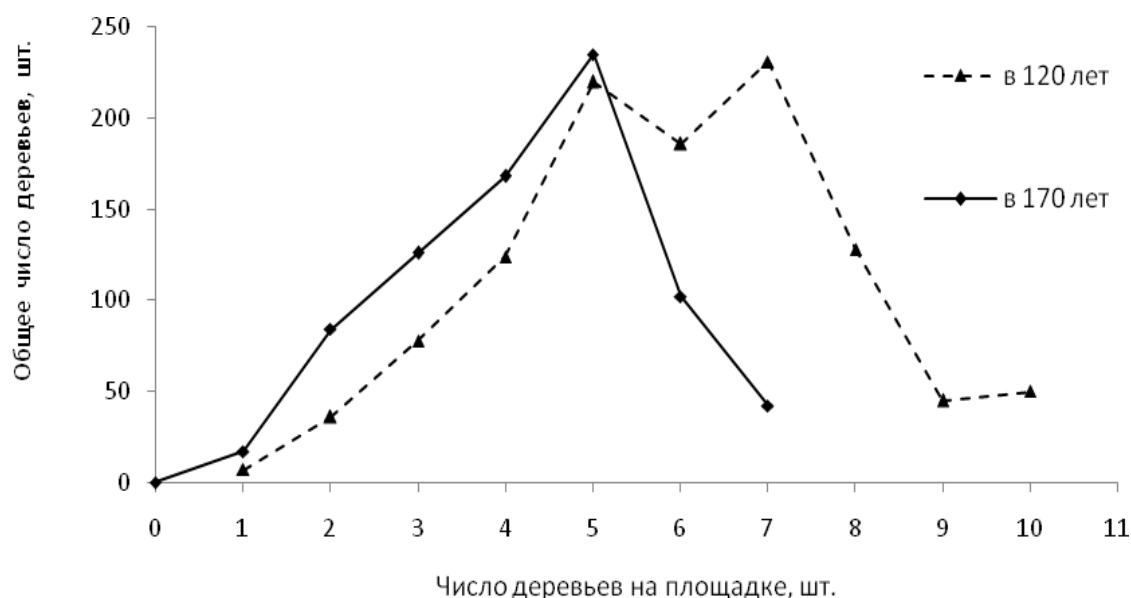


Рис. 6.1. Неравномерность размещения деревьев сосны в древостое на площадках 10×10 м

Проведенный краткий анализ показывает, что исследователи пока никак не могут найти причины и определить силу их влияния на формирование неравномерностей в структуре древостоев, считая априорно «главной силой»

световую конкуренцию. Но если она – главная, то деревья-лидеры с возрастом тотально подавили бы *всех соседей* и остались бы поодиночке. Но этого не происходит. Значит, световой фактор важен, но главный все-таки не он. Остается просто признать за древостоем *право оставаться* неравномерным.

Таким образом, результаты исследований многих авторов, а также результаты наших исследований свидетельствуют о том, что в лесных экосистемах всегда имеет место неравномерное (случайное и групповое) размещение древесных растений в их сообществах. При этом в биогруппах встречается до половины деревьев, а задаваемое искусственно равномерное размещение деревьев со временем превращается в неравномерное.

Поэтому есть все основания ввести ***Закон неравномерного размещения деревьев в спелых насаждениях*** – «в спелых насаждениях деревья всегда размещаются неравномерно, несмотря на то, что их могли высаживать равномерно в культуры или стремились к этому рубками».

6.2.3. Закон партнерства деревьев в микроценозах

Впервые о резком снижении внутривидовой конкуренции у соседствующих деревьев упоминалось еще в 1976 г. Явление это было установлено в опытных культурах ели, заложенных с целью разработки таблиц хода роста в зависимости от начальной густоты. В них обнаружилось заблаговременное, за 2-3 года до смыкания крон, снижение в 2 раза прироста у боковых ветвей, начавшееся при расстоянии между кронами в 0.4 м; затем, после прорастания крон друг в друга, прирост плавно увеличивался в 1.6 раза относительно достигнутого минимума. Причины таких колебаний прироста авторы объяснили «сменой внутривидовой конкуренции на взаимную толерантность» (Кайрюкштис, Юодвалькис, 1976).

Для понимания механизма образования биогрупп как особых структур в фитоценозах были введены концепции «фитогенного поля» А.А. Уранова (1965), «ценогенного поля» А.Е. Катенина (Почвы..., 1972), а также «эффект группы» Ю.В. Титова (1978) с настройкой активности процессов обмена у отдельных растений на режим его колебаний в своей группе.

Совершенно иная настройка роста была обнаружена в девственных 180-летних древостоях ели и пихты на Среднем Урале. Здесь деревья с близким типом динамики сезонного прироста по диаметру росли на дальних расстояниях друг от друга, а деревья с разной его динамикой в течение сезона – с различиями в пиках прироста в 1-2 недели – образовывали биогруппы из нескольких деревьев, существующие много десятилетий (Горячев, 1999).

В последнем явлении можно предполагать настройку деревьев друг на друга внутренними эпигенетическими регуляторами, а также отбором в эти группы правых форм деревьев, толерантных к конкуренции (Рогозин, Голиков, Разин, 2014). Биогруппы в лесу встречаются довольно часто, и в них растет от 28 до 57% всех деревьев насаждения (Ипатов, Тархова, 1975; Марченко, 1995).

При изучении нашего 184-летнего древостоя рассчитанное по общей густоте среднее расстояние между деревьями составило 547 см. Расстояние в $\frac{1}{2}$ от него и равное 270 см было принято в качестве критерия выделения биогрупп (рис. 6.2).



Рис. 6.2. Даже в старых лесах деревья успешно растут в биогруппах.
Это явление – своеобразный атрибут древостоя

В них, при расстоянии между деревьями 82–270 см, оказались растущими 40% деревьев сосны. Средние диаметры деревьев в них и в насаждении различались недостоверно и не более чем на 1.0% (Рогозин, 2018e).

Кроме того, в этом же насаждении в микроценозах размером 0.01 га, выделенных «механическим» способом на площади 2.16 га, их густота в возрасте 120–184 года повлияла на средний диаметр сосны с силой всего лишь 8.8–11.2%. При таком слабом влиянии густоты конкуренция в микроценозах перестает быть «главным» биотическим фактором, влияющим на рост деревьев.

Помимо биогрупп, в этом насаждении изучалось взаимное влияние соседствующих деревьев на расстояниях от 84 до 790 см. Оказалось, что деревья-соседи коррелируют диаметрами: крупное влияет на малое, и при расстояниях 84–450 см корреляция была равна $r = 0.52 \pm 0.04$, а на расстояниях 451–790 см ее значение снижалось до $r = 0.27 \pm 0.10$. Это указывает на партнерство деревьев, в отличие от конкуренции, которая должна была бы приводить, наоборот, к снижению корреляций диаметров на близких расстояниях. В случайных же парах деревьев корреляции оказались недостоверны. При этом сила взаимовлияния диаметров деревьев-соседей, равная 27.8%, получилась выше на порядок, чем влияние расстояния между ними (т.е. влияние конкуренции) на их диаметры, равное 2.2–2.8%.

Таким образом, соседствующие деревья взаимодействуют с пользой для друг друга и возникает эффект партнерства, или эффект группы Олли (Allee, 1931; Титов, 1978), что проявляется в согласованном увеличении или уменьшении их диаметров и их корреляции. По своей мощности эффект партнерства в 10 раз (!) сильнее конкуренции за свет и корневой конкуренции, которые оценивали здесь косвенно через фактор расстояния между деревьями

Чтобы понять механизм партнерства, далее использовали в анализе биогруппы только из двух деревьев и отношение в них диаметра большего дерева к меньшему (D_{\max} / D_{\min}). Выдвинули гипотезу, что если отношение будет больше в биогруппах, то и конкуренция в них будет сильнее. Для контроля использовали такое же число пар, образованных одним, а затем вторым деревом биогруппы с соседним ближним деревом. Указанные отношения оказались одинаковыми и равными 1.27. Средние диаметры также были равны (39.0 и 39.2 см), несмотря на громадные различия в средних расстояниях между деревьями, 195 см в биогруппах и 525 см в контрольных парах. Получается, что при усилении взаимодействия во много раз деревья никак не реагировали на это усиление, что свидетельствует не о конкуренции, а о партнерстве деревьев-соседей.

Если же деревья рассматривать в концепции экологической ниши и считать их организмами, потребляющими ресурсы в разное время (Горячев, 1999), то полученные выше отношения D_{\max}/D_{\min} совпадают с «постоянной Хатчинсона», равной 1.3. Она была введена для понимания того, что при таком ее значении конкуренция между симпатрическими видами минимальна, так как они, после изучения характера их питания, занимали разные экологические ниши (по: Розенберг, 2007).

Однако если далее взять не просто диаметры, а площади сечений деревьев и рассчитать отношение площади сечения большего дерева к малому, то у соседствующих деревьев средние значения этих отношений получились в пределах от 1.613 до 1.675, статистически не отличающихся от золотого сечения, равного 1.618. В случайных же парах деревьев искомое отношение было достоверно больше на 9.5% при $t_{\text{факт}} = 3.52 > t_{0.01} = 2.63$. То есть разнородность диаметров у деревьев-соседей ограничена статистической константой, равной золотому сечению, которое действует как глобальный механизм устройства Вселенной и проявляет себя во всех формах живой природы (Чернов, 2013). Поэтому можно полагать, что если оно обнаружено в древостое, то он гармоничен по своей структуре и отношения партнерства деревьев в нем будут определять его гомеостаз и долговечность.

Таким образом, есть все основания ввести в лесоведение *Закон партнерства деревьев в микроценозах* – «растущие в микроценозах деревья-соседи коррелируют своими размерами, не мешают друг другу в росте и не отличаются по размерам от деревьев, растущих более свободно».

6.3. Кратко об истории интенсивных рубок ухода

В лесоводстве проводят рубки ухода, известные под названиями «прочистки», «прореживания» и «проходные рубки». Теоретической основой этих рубок является увеличение площади питания у оставляемых деревьев с целью повышения их прироста и суммарного прироста всего древостоя. Их интенсивность до 1980 г. не превышала 10–20% и убиралась в основном подчиненная часть древостоя. Но далее их интенсивность возросла вдвое, и площадь только технологических коридоров (просек-волоков шириной до 5 м) допускалась уже в 15% относительно площади лесосеки. Поскольку общая интенсивность рубок принимается 25–30% (Правила..., 2017), возникает справедливый вопрос о верификации целей, декларируемых такими рубками.

Оказывается, такой верификации просто нет. Есть много эмоциональных высказываний о необходимости соблюдения технологии, но нет сводки отдаленных результатов. Между тем уже достаточно давно были получены результаты опытных рубок с подобной и даже более высокой интенсивностью (Сеннов, 1984), и эти результаты просто обескуражили ученых-лесоводов. По итогам 60-летних наблюдений было выяснено, что увеличение площади питания дерева в среднем возрасте путем удаления конкурирующих соседей

отнюдь не увеличивало прирост деревьев, как это полагалось по теории; далее этот вывод был подтвержден и в учебнике (Сеннов, 2005). Получается, что деревья, образно говоря, «не слушаются» лесовода и прирост почему то не увеличивают. Более того, рубки эти попросту изымают будущие запасы спелой древесины.

Знакомство с последними учебниками по лесоводству и лесной таксации (Верхунов, Черных, 2007; Калинин, 2011; Набатов, 2002; Сеннов, 2005) показало, что их авторы, рассматривая теоретические основы рубок ухода, ссылаются на классификацию деревьев немецкого лесовода Крафта, который еще в 1884 г. предложил разделять деревья на 5 классов по степени развития кроны. С некоторыми дополнениями она используется и сейчас (Желдак, Атрохин, 2003). Основным методом ухода за чистыми и одновозрастными древостоями при такой классификации считается «низовой метод», при котором удаляют усыхающие, отставшие в росте и «фаутные» деревья.

При этом авторы учебников, соблюдая традиции еще XIX в., отодвигают время начала регулирования текущей густоты к 40–50 годам, так как именно к этому возрасту наступает «дифференциация» деревьев на указанные классы Крафта. В хвойных молодняках такие рубки называют «прочистки», а после 40 лет – «прореживания». Примерно до 1980 г. при таких рубках в массовом порядке заготавливали мелкую деловую древесину (в основном жерди для изгородей). Но затем спрос на нее упал почти до нуля, и взоры лесников обратились к древесине средней крупности, которую можно было получить только после возраста 40–50 лет. И в правилах рубок ухода это сразу нашло отражение – интенсивность рубок увеличили в 2 раза, до 25–30%.

При этом, как ни странно, их теоретическая основа осталась прежней, несмотря на то, что прошло уже более 100 лет после Крафта, появились новые знания о лесе, и их нужно было интегрировать в лесоводство и в соответствующие правила ухода за лесом. Однако этого не произошло.

Так, в перечисленных учебниках нет упоминаний и ссылок на «основную закономерность морфогенеза одноярусных древостоев» Г.С. Разина (Разин, 1979), а также на «ранговый закон роста деревьев» Е.Л. Маслакова (Маслаков, 1984), известных уже четверть века к моменту выхода этих учебников. Мало того, в них не учитывались даже знания из новейшей практики – плантационного выращивания лесов. Получается, что теория по рубкам ухода в России осталась на уровне XIX в. В результате ныне существуют параллельно

два лесоводства – «классическое» и «плантационное». И объединить их невозможно. Они разные. В итоге возникает кризис лесоводства как науки.

Почему же это произошло? Рассматривая теоретическую основу рубок ухода, мы обнаружили, что ее можно свести к простой и в чем-то механистической идее: прирост биомассы дерева определяется его площадью питания, и чем она больше, тем выше *должен быть* прирост дерева. Это *долженствование*, как постулат, много лет казалось настолько очевидным и бесспорным, что не возникало даже мысли проверить его истинность в длительных опытах. Например, в одном опыте изреживать древостой в возрасте 10–15 лет, в другом – в 30 лет, в третьем – в 50 лет и затем все же посмотреть, что получится спустя лет тридцать.

При обзоре литературы (Рогозин, Разин, 2015) мы были удивлены тем, что из множества работ нам встретились работы лишь одного автора (Сеннов, 1984, 1999, 2005), где теория рубок ухода была верифицирована. В его работах было доказано, что увеличение площади питания у дерева в возрасте начиная от 40 лет путем удаления соседствующих деревьев не увеличивает продуктивность древостоя. Отметим, что опытов, начатых в более молодых древостоях (15–30-летних), у С.Н. Сеннова не было.

Таким образом, казавшаяся логически безупречной идея о повышении продуктивности насаждений рубками ухода в возрасте старше 40 лет не подтвердилась в длительных опытах. Из этого факта следует, что какие-то общие закономерности в развитии лесных экосистем классическое лесоводство упускало из виду.

Анализируя историю лесоводства, мы обнаружили в чем-то знаковую работу «Рубки ухода за лесом в новом освещении» Г.Р. Эйтингена (1934). Его идеи в свое время были передовыми и вдохновляли поколения лесоводов на применение новых идей в рубках ухода; на них ссылаются и сейчас.

Суть его исследований состояла в следующем. На 8 участках культур сосны и ели в возрасте от 15 до 38 лет автор срубил 4 тыс. деревьев и измерял у них все приросты по высоте, более 70 тысяч. Это были поистине феноменальные по объему исследования. На каждое дерево была заведена карточка, и по динамике прироста их разделили на 3 типа и 2–4 подтипа (всего 10). В те годы статистика уже была известна, и Г.Р. Эйтинген использовал ее, но анализ точечных диаграмм (полей автокорреляции), как это делается сейчас, тогда еще не применялся. Поэтому выяснение частот формирования деревьев-лидеров из деревцов разного размера было заменено Г.Р. Эйтингеном делением

деревьев на некие заранее указанные типы. В конечном счете результаты такого анализа свелись к тому, что в молодости устойчиво-слабый и устойчиво-сильный прирост имели около 90%, а неустойчивый – около 10% деревьев. Далее автор выяснил, что численность последней группы деревьев с неустойчивым приростом ближе к 40-летнему возрасту почти удваивалась.

На основании наличия такого удвоения числа деревьев с неустойчивым ростом (как сказали бы сейчас, меняющим ранги) и описания самых разнообразных типов прироста за 12–35 лет, а также акцента на изменения прироста по высоте от дерева к дереву автор предложил отказаться «...от консервативных способов рубок ухода, столетия господствовавших в лесоводственной литературе, исходивших из представлений о необходимости огульной вырубki всех отставших в росте деревьев...». Далее Г.Р. Эйтинген выдвинул новое положение, согласно которому «...всякое дерево, независимо от степени своего развития, может быть назначено в рубку в порядке ухода, и это находится в соответствии с представлением о подвижности положения дерева в ряду остальных деревьев, рост которых *может быть* (курсив наш. – М.Р.) улучшен путем вырубki части окружающих деревьев. Практические результаты этого способа рубок приводят к весьма благоприятным результатам, которые достигнуты в лесах, где он применяется под названием датского способа рубок ухода» (Эйтинген, 1934, с. 77).

Мы не случайно выделили курсивом слова *может быть*, так как Г.Р. Эйтинген *не имел результатов* проведения предлагаемых им новых рубок ухода в России и только предполагал, что они приведут к положительному эффекту. Он предложил их широкое внедрение главным образом потому, что лично побывал в Дании и описал в упомянутой работе результаты рубок ухода в этой стране, которые проводились там с 15-летнего возраста. Он приводил также описание опытных рубок, заложенных в 1930-е гг. в лесах СССР, причем отметим особо, что возраст начала рубок был не 15 лет, как в Дании, а 27–55 лет, т.е. намного больший. К сожалению, в период Великой Отечественной войны 1941–1945 гг. большая их часть была утрачена. Однако в Ленинградской области опытные рубки были сохранены, и именно в них проводил в 1980-е гг. свои исследования С.Н. Сеннов.

Как раз на результаты этих исследований (Сеннов, 1984, 1999, 2005) мы ссылались неоднократно как на экспериментальные факты.

6.4. Новая парадигма в лесоведении

В каждой науке всегда существует так называемая парадигма (от греч. Paradeigma – пример, образец). Это совокупность научных достижений, признаваемых всем научным сообществом в тот или иной период времени и служащих основой и образцом новых научных исследований. Уже достаточно давно в недрах традиционного лесоводства появились отличные от него «плантационное», «пригородное», «хроно-лесоводство» и даже «нетрадиционное лесоводство». То есть вполне в духе Т. Куна (Кун, 2009) в лесной науке начался кризис – появились противоборствующие научные школы и альтернативные теории.

Зарождение новой парадигмы лесоводства можно отнести, вероятно, к 1970-м гг., когда в моделировании роста древостоев в качестве нового фактора начали использовать их густоту (Разин, 1979). При старом подходе учитывали только условия местопроизрастания и типы леса, причем идентичность ценозов проверяли по модельным деревьям, а их рост соотносили со статичной шкалой бонитетов, и именно по классам бонитета составлялось множество моделей роста насаждений (таблиц хода роста). Они сыграли в XX в. первостепенную роль в выяснении характеристик максимально продуктивных древостоев в разных регионах нашей страны.

Однако они не давали ответа на вопрос, *из каких* состояний формируются древостои с полнотой 1.0. В 2010-е гг. на эту тему вновь развернулась дискуссия, и ряд вопросов не решен до сих пор (Рогозин, Разин, 2015).

Новая парадигма основана на пяти новых законах:

- законе роста деревьев в молодняках Е.Л. Маслакова;
- законе развития одноярусных древостоев Г.С. Разина;
- законе гомеостаза частот деревьев правых и левых форм А.М. Голикова;
- законе неравномерного размещения деревьев;
- законе партнерства деревьев в микроценозах.

Вытекающие из этих законов следствия позволяют сформулировать 20 новых положений – сопоставимо со старыми положениями, которые были закреплены в Правилах ухода за лесом (Правила..., 2007, 2017), а также описаны в учебниках. При этом ряд положений в старой парадигме был известен лишь в самых общих чертах (табл. 6.1).

Таблица 6.1. Сравнение основных положений парадигмы о развитии простых одноярусных древостоев в оптимальных условиях

№ п/п	Старая парадигма	Новая парадигма
1	Естественное изреживание происходит своевременно и закономерно.	Естественное изреживание запаздывает, вследствие чего древостой теряет производительность.
2	Высота древостоев мало зависит от их густоты. Ход роста (развитие) древостоя зависит от класса бонитета и лесорастительных условий.	Высота древостоев зависит не только от условий среды, но и от начальной густоты. Изначально менее густые насаждения с возрастом становятся более высокими.
3	Класс бонитета у древостоя с возрастом меняется незначительно.	Класс бонитета с возрастом меняется у большинства древостоев.
4	Дифференциация деревьев в древостое проявляется в полной мере в возрасте 30–40 лет.	Деревья-лидеры и деревья-аутсайдеры проявляют себя уже в возрасте 8–10 лет.
5	В структуре древостоя имеет место регулярное, случайное и групповое расположение деревьев. Био группы и прогалины образуются случайно.	Структура древостоя включает в себя био группы, в которых растет 28–57% деревьев. Био группы, окна и прогалины – это атрибуты древостоя.
6	В био группах деревья конкурируют и мешают расти друг другу. Поэтому они подлежат разреживанию.	Деревья-лидеры и био группы растут на геоактивных зонах и являются центрами, где накапливается запас. Их оставляют при разреживаниях.
7	Уход за густотой следует начинать в жердняках, в возрасте 21–40 лет.	Уход за густотой следует начинать еще до смыкания крон и заканчивать до наступления максимума полноты.
8	Максимум массы хвои наблюдается в среднем и старшем возрасте при оптимальной густоте.	Есть константы для массы хвои и объема крон. В ельниках при их развитии от начальной густоты 1.0–1.6 тыс. шт./га константы достигаются в возрасте 45 лет.
9	Максимум текущего прироста древесины в ельниках в таежной зоне приходится в среднем на возраст 40–50 лет.	Максимум текущего прироста в ельниках наблюдается при их развитии от минимальной густоты, и он приходится на возраст 40 лет, а в густых – на 25 лет.

Продолжение табл. 6.1

	Старая парадигма	Новая парадигма
10	Тип <i>хода роста</i> древостоя определяет класс бонитета, географическое и ландшафтное положение, тип леса.	Тип <i>развития</i> древостоя определяет его начальная густота, а при ее регуляции развитие зависит от возраста достижения максимума сомкнутости крон и полога.
11	В развитии древостоя выделяют молодняки, средневозрастные, приспевающие, спелые и перестойные насаждения.	Развитие древостоя делят на фазы прогресса и регресса, т.е. на периоды <i>до и после</i> максимума прироста. Сбег ствола в фазе регресса является константой.
12	Регуляцию густоты проводят вплоть до приспевающего возраста.	Активную регуляцию густоты проводят только в фазе прогресса, т.е. при высоких классах бонитета примерно до 40 лет.
13	Регрессом считается возраст, когда объем отпада становится больше текущего прироста.	Регресс определяется падением текущего прироста и начинается в среднем возрасте и даже в молодняках; в нем проводят пассивные рубки отставших в росте деревьев.
14	Адаптивные различия левых и правых форм деревьев известны с 1980 г. Их использование в теории и практике лесоводства пока не находит применения.	Левые формы предпочитают сухие условия и плохо переносят конкуренцию, а правые любят влажные почвы и конкуренцию переносят лучше. При этом густота влияет сильнее, и в период сомкнутости правые формы начинают преобладать даже на снижающих их рост сухих почвах.
15	Конкуренция между деревьями является одним из главных факторов внутри ценоза, влияющих на рост деревьев в любом возрасте и в любых структурах древостоя.	Конкуренцию деревьев определяет расстояние между ними и густота микроценоза, но эти факторы влияют на диаметры и отпад деревьев к спелому возрасту с силой лишь около 10%. При таком слабом влиянии конкуренция уже не является главным фактором, определяющим размер деревьев.
16	Взаимное влияние деревьев друг на друга имеет место, но численные характеристики его как фактора не установлены.	У соседствующих деревьев возникает эффект партнерства, что проявляется в согласованном увеличении или уменьшении их диаметров. По мощности он равен 27.8%, что в 10 раз сильнее, чем конкуренция за свет и корневая конкуренция (2.2–2.8%), если их оценивать косвенно через расстояние между деревьями.

№	Старая парадигма	Новая парадигма
17	Площадь питания дерева рассчитывают в полигоне с делением расстояний к соседям пропорционально их размерам. Она влияет на размер дерева на среднем уровне (примерно на 30%).	Площадь питания дерева рассчитывают как независимую переменную величину в полигоне с делением расстояний к соседям на 1/2. Такая <i>доставшаяся</i> деревьям площадь питания влияет на их размеры в спелом возрасте очень слабо (с силой 7.7%).
18	Концепция экологической ниши применительно к отдельным деревьям не рассматривалась.	В концепции экологической ниши деревья можно рассматривать как организмы, потребляющие ресурсы питания в разное время. Тогда одинаковый средний размер деревьев в биогруппах и в древостое, а также эффект партнерства и взаимная корреляция диаметров деревьев-соседей находят биологическое объяснение.
19.	В микроценозах сила влияния их густоты на интенсивность отпада в численном выражении не установлена.	В микроценозах сосны, сформированных как площадки 10×10 м, их густота в возрасте 120 лет влияет на отпад к возрасту 170 лет с силой всего лишь 4.7%. В остальных 95.3% случаев на отпад влияют другие факторы.
20	Критерием правильности проведенных мероприятий по уходу за древостоем является сохранение относительной полноты на уровне 0.5 – 0.6.	Критерием правильности ухода за лесом, предложено использовать биологическую константу, равную золотой пропорции 1.618. Она присутствует в отношениях площадей сечений стволов у деревьев-соседей и указывает на древостой как на гармоничный и хорошо отлаженный целостный организм.

Новая парадигма меняет подходы и методы изучения не только простых, но и сложных древостоев и экосистем в целом, конструирования моделей их развития и методы составления различного рода таблиц хода роста, принципы селекции, лесного семеноводства, создания лесных культур, принципы управления лесными насаждениями, в частности, уход за лесом, и т.д.

Положения новой парадигмы соответствуют шести законам развития и функционирования простых одноярусных древостоев, установленных российскими лесоводами.

Вопросы для самопроверки

1. Как влияет расстояние между деревьями в биогруппах на диаметр большого и малого дерева? Насколько средний диаметр деревьев в биогруппе отличается от среднего по древостою?

2. Что такое партнерство соседствующих больших и малых деревьев, как его измеряют с помощью корреляции диаметров и как зависит его уровень от расстояния между деревьями?

3. В чем проявляется групповая структура насаждений и как выделяют биогруппы? Как доказывается Закон неравномерного размещения деревьев?

4. Как был обнаружен Закон партнерства деревьев в микроценозах? Привести примеры взаимной корреляции диаметров и другие аргументы для его доказательства.

5. Концепция экологической ниши для деревьев, которые можно рассматривать как организмы, потребляющие ресурсы питания в древостое в разное время. Что такое постоянная Хатчинсона и что она показывает?

6. Как у деревьев-соседей была обнаружена биологическая константа, равная Золотой пропорции? О чем свидетельствует ее наличие?

7. Почему идея интенсивных рубок 1930-х годов по верховому способу Г.Р. Эйтингена оказалась не состоятельна? О каких законах развития древостоев в то время еще не было известно?

8. Новая парадигма лесоведения. На каких законах она основана? Привести 7–10 положений новой парадигмы в их сравнении с положениями старой парадигмы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований и методы их получения, описанные в пособии, отражают достижения лесоводственных наук последних десятилетий, а выводы формулируются на *экспериментальных фактах*. На их основе выстроена система аргументации для выдвижения новых законов и закономерностей. Некоторые из них появились после интеграции новых знаний из других наук и областей: из таксации (модели роста древостоев), из экологии и генетики сосны и ели (правые и левые формы). Это помогло вскрыть ряд тенденций в устойчивости (гомеостазе) популяций хвойных пород в зависимости от факторов, которые человек может регулировать. Эволюция лесных экосистем последние столетия происходит уже под влиянием человека, но ее механизмы обусловлены законами, которые человек менять не может.

Однако если человек игнорирует эти законы, то результаты его воздействия на леса, например, интенсивными рубками ухода, отбором плюсовых деревьев и их размножением, перемещением семян и т.д., скорее всего и в лучшем случае будут нейтральными, а могут быть и отрицательными. Некоторые положения новой парадигмы лесоведения очень просты. Они были известны давно, но из-за простоты отодвинуты на второй план. Для повторного доказательства их значимости потребовалась большая доказательная база, и она демонстрируется в пособии в виде многочисленных рисунков.

Хвойные виды обладают поистине уникальным долголетием. Например, возраст самой старой ели в Швеции составил 9.5 тыс. лет (!). По своим размерам геномы ели и сосны превосходят геном человека в семь раз, в связи с чем пока нет нужды увеличивать генетическое разнообразие хвойных искусственно.

При обучении студентов возможен выбор некоторых разделов и вопросов в качестве «главных»; однако заметим, что успеху сохранения лесов в устойчивом состоянии способствует учет *всех факторов*, определяющих их устойчивость. Поэтому важны все вопросы. После обучения методам статистического и логического анализа получаемых данных, которое трудно представить без активного сотрудничества с преподавателем, освоению материала хорошо помогает самостоятельная подготовка – рефераты и

особенно выступления с короткими устными докладами по отдельным вопросам. При этом следует понимать, что приводимые в этом пособии экспериментальные данные (таблицы, диаграммы, поля корреляций, рисунки, фотографии) служат примерами того, «как делается наука». Их следует запоминать с формированием *образов и картин явлений* в целом, не вдаваясь в детали. Но! Важно проговаривать про себя а лучше вслух, причем несколько раз, вытекающие из этих картин и образов выводы, осваивая термины лесоведения с тем, чтобы убеждать далее других в своей правоте и применять самому новые знания на практике.

Моделировать экосистему означает понять ее структуру, взаимосвязи между элементами и внешними факторам и, как следствие, прогнозировать ее развитие с последующим выбором оптимального управленческого решения (Фарбер, Соколов, 2005). В связи с переводом описания лесных насаждений и экосистем на математический язык, где основным элементом является древостой, вопрос площади питания дерева выступает как один из важнейших. Надо признать, что в процессе познания лесных экосистем с применением их количественного описания делаются лишь первые шаги, несмотря на вековой опыт лесоводства, где управление развитием древостоев осуществлялось во многом интуитивно, а также проверкой на практике множества предлагаемых видов рубок ухода и их вариантов, посадкой опытных культур и т.д.

На примере детального изучения структуры соснового древостоя весьма преклонного возраста с высокой полнотой здесь было показано, как ее анализ позволил сформулировать «закон неравномерного размещения деревьев» и «закон партнерства между деревьями в микроценозах».

В совокупности с тремя другими законами, известными ранее, но не описанными в учебниках, в настоящем учебном пособии удалось их интегрировать и представить в виде 20 положений новой парадигмы лесоведения.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Айвазян С.А., Мхитарян В.С.* Прикладная статистика и основы эконометрии. М.: «ЮНИТИ», 1998. 124 с.
- Антанайтис В.В., Загреев В.В.* Прирост леса. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 200 с.
- Анучин Н.Н.* Лесная таксация. М.: Лесная пром-сть, 1982. 552 с.
- Багинский В.Ф.* Ход роста древостоев и его отражение в таблицах и математических моделях // Лесное хоз-во. 2011. № 2. С. 40-42.
- Битков Л.М.* Устойчивость доминирующим деревьям ели европейской к корневой губке после проходных рубок // Лесное хоз-во, 2008. № 5. С. 23–24.
- Битков Л.М.* Хронобиологическая концепция лесоводственных мероприятий в сложных ельниках на юго-западе района хвойно-широколиственных лесов европейской части Российской Федерации (Калужская область): дис.... д-ра с.-х. наук. Брянск, 2009. 304 с.
- Большакова Н. В.* Влияние густоты и размещения посадочных мест на рост ели при выращивании культур по интенсивным технологиям: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб., 2007. 24 с.
- Борисов А. Н., Иванов В. В., Екимов Е. В.* Метод оценки пространственного распределения ресурса в экологической нише // Сибирский лесной журнал. 2014. № 5. С. 113–121.
- Бузыкин А.И., Охонин В.А., Секретенко О.П.* и др. Анализ пространственной структуры одновозрастных древостоев // Структурно-функциональные взаимосвязи и продуктивность фитоценозов. Красноярск, 1983. С. 5–12.
- Вайс А.А.* Научные основы оценки горизонтальной структуры древостоев для повышения их устойчивости и продуктивности (на примере насаждений Западной и Восточной Сибири): автореф. дис. д-ра с.-х. наук. Красноярск, 2014. 33 с.
- Верхунов П.М., Черных В.Л.* Таксация леса. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. 395 с.
- Гавриков В. Л.* Рост леса: уровни описания и моделирования. Красноярск: Сибирский федер. ун-т, 2013. 176 с.
- Голиков А. М.* Эколого–диссимметричный и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной // Лесоведение. 2011. №5. С.46-51.
- Голиков А.М.* Эколого-диссимметрический подход в генетике и селекции видов хвойных. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2014. 162 с.
- Голиков А.М., Жигунов А.В.* Использование эколого–диссимметрического подхода в селекционной практике генетического улучшения хвойных лесов: метод. рекоменд. СПб: СПбНИИЛХ, 2012. 62 с.
- Голиков А.М., Rogozin M.B.* Рост и конкурентные свойства энантиоморф ели европейской в 28-летних культурах // Вестник Пермского ун-та. Серия Биология. 2013. №1. С. 4–13.
- Горелов А.М.* Теория фитогенного поля: становление, современное состояние, перспективы развития // Интродукция растений. 2011. № 3. С. 10–18.

Горячев В.М. Влияние пространственного размещения деревьев в сообществе на формирование годичного слоя древесины хвойных в южнотаежных лесах Урала // Экология. 1999. № 1. С. 9–19.

ГОСТ 16128-70. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М.: Изд-во стандартов, 1970. 8 с.

Грабарник П.Я., Секретенко О.П. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей // Сибирский лесной журнал. 2015. № 3. С. 32–44.

Грибанов В.Я. Пространственная структура древостоев // Структура и рост древостоев Сибири. Красноярск: ИЛиД, 1993. С. 55–67.

Давидов М.В. К вопросу об установлении типов роста древостоев в природе // Лесной журнал. 1977. № 6. С. 11–16.

Демаков Ю.П. Структура и закономерности развития лесов республики Марий Эл. Йошкар-Ола: Поволжский гос. технолог. ун-т, 2018. 432 с.

Демаков Ю.П. Сухостой с живым комлем? // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. Йошкар-Ола, 2007. С. 331–333.

Демаков Ю.П., Сафин М.Г., Нехаев И.Н. Пространственное распределение и взаимовлияние деревьев в чистых сосновых древостоях [Электронный ресурс] // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг: материалы междунар. научно-практ. семинара. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2011. С. 93–102. URL:<http://csfm.marstu.net/publications.html>.

Демаков Ю.П., Исаев А.В., Нехаев И.Н. Характер освоения деревьями жизненного пространства в пойменных биогеоценозах // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. С. 163–184.

Доржиев Б. Ч., Очиров О. Н., Содномов Б. В. Возможности радиотомографии для решения задач определения горизонтальной структуры древостоя // Вестник Поволжского гос. технол. ун-та. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 2 (30). С. 36–44.

Душков В.Ю. Биотехнология, программы ООН и устойчивое развитие // Материалы IX научно-практической конференции, посвященной памяти А.А. Дунина-Горкавича. Ханты-Мансийск, 2013. С. 27–36.

Желдак В.И., Атрохин В.Г. Лесоводство: учебник. Ч. 1. М.: ВНИИЛМ, 2003. 306 с.

Загреев В.В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев. М.: Лесная пром-сть, 1978. 240 с.

Закономерности лесной таксации: метод. пособие / под ред. В.Антанайтиса. Каунас: ЛитСХА, 1976. 128 с.

Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862–1962 годы. М.: Минсельхоз СССР; МСХА им. К.А.Тимирязева, 1964. 562 с.

Ипатов В.С., Тархова Т.Н. Количественный анализ ценологических эффектов в размещении деревьев по территории // Ботанический журнал. 1975. № 9. С. 1237–1250.

Исаков Ю.Н. Эколого-генетическая изменчивость и селекция сосны обыкновенной: автореф. ... д-ра биол. наук. СПб: СПбЛТА, 1999. 36 с.

- Кайрюкитис Л.В., Юодвалькис А.И.* Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск, 1976. Вып. II. С. 16–24.
- Кайрюкитис Л. В., Озолинчюс Р.В.* Изменение роста и строения крон ели в процессе образования ценоза // Лесное хоз-во. 1985. №5. С. 47–53.
- Калинин К.К.* Лесоводство: курс лекций. Изд. 2-е, стереотип. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2011. 248 с.
- Калинин М.И.* Формирование корневой системы деревьев. М.:Лесная пром-сть, 1983.152 с.
- Касимов А.К.* Развитие корневых систем в посадках и посевах при механической обработке почвы // Лесной журнал. 1995. № 2-3. С. 30–38.
- Катасонов В.Ю.* О проценте ссудном, подсудном, безрассудном: хрестоматия современных проблем денежной цивилизации. М.: НИИ школьных технологий, 2011. 304 с.
- Колобов А.Н.* Подходы к построению моделей динамики древесных сообществ // Региональные проблемы. 2012. Т. 15, № 1. С. 5–15.
- Колтунова А.И.* О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3-4. С. 136–142.
- Колобов А.Н.* Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. №5. С. 72–82.
- Комин Г.Е.* Изменение рангов деревьев по диаметру в древостое//Труды института экологии растений и животных: Свердловск, 1970. Вып. 67. С. 18–26.
- Костерин О.Э.* Дарвинизм как частный случай «бритвы Оккама» // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 2. С. 416–431.
- Кропоткин П.А.* Взаимная помощь среди животных и людей как двигатель прогресса. Пб.; М.: «Голос труда», 1922. 342 с.
- Кофман Г.Б., Гуревич М Ю.* Предельные и оптимальные состояния древостоев// Сибирский экологический журнал. 2001. №5. С.623–629.
- Кузьмичев В.В.* Закономерности роста древостоев. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
- Кузьмичев В.В.* Закономерности динамики древостоев. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Кун Т.* Структура научных революций. М.: АСТ, 2009. 320 с.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1973. 360 с.
- Лебков В. Ф.* Типы строения древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 12–20.
- Лесков Н.Д.* Особенности таксационной характеристики и структуры био групп в типе леса бор-брусничник //Труды по лесному хоз-ву Уральского лесотехн. ин-та. Свердловск, 1956. С. 56–60.
- Лесотаксационный справочник для лесов Урала / сост.: П.М.Верхунов, А.В. Попова, В.Л. Черных, И.В. Мамаев /Марийский политехн. ин-т. М., 1991. 484 с.
- Лесной план Пермского края на 2008–2017 годы / МПР Пермского края, Пермь. 2008. 432 с.

Логвинов И.В. О некоторых особенностях строения и росте смешанных сосново-еловых насаждений типа леса сосняк-черничник Ленинградской области // Техническая информация по результатам научно-исслед. работ ЛТА. Л., 1955. С. 65–71.

Луганский Н.А., Залесов С.В., Щавровский В.А. Лесоводство: учеб. пособие. Екатеринбург: УГЛТА, 1996. 320 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на Урале (на примере сем. Pinaciae). М.: Наука, 1972. 284 с.

Мартынов А. Н. Зависимость биометрических показателей сосны от площади питания // Лесоведение. 1976. № 5. С. 85–88.

Мартынов А.Н. Динамика горизонтальной структуры древостоев ели // Труды С-бНИИЛХ. Вып. 21. СПб., 2010. С. 109–113.

Марченко И.С. Биополе лесных экосистем. Брянск: БГИТА, 1995. 188 с.

Марченко И.С., Марченко С.И. Нетрадиционное лесоводство: Авторский курс / ред. Е.С. Мурахтанов. Брянск: БГИТА, 1998. 419 с.

Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. М.: Лесная пром-сть, 1984. 168 с.

Маслаков Е.Л. Генезис и динамика социальных структур сосны в фазе индивидуального роста // Таёжные леса на пороге XXI века. СПб.: СПбНИИЛХ, 1999. С. 42–51.

Мерзленко М.Д., Бабич Н.А. Теория и практика искусственного лесовосстановления: учеб. пособие. Архангельск, 2011. 239 с

Миркин Б.М. и др. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. М.: Наука, 1989. 223 с.

Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная пром-сть, 1980. 406 с.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Изд. 7-е. / под ред. В.Г. Нестерова. М.: Гослесбумиздат. 1949. 453 с.

Набатов Н.М. Лесоводство: учеб. пособие. М.: МГУЛ, 2002. 190 с.

Нагимов З.Я. Оценка методов определения площадей роста деревьев // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: УГЛТА, 1999. Вып. 19. С. 82–98.

Нагимов З.Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев: дис.... д-ра с.-х. наук. Екатеринбург: УГЛА, 2000. 409 с.

Нестеров В.Г. Вопросы современного лесоводства. М.: Госсельхозиздат, 1961. 384 с.

Одум Ю. Экология: в 2 т. М.: Мир, 1986. Т.1. 328 с. Т.2. 376 с.

Орлов М.М. Таблица хода роста нормальных насаждений // Лесной журнал. 1897. № 3.

Основные положения по лесному семеноводству в Российской Федерации. М.: ВНИИЦлесресурс, 1994. 24 с.

Орлов М.М. Лесная таксация. 3-е изд. Изд-во журн. «Лесное хозяйство и лесная пром-сть», 1929. 532 с.

Орлов А.Я., Кошельков С.П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1977. 323 с.

Петренко А.Е., Семечкин И.В., Петренко Е.С. Густота средневозрастного древостоя сосны как характеристика этапа его жизненного цикла // Лесная таксация и лесоустройство. 2012. № 1 (47). С. 36–40.

Плантационное лесоводство / под ред. И.В. Шутова. СПб.: изд-во Политехн. ун-та, 2007. 366 с.

Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1972. 336 с.

Правила ухода за лесами / МПР РФ: Приказ №185 от 16.07.2007.

Правила ухода за лесами / МПР РФ: Приказ № 626 от 22.11.2017.

Проскураков М.А. Биогруппы деревьев как управляющие центры в лесу // Биоэкологические исследования в еловых лесах Тянь-Шаня. Алма-Ата: КазНИИЛХ, 1981. С.42–54.

Поляков А. К. Определение оптимальной густоты сосны в свежей субори // Лесное хоз-во. 1973. № 12. С. 14–18.

Разин Г.С. Динамика сомкнутости одноярусных древостоев // Лесоведение. 1979. № 1. С. 23–25.

Разин Г.С. Способ формирования одноярусных древостоев. Описание изобретения к авторскому свидетельству SU 1464970 A01. 15.03.1989. Бюл. №10. С. 43–45.

Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Журнал «Россия молодая», 1994.367 с.

Рогозин М. В. Селекция сосны обыкновенной для плантационного выращивания Пермь: ПГНИУ, 2013. 200 с. URL: <http://elibrary.ru>.

Рогозин М.В. Высочайшие деревья Пермского края // Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2014. №3. С. 21–26.

Рогозин М. В. Лесные экосистемы и геобиологические сети. Пермь: ПГНИУ, 2016а. 171 с. (7,2 Мб). URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=26090628>

Рогозин М.В. Старая и новая парадигмы в лесоводстве и лесной селекции // Успехи современного естествознания. 2016б. № 4. С. 94–98.

Рогозин М. В. Фантомы теорий рубок ухода // Бюллетень науки и практики. 2017. №4 (17). С. 48–55. <http://www.bulletennauki.com/rogozin-1>

Рогозин М. В. **ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ**: учеб. пособие для студентов высших учебных заведений. М., 2018а. 288 с. URL: <https://elibrary.ru>

Рогозин М.В. Площадь питания дерева: анализ методов // Бюллетень науки и практики. 2018б. Т. 4, № 7. С. 34–37.

Рогозин М.В. Рост сосны в зависимости от расстояний до соседних деревьев // Вестник Нижневартовского гос. ун-та. 2018в. № 3. С. 64–69.

Рогозин М. В., Голиков А. М., Разин Г. С. О выращивании леса на сухих почвах: теоретические подходы // Вестник Поволжского гос. технол. ун-та. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2014. № 3 (23). С. 5–17.

Рогозин М.В., Разин Г.С. Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале: история, законы развития, селекция ели. Изд. 2-е. Пермь: ПГНИУ, 2012. 210 с. URL: <http://www.elibrary.ru>

Рогозин М.В., Разин Г.С. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы. Пермь: ПГНИУ, 2015. 277 с. (11 Мб). URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=24420793>

Романов Е.М., Нуреева Т.В., Еремин Н.В. Искусственное лесовосстановление в Среднем Поволжье: состояние и задачи по совершенствованию // Вестник ПГТУ. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2013. № 3. С.5–14.

Савельева Л.С. Срастание корневых систем древесных пород. М.: Лесная пром-сть, 1969. 72 с.

Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 273 с.

Свалов Н.Н. Моделирование производительности древостоев и теория лесопользования. М.: Лесная пром-сть, 1979. 216 с.

Седых В.Н. Лесообразовательный процесс. Новосибирск: Наука, 2009. 164 с.

Седых В.Н., Максютов Ш.Ш. Генетическая типология лесов в решении задач современного лесоводства. Новосибирск: Наука, 2016. 108 с.

Семечкин И.В., Зиганишин Р.А. К вопросу о методических подходах при построении эскизов таблиц хода роста // Лесная таксация и лесоустройство. 2010. № 1. С. 73–77.

Сеннов С.Н. Уход за лесом: экологические основы. М.: Лесная пром-сть, 1984. 127 с.

Сеннов С.Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса // СПб.: СПбНИИЛХ, 1999. 98 с.

Сеннов С.Н. Лесоведение и лесоводство: учебник для студ. вузов. М.: Академия, 2005. 256 с.

Синягин И. И. Площади питания растений. М.: Россельхозиздат, 1975. 384 с.

Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Сообщения института леса. Вып. 1. М.: АН СССР, 1953. С. 5–44.

Тараканов В. В., Демиденко В. П., Ишутин Я. Н., Бушков Н. Т. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 230 с.

Терехов Г.Г., Луганский Н.А., Стародубцева Н.И. Начальные этапы формирования корневой системы ели в культурах на Среднем Урале // Леса России и хозяйство в них. 2014. №4 (51). С. 24–31.

Титов Ю.В. Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 151 с.

Тихонов А.С. Лесоведение: учеб. пособие для студ. вузов. 2-е изд. Калуга: ГП «Облиздат», 2011. 330 с.

Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1962. 600 с.

Третьяков Н.В. Закон единства в строении насаждений. М.; Л.: Новая деревня, 1927. 113 с.

Тябера А. П. Влияние площади роста деревьев на таксационные показатели и качество древесины сосняков Литовской ССР // Лесоведение. 1982. №2. С. 78–84.

Уитикер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Указания по лесному семеноводству в Российской Федерации: утв. федер. службой лесного хоз-ва России 11.01.2000. М., 2000. 197 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т.1. М.; Л.: Наука, 1965. С. 251–254.

Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярск. ун-та, 1985. 191 с.

Усольцев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 556 с.

Усольцев В.А., Часовских В.П., Акчурина Г.А., Осмирко А.А., Кох Е.В. Фитомасса деревьев в конкурентных условиях: исследование системных связей средствами информационных технологий. Екатеринбург: УГЛТУ, 2018. 526 с.

Фарбер С.К., Соколов В.А. Методологические основы моделирования древостоев: учеб. пособие. Красноярск: «Дарья-печать», 2005. 79 с.

Чернов Н.Н. Биотектоника – методологическая основа изучения форм в живой природе. Екатеринбург: УГЛТУ, 2013. 137 с.

Чернов Н.Н., Соловьев В.М., Нагимов З.Я. Методические основы лесокультурных исследований. Екатеринбург: УГЛУ, 2012. 421 с.

Шанин В. Н. Моделирование горизонтального распространения корней деревьев в различных условиях местообитания // Лесоведение. 2015. № 2. С. 130–139.

Швиденко А.З., Щепашенко Д. Г., Нильсон С., Бугуй Ю. И. Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). Изд. 2-е. Международный институт прикладного системного анализа. М.: Рослесхоз, 2008. 886 с.

Шутов И.В., Л.Н. Товкач, Н.М. Минакова и др. Значение неравномерного размещения деревьев в культурах сосны // Лесное хоз-во. 2001. №4. С. 18–20.

Шутов И.В. Лесной вариант утопии Томмазо Кампанеллы «Город солнца» // Лесное хоз-во. 2013. № 4. С. 11–13.

Хильми Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса. М.: Наука, 1957. 205 с.

Царев А.П. Программы лесной селекции в России и за рубежом: монография. М.: ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2013. 164 с.

Эйтинген Г.Р. Рубки ухода за лесом в новом освещении. М., 1934. 224 с.

Allee W.C. Animal aggregations: A study in general sociology. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1931. 431 p.

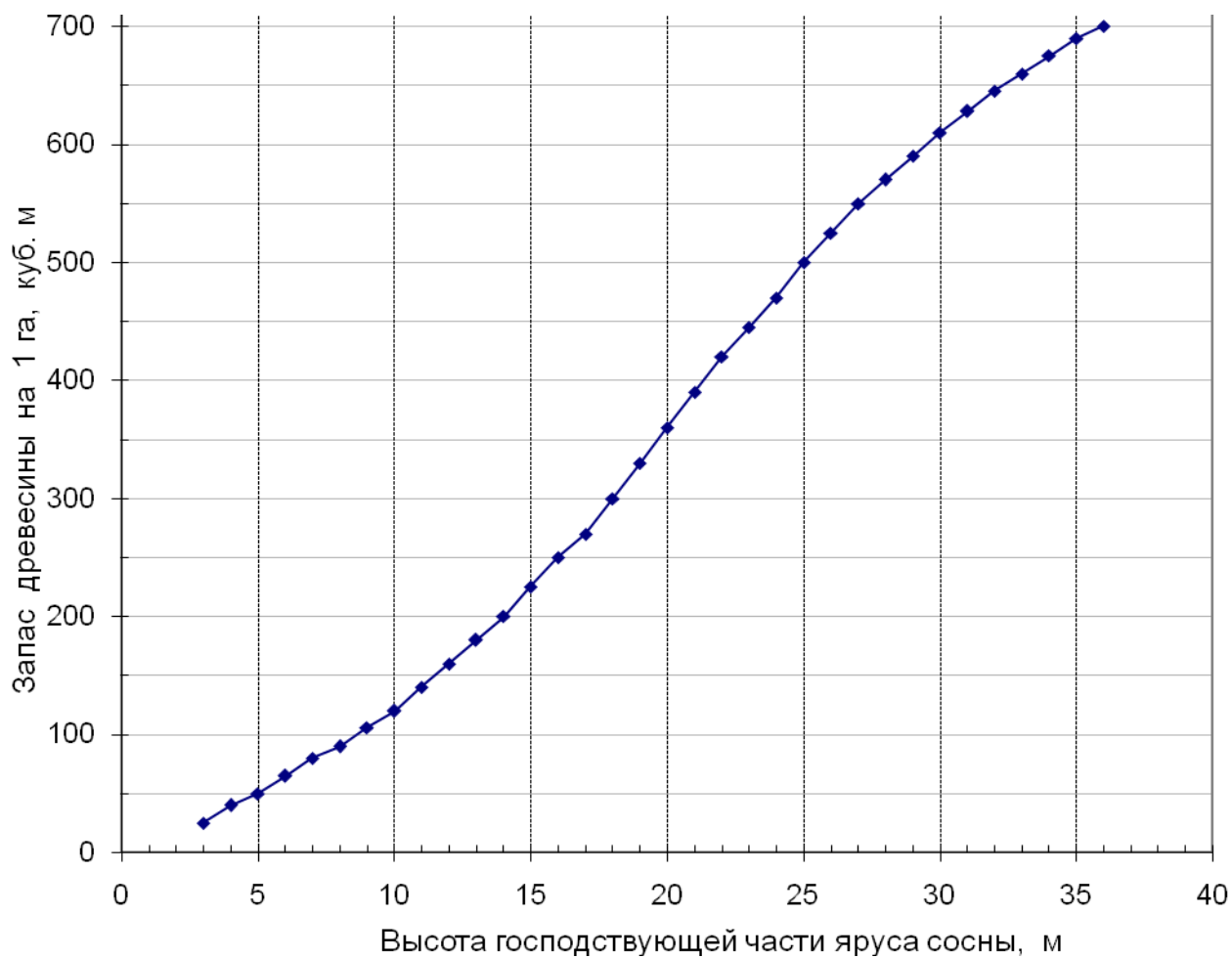
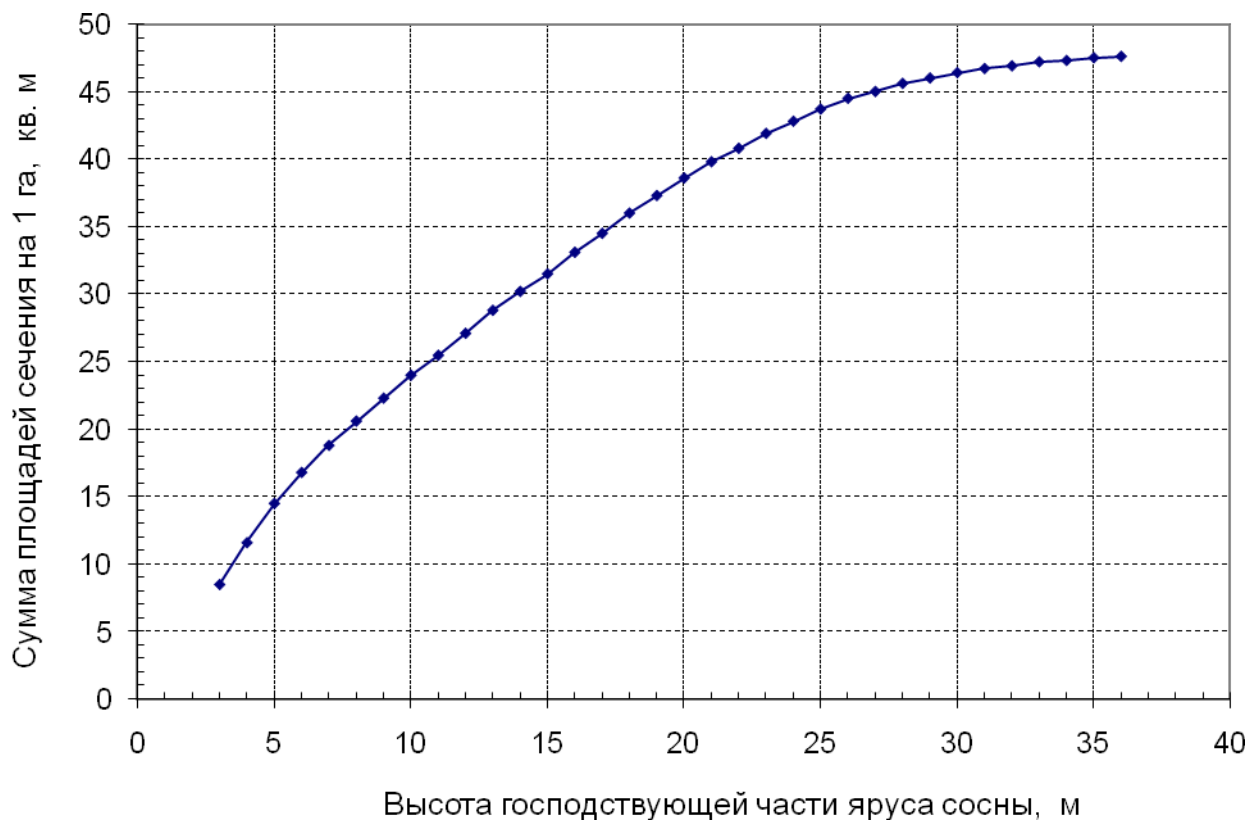
Assmann E. Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. BL W Verlagsgesellschaft. Muenchen- Bonn- Wien, 1961. 490 s.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Стандартная таблица запасов для равнинных лесов Пермского края. Суммы площадей сечения Σg , м²/га и запасы, м³/га (данные взяты из таблиц Г.С. Разина по источнику: Основные положения по организации и ведению лесного хозяйства в Пермской области. Пермь: В/О Леспроект, Пермская экспедиция, 1977. 524 с.)

Высота господст. части, м	Ель, пихта		Сосна, лиственница		Береза, ольха черная		Осина, ольха серая, тополь		Липа мелколистная	
	Σg	запас, м ³ /га	Σg	запас, м ³ /га	Σg	запас, м ³ /га	Σg	запас, м ³ /га	Σg	запас, м ³ /га
1	2	10	2	10	1	10	2	10	2	10
2	4	15	4	15	4	15	4	15	4	15
3	8	20	8,5	25	7	20	7	20	8	20
4	12	40	11,6	40	11	30	11	30	12	40
5	15	50	14,5	50	14	40	14	50	15	50
6	17	70	16,8	65	15	50	16	60	17	60
7	19	80	18,8	80	17	60	17	70	19	80
8	21	90	20,6	90	19	80	19	90	21	90
9	22	110	22,3	106	20	90	20	100	23	110
10	24	130	24	120	22	110	22	120	24	120
11	26	140	25,4	140	23	120	23	130	26	140
12	27	160	27,1	160	25	140	25	150	28	160
13	29	180	28,8	180	26	160	26	170	29	180
14	30	200	30,2	200	27	180	27	190	31	200
15	32	230	31,5	225	28	190	29	210	33	230
16	34	250	33,1	250	29	210	30	230	34	250
17	35	280	34,5	270	30	230	31	250	36	280
18	37	300	36	300	31	250	32	280	38	310
19	38	330	37,3	330	32	270	33	300	40	340
20	40	360	38,6	360	33	290	35	330	41	360
21	41	390	39,8	390	34	310	35	350	43	400
22	42,4	410	40,8	420	34	330	36	370	45	430
23	43,7	440	41,9	445	35	350	37	400	46	460
24	45	470	42,8	470	36	360	38	420	47	490
25	46	500	43,7	500	36	380	39	450	48	520
26	47	530	44,5	525	37	400	40	470	48	530
27	48	560	45	550	37	420	40	490	49	560
28	48,8	590	45,6	570	37	440	41	520	49	580
29	49,5	610	46	590	37	450	41	540	50	610
30	50	640	46,4	610	38	470	41	560	50	640
31			46,7	628						
32			46,9	645						
33			47,2	660						
34			47,3	675						
35			47,5	690						
36			47,6	700						

Примечание: для сосны данные приведены по линиям тренда (см. рисунки далее) и пролонгированы до высоты 36 м; для других пород – с округлением до м²/га и десятков м³/га



СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ



Рогозин Михаил Владимирович родился 22.10.1950 в г. Перми. Окончил лесохозяйственный факультет Уральского лесотехнического ин-та (1973), работал лесничим в Туганском лесхозе Томской обл. С 1976 г. младший, затем старший научный сотрудник; зав. лабораторией «Экологии леса» Естественнонаучного института Пермского гос. нац. исслед. ун-та в 2000-2016 гг. Доктор биол. наук (2014). Профессор кафедры биогеоценологии и охраны природы, кафедры ботаники и генетики растений ПГНИУ, кафедры лесоводства и ландшафтной архитектуры ПГАТУ.

Научные интересы: лесоведение, лесная таксация, лесные культуры и селекция, структура насаждений и геоактивные зоны. Автор 196 публикаций, в т.ч. шести монографий: Лесные культуры Теплоуховых в имении Строгановых на Урале: история, законы развития, селекция ели. Пермь, 2012. (соавт. Г.С. Разин); Селекция сосны для плантационного выращивания. Пермь, 2013. <http://elibrary.ru>; Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы. Пермь 2015. <http://elibrary.ru/item.asp?id=24420793> (соавт. Г.С.Разин). Лесные экосистемы и геобиологические сети. Пермь: ПГНИУ, 2016. <http://elibrary.ru/item.asp?id=26090628>. Селекция ели финской (*Picea × fennica* (Regel) Kom.): диссимметрия и хемомаркеры. ПГНИУ, 2017. <https://elis.psu.ru/node/440267> (соавт. А.М. Голиков, А.В. Жекин, С.С. Комаров, Н.В. Жекина). Структура древостоев: конкуренция или партнерство? Пермь: ПГНИУ, 2019. <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/mono>.

Наиболее важные статьи: Уроки лесной селекции //Лесное хоз-во. 2013. № 6; О выращивании леса на сухих почвах: теоретические подходы // Вестн. Поволжск. гос. технол. ун-та. 2014. № 3 (соавт. Г.С. Разин, А.М. Голиков); Старая и новая парадигмы в лесоводстве и лесной селекции//Успехи современного естествознания. 2016. № 4; Фантомы теорий рубок ухода // Бюллетень науки и практики. 2017. №4 (17). С. 48–55.

Автор учебного пособия для студентов высших учебных заведений **ЛЕСНАЯ СЕЛЕКЦИЯ**. М., 2018. 288 с. [Сетевое учебное издание]. <https://elibrary.ru>

По данным на 1.06.2019 г. в <http://elibrary.ru> число публикаций на elibrary.ru 100, число цитирований – 449, индекс Хирша по всем публикациям 9. Год первой публикации – 1978.

За выдающийся вклад в развитие биологической науки решением Президиума Российской академии естествознания от 17.07.2017 г. М.В. Рогозин награжден медалью им. Н.И. Вавилова.

Личная почта *E-mail: rog-mikhail@yandex.ru*

Учебное издание

Рогозин Михаил Владимирович

Лесоведение.

Модели развития и структура простых древостоев

Учебное пособие

Редактор *Л.А. Богданова*

Корректор *Л.И. Семицветова*

Техническая подготовка материалов: *М. В. Рогозин*

Объем данных 8,53 Мб

Подписано к использованию 17.10.2019

Размещено в открытом доступе

на сайте www.psu.ru

в разделе НАУКА / Электронные публикации

и в электронной мультимедийной библиотеке ELiS

Издательский центр

Пермского государственного

национального исследовательского университета

614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15