

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Ю. П. Демаков

**ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ:
МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ**

Йошкар-Ола
2000

УДК 630*182

ББК 43

Д 30

Научный редактор

д-р с.-х. наук, проф. **И.А. Алексеев** (МарГТУ);

Рецензенты:

д-р с.-х. наук, проф. **Чуенков В.С.** (ВНИИЛМ)

д-р биол. наук, проф. **Голубев А.В.** (МГУЛ);

д-р физ.-мат. наук, проф. **Николаев М.Л.** (МФ МОСУ)

Демаков Ю. П.

Д 30. Диагностика устойчивости лесных экосистем: методологические и методические аспекты. – Научное издание. - Йошкар-Ола, 2000. - 416 с.

Рассмотрен широкий круг вопросов, связанных с решением проблемы диагностики и повышения устойчивости лесных экосистем. Проанализированы особенности протекания процессов роста и изреживания реальных и «идеальных» древостоев. Обсуждаются варианты интерпретации результатов математической обработки временных рядов текущего годичного прироста разных структурных элементов ствола деревьев как важнейших источников информации, отражающей динамику состояния лесных экосистем. Сформулирована и разобрана задача о возможностях диагностики жизнеспособности деревьев по пропорциям их ствола и элементам макроструктуры годичного кольца. Приведены данные об изменении состояния древостоев, подвергшихся воздействию стрессов. Проанализированы закономерности структурно-функциональной организации комплекса насекомых-ксилобионтов, как неотъемлемого элемента лесных экосистем и индикатора их состояния.

Для научных работников, студентов, аспирантов и преподавателей ВУЗов и колледжей лесобиологического профиля, экологов, математиков, философов.

УДК 630*182

ББК 43

Д 30

Д 3901010000-1083 Без объявл.
4X5(03) -2000

© Демаков Ю. П., 2000

© МарГТУ, 2000

© Издательство “Периодика
Марий Эл” (оформление)

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	5
Глава 1. Устойчивость лесных экосистем: постановка проблемы и теоретические подходы к ее решению	10
Глава 2. Рост деревьев как процесс накопления информации о динамике состояния лесных экосистем	53
2.1. История и современное состояние вопроса	54
2.2. Модели хода роста «идеальных» и реальных древостоев	62
2.3. Ряды хода роста древостоев - важнейший источник информации о протекании геобиофизических процессов	77
2.3.1. Основные понятия об информации и информативности	78
2.3.2. Оценка информативности временных рядов величины различных элементов макроструктуры ствола дерева	80
2.4. Рост деревьев и пропорции между элементами структуры ствола	138
2.5. Изменчивость форм кривых возрастного тренда в ходе роста сосновых древостоев и принципы их классификации	151
Глава 3. Процесс естественного изреживания древостоев	161
3.1. Актуальность проблемы и степень ее изученности	162
3.2. Динамика естественного изреживания реальных древостоев	170
3.3. Диагностика жизнеспособности деревьев и оценка вероятности их выживания в процессе естественного изреживания леса	187
Глава 4. Устойчивость древостоев к стрессам	200
4.1. Лесные пожары	201
4.2. Климатогенные стрессы	216
4.2.1. Погодные аномалии 1978-1980 гг. в Республике Марий Эл	217
4.2.2. Влияние погодных аномалий 1978-1980 гг. на древесные растения и процесс реабилитации состояния сосновых древостоев после стресса	219
.....	
Глава 5. Комплекс насекомых-ксилобионтов как неотъемлемый элемент лесных экосистем и индикатор их состояния	228
5.1. Состояние вопроса	230
5.2. Структурная организация комплексов насекомых-ксилобионтов сосняков и биоэкологические особенности главнейших видов	241
5.2.1. Состав энтомокомплексов и биоэкологические портреты основных представителей насекомых-ксилобионтов	242

5.2.2. Оценка информативности параметров состояния популяций насекомых-ксилобионтов	260
5.2.3. Параметры видовой структуры ксилобионтных энтомокомплексов и их информативное значение	298
5.3. Факторы динамики численности и формы адаптации насекомых-ксилобионтов к условиям среды	312
5.3.1. Роль поведенческих реакций взрослых особей насекомых-ксилобионтов в регуляции численности популяции	313
5.3.2. Развитие потомства насекомых-ксилобионтов на кормовых объектах .	327
Заключение	338
Литература	348

*Внучке моей Виктории и всем её
сверстникам – людям XXI века, по-
свящается*

ВВЕДЕНИЕ

Человечество входит в новое тысячелетие с большим грузом как старых нерешенных, так и новых острых проблем. Как никогда злободневны сегодня вечные философско-житейские вопросы: правильно ли мы живем и куда мы идем? На рубеже веков мир находится фактически на пороге нового периода в истории развития биосферы, т.к. текущая антропогенная нагрузка на нее многократно возросла по сравнению с той, которую она испытывала в течение всего предшествующего периода существования человечества. Величины, характеризующие эту нагрузку, вплотную приблизились к критическим, превышение которых влечет за собой наступление необратимых и неожиданных последствий (Дювинью, Танг, 1968; Уорд, Дюбо, 1975; Моисеев, 1985, 1987, 1988, 1990, 1994, 1995; Пестель, 1988; Медоуз и др., 1994; Писаренко, 1994; Чмыр и др., 1994; Дрейер, Лось, 1997). В настоящее время на планете Земля наступил глубокий экологический кризис, выражающийся в неспособности Биосферы поддерживать жизнедеятельность шести миллиардов людей без угрозы существованию других видов. Одновременно это кризис вида *Homo sapiens*, не сумевшего, несмотря на наличие Разума, выработать стратегию и тактику сосуществования в гармонии с породившей его Природой (Петрушенко, 1971; Федоров, 1977; Михайловский, 1982; Печчеи, 1982; Платонов, 1989; Гумилев, 1990; Моисеев, 1985, 1988, 1990, 1994, 1995; Зубаков, 1995, 1997; Тойнби, 1995; Брудный, 1996; Демаков, 1997 д, 1998 б, д; Горбашов, 1998; Данилова, 1998; Кряжева, 1998; Хлудова, 1998; Жегалло, Смирнов, 1999; Ионов, 1999; Казютинский, 1999; Назаретян, 1999; Шалаев, 1999). Прогресс, под которым обычно понимается улучшение условий жизни людей, достигается к сожалению ценой болезненных ошибок, приводящих к бесполезной, а чаще невозполнимой трате природных ресурсов как возобновимых, так и невозобновимых.

Человечество всегда пыталось вырваться из плена биоэкологических законов, изменяя Природу по своему усмотрению и забывая о том, что оно является частью биосферы Земли - гигантской саморегулирующейся и прогрессивно развивающейся системы, возникшей на определенном этапе эволюции Вселенной. Все победы Человека над Природой были временными и оборачивались рано или поздно поражениями. Дух господства поставил Человека вне Природы, не возвеличив, а унизив его, подведя к грани духовной нищеты и самоуничтожения. Нынешний всеобщий экологический кризис - яркое тому подтвер-

ждение. С ростом могущества человека резко ускоряются многие процессы, протекающие в природе и обществе, управляемые, однако, как и раньше, объективными законами. Появление нового фактора развития земной жизни – разума – не меняет этого положения. Разум – порождение природы и не может изменять ее законов (Шкловский, 1976; Моисеев, 1987, 1988, 1990), но он способен ставить цели развития, следуя при этом все тем же объективным законам.

Поиск путей выхода цивилизации из создавшегося социально-экологического кризиса – неотложная и наиболее важная задача современной науки. Возможностей для переключивания бремени спасительных решений на будущие поколения людей нет, т.к. трансформация биосферы может наступить также внезапно и неожиданно, как рухнули мировая социалистическая система и Советский Союз, казавшиеся до самого последнего момента устойчивыми и нерушимыми. Время требует новых глубоких знаний, способных раскрыть законы функционирования экосистем и предвидеть результаты человеческого вмешательства в природу. Экологический кризис необходимо рассматривать не как тупик и конец истории, а как поучительный урок, преподанный Природой, заставляющий провести переоценку ценностей и стратегию жизненного поведения Человечества. Угадывать, что будет завтра – задача непосильная и часто неблагодарная. Сегодня гораздо важнее сформулировать вопросы, которые позволят осмыслить и понять глубинную суть проблемы, приведшей к кризису.

Леса, как известно, играют исключительно важную функциональную роль в сохранении устойчивости биосферы: занимая одну треть часть поверхности суши, они продуцируют ежегодно $2/3$ первичной продукции, аккумулируя в себе до 90% всей наземной биомассы (Букштынов, Грошев, Крылов, 1981; Атлас биоразнообразия ..., 1996). Уже одно это обстоятельство заставляет рассматривать лес как явление глобального масштаба (Лосицкий, Чуенков, 1980). Для человечества, однако, главной всегда была ресурсная функция лесов, связанная в основном с получением древесины. В последнее время все более осознается положение о ведущей экологической роли лесов: из 31 показателя «качества жизни», приводимых ЮНЕСКО, 15 непосредственно связаны с лесом или определяются им. Сохранение лесов, как стабилизатора глобальных биосферных процессов и источника множества ценных продуктов, является, таким образом, необходимым условием обеспечения экологической безопасности и устойчивого социально-экономического развития человечества.

Лесные биогеоценозы относятся, как известно, к числу наиболее сложных экологических систем. Трудности их познания обусловлены не только многокомпонентностью, но и длительностью периода развития, что затрудняет, а порой исключает проведение прямых экспериментов. На сегодняшний день лесоведение, как один из разделов экологии, располагает огромнейшим материалом

о различных сторонах жизни леса. Эта информация, однако, часто фрагментарна, отрывочна и противоречива. Несмотря на обилие подходов и точек зрения, до сих пор не только не разработано общей теории функционирования и устойчивости лесных экосистем, вмещающей весь круг наблюдаемых явлений, но и отсутствуют четкие критерии оценки этого их качества (Чуенков, 1999). Все это приводит к тому, что выбор наилучших вариантов лесовыращивания, лесопользования и лесозащиты идет часто «вслепую», методом проб и ошибок, носит интуитивный и субъективный характер. Часто лечится не болезнь, а лишь симптомы ее проявления, причем без знания того, насколько, в какую сторону и какие элементы нужно изменять, не рискуя разрушить саму экосистему (Северцов, 1990). Такой подход, естественно, не приводит, в большинстве случаев, к выбору оптимальных решений. Необходимо глубокое и всестороннее обобщение накопленных знаний и математическое моделирование биоценотических процессов.

Необходимые условия для сохранения экологического и ресурсного потенциала лесов и устойчивого развития лесного сектора экономики нашей страны создает в какой-то мере «Концепция устойчивого управления лесами Российской Федерации», а также разработанные Рослесхозом «Критерии и индикаторы устойчивого управления лесами Российской Федерации». Эти документы, однако, не свободны от недостатков, не согласуются в полной мере с принципами устойчивого лесного хозяйства, выдвинутыми Лесным Попечительским Советом (FSC), и ориентированы, в основном, на традиционные формы лесопользования и лесоустройства, которые нуждаются в коренном пересмотре. Цель наших исследований, проведенных в период с 1974 по 1998 гг., заключается в уточнении основных концепций и положений данных документов, разработке критериев оценки текущего состояния лесных экосистем, *как важнейших компонентов биосферы Земли и стабилизаторов глобальных экологических процессов*, и поиске путей повышения их устойчивости к внешним воздействиям. Для ее реализации был поставлен следующий ряд задач:

1) на основе синтеза современных достижений в области лесоведения, лесозащиты, общей экологии и природопользования сформулировать принципы концепции устойчивости лесных экосистем, разработать теоретические подходы к ее оценке и путям повышения;

2) выявить закономерности процессов роста и естественного изреживания древостоев, как эдификаторов состояния лесных экосистем, и описать их биологически обоснованными математическими функциями;

3) оценить устойчивость древостоев к наиболее распространенным в природе видам стрессов;

4) изучить структурную организацию комплексов насекомых-ксилобионтов, их биоценотическое значение и механизм динамики численности популяций важнейших видов;

5) провести сравнительную оценку информативной значимости показателей, характеризующих состояние жизнеспособности древостоев и разработать соответствующие нормативы.

Сбор материала, на основе которого написана книга, выполнен на 25 постоянных и 83 временных пробных площадях, заложенных в различных лесхозах Республики Марий Эл, расположенной в среднем течении р. Волги на стыке лесной и лесостепной зон (Чистяков, Денисов, 1959; Агроклиматические ресурсы ..., 1972). При этом использовался маршрутно-ключевой метод, предусматривающий рекогносцировочное обследование насаждений, которым были охвачены наиболее крупные массивы сосняков, и закладку постоянных пробных площадей в наиболее типичных (ключевых) участках леса. Репрезентативность полученных данных периодически уточнялась путем проведения наземного и аэровизуального обследования лесов. Все работы проведены по общепринятым в лесоведении и лесной таксации методикам с некоторыми дополнениями и изменениями, которые оговорены в соответствующих разделах книги.

Для обработки собранного и почерпнутого из многочисленных литературных источников цифрового эмпирического материала использован компьютер и пакет стандартных программ (Statistica, Excel), позволивших провести корреляционный, регрессионный, дисперсионный, кластерный, спектральный и гармонический анализ общепринятыми методами математической статистики (Серебренников, Первозванский, 1965; Дрейпер, Смит, 1973; Кендалл, Стьюарт, 1973, 1976; Дюран, Одел, 1977; Бриллинджер, 1980; Аффифи, Эйзен, 1982; Журбенко, 1982; Демиденко, 1989; Факторный..., 1989).

Методология исследований базировалась на общих экологических законах (Реймерс, 1994), системном подходе (Берталанфи, 1969; Джефферс, 1981; Аверьянов, 1985) и материалистической диалектике, рассматривающей все объекты и явления материального мира во всеобщей связи и взаимодействии друг с другом, постоянном самодвижении и саморазвитии, вызываемом внутренними противоречиями и происходящем в виде скачков, знаменующих переход количественных изменений в качественные (Материалистическая диалектика, 1980).

В сборе полевого материала по различным вопросам проблемы принимали участие Ю.Н. Русов (ныне покойный), К.К. Калинин, А.В. Иванов, А.Ф. Агафонов, Е.К. Кудрявцев, В.А. Матвеев, Г.Г. Эрская, В.А. Крейер, З.В. Мошкова, А.В. Полевщиков, Г.А. Богданов и А.И. Шургин, которым я сердечно благодарен за бескорыстную помощь. Я глубоко признателен ведущему научному сотруднику ВНИИЛМ, канд. биол. наук А.Д. Маслову, который являлся в течение

многих лет (1978-1993 гг.) моим научным руководителем и определил общее направление исследований на начальном этапе. Много ценных советов, способствовавших успешному решению поставленных задач, дали доктор с.-х. наук И.А. Алексеев, доктор физ.- мат. наук М.Л. Николаев и доктор технических наук П.М. Мазуркин.

Автор выражает глубокую благодарность руководству ФГУП «ММЗ» в лице генерального директора Винокурова В.И. за финансовую поддержку в издании книги.

Автор надеется, что книга будет представлять интерес для широкого круга читателей, раскрывая многоплановость поднятой проблемы и показывая возможности философского подхода и дедуктивного метода познания законов функционирования лесных экосистем. Она направлена на формирование системного и математического мышления у специалистов в области лесоведения. Вместе с тем, книга может являться руководством по многим частным вопросам лесоведения, лесоводства, таксации леса и лесозащиты. Обширная библиография, помещенная в конце книги, дает возможность любознательному читателю самому глубже разобраться в поднятых вопросах на основе изучения первоисточников.

Г Л А В А 1

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ЕЕ РЕШЕНИЮ

Проблемы важнее решения. Решения могут устареть, а проблемы остаются.

Нильс Бор

Кто берется за частные вопросы без предварительного решения общих, тот неминуемо будет на каждом шагу бессознательно для себя «натывать» на эти общие вопросы.

В.И. Ленин
(Полн. собр. соч., т. 15, с. 368)

Тот, кто серьезно стремится к познанию истины, не должен избирать какую-либо одну науку, - ибо они находятся во взаимной связи и зависят одна от другой.

Рене Декарт

Понятия, совершенно очевидные для одних ученых, другим порой кажутся сложными. Устойчивость биологических систем, несомненно, можно отнести к их числу. Проблема оценки устойчивости геобиосистем и методов управления ею является, по мнению многих крупных специалистов (Федоров, 1974; Фрейдлин, Светлосанов, 1976; Свирежев, Логофет, 1978; Логофет, Свирежев, 1983, 1985; Пузаченко, 1992; Голубец, Царик, 1992; Алимов, 1994; Алимов и др., 1996), одной из центральных, наиболее сложных и дискуссионных в современной экологии. Об этом очень образно, хотя и крайне категорично выразился один из крупнейших современных экологов Р. Риклефс (1979, с. 394): «Экологи удивительно невежественны во всем, что касается устойчивости природных систем: какие внутренние механизмы сообществ в этом участвуют и как они действуют? Какова относительная устойчивость различных сообществ?... Почему это свойство природы так трудно уловимо?... Чтобы понять сущность устойчивости, мы должны понимать экологические и эволюционные реакции и взаимосвязи на всех уровнях. *Экология как наука еще недостаточно созрела для того, чтобы можно было оформить собранные ею различные знания и концепции в единую теорию устойчивости.* ... значимость новых данных и важность новых идей, несомненно, будут оцениваться по их вкладу в понимание этого экологического синтеза - устойчивости природных систем».

Причина отсутствия взаимопонимания между специалистами возникает в основном из-за различного толкования понятия «устойчивость». В механике оно часто связывается с понятием «равновесие», которое обозначает состояние

покоя, неподвижности, стационарности. Во многих разделах физики и химии довольно распространено понятие «динамическое равновесие», которое обозначает состояние не покоя, а подвижного баланса в ходе одновременно идущих, но противоположно направленных процессов. В биологии и экологии понятие «устойчивость» имеет еще более широкий спектр толкований, делающий его, в конечном итоге, довольно расплывчатым и нечетким. Сохраняется лишь самый существенный признак устойчивости, или равновесия – относительная стабильность определенного свойства или параметра рассматриваемой системы (Реймерс, 1994).

Познать механизмы устойчивости материальных объектов ученые стремились давно. Основы понятия первыми попытались заложить философы. Затем ею вплотную занялись механики и математики (Моисеев, 1949), что было обусловлено потребностями бурно развивающейся промышленности и техники. С вопросами устойчивости экосистем в настоящее время постоянно приходится сталкиваться не только исследователям, изучающим динамику состояния биоценозов, но и хозяйственникам, когда рассматриваются вопросы эксплуатации природных объектов или оценки техногенных воздействий на них. Устойчивость, нередко рассматриваемая как синоним стабильности систем (Реймерс, Яблоков, 1982), часто ассоциируется с отсутствием каких-либо значительных изменений (в словаре современного русского языка С.И. Ожегова (1986) устойчивый и стабильный означают - не подверженный колебаниям, постоянный, стойкий). В этом случае речь идет об **устойчивости покоя**, который, строго говоря, всегда относителен и является всего лишь частным случаем **устойчивости движения** (движение, как известно, является необходимым условием существования материи).

Вообще человек всегда старается видеть мир устойчивым, что вполне объяснимо - если мир устойчив, то он прост и хорошо предсказуем. Неопределенность завтрашнего дня и необходимого выбора нового пути неприятны, наверное, любому человеку. Более приятны стабильность отношений и стабильность развития. Мир, однако, очень изменчив, неустойчив и часто требует принятия нестандартных решений. Для живого мира, в особенности, нет однозначной, раз и навсегда установленной упорядоченности, т.к. живые системы постоянно перестраиваются в ответ на непрерывные изменения среды обитания. Живая материя на любом уровне ее организации по сути своей неравновесна, образно говоря устойчиво нестабильна (Зотин, 1974; Пузаченко, 1992, 1993; Кудрин, 1993), что связано с дискретностью ее строения и развития, иерархичностью и особенностями протекания обменных процессов. Не существует ни одного организма, а тем более популяции и экосистемы, состояние которых оставалось бы стабильным даже в течение короткого отрезка времени. Природные системы, даже при отсутствии вмешательства человека, постоянно перестраиваются, стремясь достичь равновесия и гармонии с окружающим миром, который весь находится в состоянии непрерывного изменения. Выражаясь словами поэта:

«Всего проходит краткая пора,
И все возьмет таинственная чаша,
Сегодня не похоже на вчера
И лишь изменчивость непреходяща».

Шелли. «Изменчивость»,
перевод К. Чемена

Однако, задача об устойчивости движения, как известно (Левич, 1976), может быть сведена к нахождению устойчивости покоя путем преобразования и введения другой системы отсчета: $z(t) = x_0(t) - x_B(t)$, где $x_0(t)$ - траектория движения (изменения во времени) того или иного параметра невозмущенного состояния системы, $x_B(t)$ - траектория после возмущения состояния системы; $z(t) = 0$, что соответствует состоянию покоя системы, при $x_B(t) = x_0(t)$.

Необходимым и достаточным условием сохранения устойчивости (равновесия) материальной системы, имеющей несколько степеней свободы, является, согласно принципу возможных перемещений (Бутенин, 1963), равенство нулю вектора всех взаимодействующих сил. С этих позиций ни одну экологическую систему нельзя назвать устойчивой, поскольку в них происходят постоянные изменения. Данные натурных наблюдений показывают, что экосистемы сохраняют свои основные черты в течение какого-то отрезка времени, т.е. обладают определенной устойчивостью, несмотря на постоянные (порою довольно значительные) флуктуации параметров своего состояния, возникающие как в ответ на колебания условий среды, так и за счет внутренних модуляций. Требованиям экологической устойчивости, как показано исследователями (Логофет, Свиричев, 1983, 1985), более всего отвечает концепция Лагранжа, согласно которой динамическая система является устойчивой, если траектории изменения параметров ее состояния ограничены в фазовом пространстве как сверху, так и снизу, т.е. соблюдается следующее условие: $0 \leq y_{\min}(x) < y_i(x) < y_{\max}(x) \neq \infty$. Эта область фазового пространства, применительно к биосистемам, будет называться областью экоустойчивости (экостабильности). Пока значения переменных остаются в пределах некоторого диапазона, поведение системы качественно не изменяется. Переход из области экоустойчивости через ее границу означает прекращение существования живой системы.

Такой взгляд вполне согласуется с современными представлениями о **гомеостазе** - стремлении биологических систем не к абсолютной стабилизации своего состояния, а к удержанию его в определенных пределах при непрерывном колебательном изменении параметров вокруг определенных точек равновесия (Джансеитов, 1978; Свиричев, Логофет, 1978). Внешний эффект от действия малых возмущений, которые легко поглощаются системой, обычно не проявляется. Неустойчивыми следует признать те системы, для которых небольшие возмущения «уводят» значения параметров ее состояния далеко от исходной (невозмущенной) траектории. Этой же точки зрения, применительно к кибернетическим системам, придерживается У.Р. Эшби (1959), а применительно

но к фитоценозам - Т.А. Работнов (1973). Несмотря на естественность и внешнюю элегантность данной концепции, она не получила дальнейшего развития в теории устойчивости и была отодвинута на второй план позднее выдвинутыми и более тщательно математически разработанными концепциями Пуанкаре и А.М. Ляпунова (Логофет, Свирежев, 1985), которые оказались очень удачными для решения технических задач. Применительно же к экологии они выглядят достаточно искусственными и дают неадекватные реальной обстановке оценки. Задача современной науки - определение границ устойчивости различных экосистем, в том числе и лесных (Чуенков, 1999).

Трудности в решении проблемы и выбора той или иной концепции связаны, в определенной мере, с отсутствием четкой и однозначной формулировки термина «устойчивость экосистемы», признаваемой бы всеми экологами, и слабой разработанностью понятийного аппарата, что объясняется различиями подходов, обусловленной спецификой изучаемых объектов и уровнем эрудиции исследователей. Анализ литературы (Астафьев, 1967; Работнов, 1973, 1983; Федоров, 1974; Одум, 1975; Левич, 1976; Свирежев, Логофет, 1978; Риклефс, 1979; Экологические системы ..., 1981; Абросов, Ковров, Черепанов, 1982; Реймерс, Яблоков, 1982; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Краснощеков, Розенберг, 1992; Пузаченко, 1992; Степин, Бирюков, 1993; Алимов, 1994; Алимов и др., 1996) и материалов собственных исследований показывает, что устойчивость - главное, определяющее свойство биологических систем. Оно характеризует их способность к сохранению в нестабильной среде неограниченно долгое время важнейших черт своей структуры, приобретенных в результате длительной самоорганизации и естественного отбора. Наличие устойчивости служит надежным критерием отличия истинного сообщества, т.е. исторически сложившегося коадаптированного между собой и средой обитания комплекса видовых популяций, от временных экологических группировок видов (Вахрушев, Раутиан, 1992). Ни один индивидуум, ни даже видовая популяция не могут жить и эволюционировать вне экосистемы (Старобогатов, 1992). Лишь ценоз обладает полнотой структурно-функциональной организации и истинной устойчивостью, т.е. способностью к сохранению своих основных черт и прогрессивному развитию.

Устойчивость биосистем определяется стабильностью структуры, параметров состояния и, главное, течения процесса трансформации вещества и энергии, определяющих рост и развитие особей, продуктивность и динамику численности популяций, экологические сукцессии и эволюцию. Стратегия рационального природопользования и поддержания устойчивости биосферы должна быть направлена на сохранение устойчивости течения этого процесса. Для этого необходимо, прежде всего, глубоко познать его и уметь «вписаться» в ту или иную систему, не нарушая ее общей гармонии.

Степень устойчивости биосистем зависит от способности их к адаптациям, сущность которых состоит в достижении наиболее предпочтительного состояния в изменяющейся экологической обстановке (Розен, 1969), и эффективности

саморегуляции, действующей на основе принципа обратных связей (Петрушенко, 1967), а также наличия своеобразной биологической памяти - генетического кода, позволяющего сохранять полезную информацию о путях выхода из кризисных ситуаций, встречавшихся ранее (Фаторов, 1988). Эти свойства биосистем позволяют им адекватно и оперативно реагировать на любые деструктивные воздействия внешних условий, удерживая основные параметры своего состояния в определенных присущих им границах (Танский, 1975; Левич, 1976; Федоров, Левич, 1978; Федоров, Сахаров, Левич, 1982). Стоит одной из видовых популяций, входящих в экосистему, попасть в иные условия, чем она до этого находилась, как она тут же, согласно принципу Ле Шателье, стремится перейти в новое устойчивое состояние. Это, в свою очередь, вызывает перестройку всей экосистемы, обусловленную перераспределением имеющихся ресурсов. Примером этого являются пойменные леса, обладающие очень сложной структурной организацией и требующие неординарных подходов к ведению хозяйства в них (Демаков и др., 1991, 1992).

Экосистема, однако, переносит отклонения параметров внешней среды от исторически сложившейся нормы, в которой она сформировалась, лишь в специфических для себя пределах, поскольку адаптационные возможности ее биоконпонентов не безграничны. За этими пределами наступает потеря устойчивости экосистемы и ее разрушение. Чем выше адаптационные возможности биоконпонентов экосистемы, тем шире область ее экоустойчивости. Ярким примером адаптированности организмов именно к исторически сложившимся, а не иным условиям среды, оцениваемым как по среднему значению ее параметров, так и по степени их изменчивости, является вяз мелколистный, который наиболее долговечен в жестких условиях среды, доживая в пустыне Гоби до 350 лет (Линдеман, 1981). В условиях же лесостепной и лесной зон, отличающихся более мягким климатом, он быстро отмирает в результате сильного повреждения бактериальными болезнями и насекомыми-ксилобионтами (Линдеман, 1993). Примером данного феномена являются также географические культуры древесных растений. Данные многолетних наблюдений показали, что наибольшей устойчивостью и продуктивностью обладают, как правило, местные экотипы видов. Наименьшей устойчивостью и продуктивностью обладают насаждения, выращенные из семян популяций растений, развивавшихся в экстремальных условиях (северные и южные границы ареала, высокогорье). Так, горные экотипы лиственниц Сукачева и сибирской с высот 700...800 м растут в условиях Московской области замедленно и с повышенным отпадом, а с высот 1200 ... 1600 м - уже с первых лет жизни сильно отстают в росте и к 10 годам полностью погибают (Писаренко, Редько, Мерзленко, 1992).

Обязательным условием сохранения устойчивости биологических систем является необходимость достаточно медленных изменений параметров среды: время изменения внешних условий должно быть существенно больше времени релаксации системы, т.е. времени, которое необходимо ей для восстановления равновесия после того или иного возмущения (Пузаченко, 1986). При этом вре-

мя релаксации элементов системы должно быть существенно меньше времени релаксации системы в целом. Ярким примером приспособления организмов к сильным, но довольно медленным изменениям естественных условий среды обитания является бонсай - японское искусство выращивания карликовых деревьев, сохраняющих свою жизнеспособность до преклонного возраста. Если же изменения внешних условий во времени соизмеримы со временем релаксации системы, то протекающие в ней процессы будут неравновесными: система быстро, а главное необратимо, изменяет свое состояние. Так, пожары, ветровалы и массовые размножения фитопатогенных организмов являются примерами несоизмеримости скорости воздействия и скорости релаксации лесных экосистем.

Все природные экосистемы состоят, по сути дела, из неустойчивых элементов, однако неустойчивость одного из них стабилизируется через обратные связи изменением поведения других. При этом поведение иерархически выше расположенных элементов или их блоков (подсистем) определяет поведение более низких и, в свою очередь, определяется внешними факторами. Низкий уровень самоорганизации системы, выражающийся в слабости обратных связей между элементами и контроля за деятельностью управляющего центра, упрощает со временем ее структурно-функциональную организацию и ограничивает возможности эволюции. Это, в соответствии с теоремой Неймана, ведет к стагнации развития системы (Гутнер, 1988), снижению ее устойчивости и, в конечном счете, к деградации и распаду.

Все изложенное позволяет дать следующее определение. *Экологическая устойчивость - это свойство высокоорганизованных систем поддержания в определенных рамках значений основных параметров своего состояния в неустойчивой среде, достигаемое путем эффективного гашения внешнего возмущающего воздействия во внутренних цепях за счет различных адаптаций и наличия обратных связей между всеми элементами, выработанное в процессе длительной эволюции живой материи и направленное на успешное ее продолжение.* Понятие устойчивости биологических систем практически тождественно понятию их жизнеспособности.

Решить проблему оценки устойчивости экосистем и методов управления ею на основе только теоретических рассуждений и расчетов, базирующихся на законах математики, физики, химии, экологии и общей теории систем, невозможно. Для разработки точных моделей, адекватно описывающих реальные природные процессы, нужны экспериментальные данные, которых во многих случаях явно не хватает, хотя научная литература по биологии, экологии и лесоведению явно перегружена материалами полевых наблюдений. Дело в том, что большинство статей посвящено описанию и анализу частных вопросов, которые бывает трудно, а часто невозможно, объединить общей нитью для создания общей теории функционирования и устойчивости экосистем. Современная биология и экология, по выражению С.В. Мейена (1990), поражает своей безыдейностью. Происходит неосознанное и никем не контролируемое своеобразное

«коллекционирование марок». Большая часть данных засасывается информационной трясиной и никогда уже не всплывает на поверхность. Бесчисленные публикации лавинообразно растут, а суть вопроса остается все той же: либо не решенной, либо, наоборот, давно изученной и слегка видоизмененной. Поэтому, как справедливо отмечает В.А. Алексеев (1989), необходимо сначала досконально разрабатывать теорию вопроса, выдвигать гипотезы и лишь после этого проверять их практически. Творческий поиск, при этом, должен идти по следующей общей схеме: анализ существующих концепций → выдвижение новой гипотезы → теоретические исследования → эвристическая и математическая модель процесса → экспериментальная проверка → окончательная модель или выдвижение новой гипотезы. Чаще исследователи идут в обратном направлении - от опытных данных к теоретическим обобщениям. Прикладная наука, особенно лесоводственная, плетется следом за практикой, идет у нее на поводу, удовлетворяя запросы вчерашнего дня, а не указывая ей путь и не освещая дорогу новыми идеями. Это происходит во многом оттого, что биологи и экологи, в основной своей массе, не умеют мыслить теоретически, опираясь на общие законы и принципы (Реймерс, 1994). Отсюда трудно преодолимая робость в суждениях и заведомая их неполнота. «В науке должно искать идеи. Нет идей, нет и науки! Знание фактов только потому и драгоценно, что в фактах скрываются идеи; факты без идей - сор для головы и памяти» (В.Г. Белинский). «Если в голове нет идей, то не увидишь и фактов» (И.П. Павлов). «Всякая плодотворная гипотеза кладет начало удивительному извержению потока непредвиденных открытий» (Л. Бриллюэн).

На современном этапе развития биологических наук целесообразно отказаться от решения частных вопросов и перейти к комплексному изучению поведения реальных биосистем, как целостных объектов, в различных экологических ситуациях. Необходимо, прежде всего, познать значение и оценить роль каждого элемента экосистемы в обеспечении нормального, т.е. устойчивого ее функционирования, описать траектории изменения во времени параметров их состояния и определить границы естественных флуктуаций под воздействием колебаний условий внешней среды, не приводящих к серьезным нарушениям структурно-функциональной организации ценозов. Путем проведения различных экспериментов, а также анализа последствий природных катаклизмов и антропогенно обусловленных катастроф, нужно количественно оценить отклик биокomпонентов на внешнее воздействие, поскольку мера устойчивости экосистемы сводится, в конце концов, к соотношению величины отклика к величине воздействия (Левич, 1976; Федоров, Левич, 1978): сравнение размеров следствий с размерами вызвавших их причин позволяет судить о степени устойчивости системы к воздействию того или иного фактора среды.

Важным моментом в методологии оценки устойчивости экосистем является выбор их пространственно-временного масштаба, отличающегося в биологических системах от обычного, поскольку пространство и время в них имеют совсем иное измерение, чем в неживой природе (Вернадский, 1975). Ясно, что

жизнь любого биоэлемента ценоза, т.е. его устойчивое существование, ограничена в норме определенными временными рамками - от нескольких дней (для микроорганизмов), до сотен лет (для некоторых растений, особенно древесных). Степень устойчивости материального объекта во времени во многом определяют его пространственные размеры (от миллисекунд для элементарных частиц, до бесконечности для Вселенной), т.к. в природе существует достаточно четкая функциональная связь между характерным временем и характерным размером материальных систем, которую можно считать фундаментальным законом мироздания. Время существования большинства локальных экосистем много меньше, чем общей экосистемы определенного ландшафта, региона, природной зоны. Устойчивость же биосферы, как некой суперэкосистемы, пережившей за всю свою историю, насчитывающую более 3,5 млрд. лет (Шиманский, 1987), множество сильных потрясений, является хотя и очень высокой (количество живого вещества биосферы на протяжении определенного геологического периода, как показал В.И.Вернадский (1978), есть величина постоянная; константность, по Н.Ф. Реймерсу (1994), характерна и для числа видов), способной успешно справиться с любым мыслимым деструктивным воздействием (не считая конечно катастроф космического масштаба), но все же не бесконечной.

Таким образом, вопрос оценки устойчивости экосистем должен обязательно сводиться к выбору характерных масштабов пространства и времени. По пространственному критерию можно выделить следующие дискретные уровни организации биосистем, сильно различающиеся по времени своего существования и устойчивости: клетка, организм, популяция, биотоп, ландшафт, природный район, провинция, зона, биосфера. Время, как и пространство, в биосистемах, согласно правилу прерывистости развития живой материи (Вернадский, 1975; Реймерс, 1994), изменяется дискретно. Единицами его измерения для экосистем являются циклы: физиологические, онтогенетические, сукцессионные, эволюционные. Экосистемы, согласно классификации Н.Ф. Реймерса (1990), могут быть **эволюционно устойчивыми, исторически устойчивыми и действующе устойчивыми**. Такой подход временного масштабирования устойчивости биосистемы имеет физический аналог в теории стабильности микрочастиц: частица считается устойчивой (стабильной), если $T/\Delta t \geq 1$, где T - время жизни частицы, Δt - масштаб времени. Применительно к предмету нашего исследования параметр T определяет время жизни биосистемы, в течение которого она сохраняет свои характерные черты, качественно отличающие ее от иной системы. К примеру, на уровне биотопа лесная экосистема существует и сохраняет свое «лицо», т.е. является индивидуальностью до тех пор, пока ее развитием управляет определенный вид-эдификатор; смена эдификатора - это, по сути дела, смена системы, глубокая перестройка всей ее структурно-функциональной организации.

Абстрактного понятия «устойчивость биосистемы», таким образом, не существует. Оценивая устойчивость той или иной биосистемы, следует обяза-

тельно иметь в виду: а) вид устойчивости (структурная, функциональная, энергетическая, информационная); б) масштаб пространства и времени; в) вид и число воздействующих факторов (высокая устойчивость системы к одному виду воздействия не означает высокой устойчивости к другим, результирующая совместного действия нескольких факторов не равна сумме их воздействий); г) параметры состояния системы, по которым будет оцениваться ее устойчивость; д) норму изменчивости параметров состояния, относительно которой предполагается оценивать устойчивость системы. Без этих критериев само понятие устойчивости биосистемы делается не только аморфным и неконструктивным, но и теряет реальный смысл.

Для того чтобы поддерживать устойчивость лесных экосистем на достаточно высоком уровне, необходимо постоянно контролировать их состояние, внося необходимые коррективы в хозяйственную деятельность. Этой цели призван служить лесоэкологический мониторинг, разработкой принципов и методов которого занимаются сейчас многие ученые и целые научно-исследовательские коллективы (Катаев, 1982; Антанайтис, 1983; Юкнис, 1985; Исаев, Кондаков, 1986; Мозолевская, 1986, 1995; Мозолевская и др., 1990; Яновский, 1990; Мониторинг ... , 1991; Проблема ..., 1991). Он призван решать задачи экспертной оценки текущего состояния лесных экосистем, раннего выявления падения их устойчивости и выделения антропогенно обусловленных трендов на фоне естественных «шумов», прогнозирования лесосанитарной обстановки, направления и скорости сукцессий биоценозов, выбора оптимальных вариантов предотвращения воздействия деструктивных факторов среды на леса и сохранения их стабильности в сложившейся экологической обстановке. Лесоэкологический мониторинг должен явиться неотъемлемой составной частью современной системы ведения лесного хозяйства, давая оперативную и качественную информацию о состоянии лесных экосистем, необходимую для установления причин негативных явлений и принятия необходимых решений, направленных на возвращение параметров биоценозов в норму.

В практике экомониторинга основные усилия специалистов направлены сейчас на решение частных вопросов. Сосредоточение внимания на популяциях растений, их вредителей и болезней, на концентрациях токсинов в основных природных средах, их ПДК и ПДВ, как справедливо отмечают Ю.С. Малышев и Ю.В. Полюшкин (1998), не решает вопроса о причинах потери устойчивости экосистем, выражающейся, в основном, в упрощении их структурно-функциональной организации. Основа мониторинга - это комплексные, длительные и регулярные наблюдения за состоянием параметров лесных экосистем и внешней среды, проводимые по единой методике на достаточно широкой сети постоянных объектов (пробных площадей и маршрутных ходов). Эту информацию необходимо дополнять и сопоставлять с данными отчетности лесохозяйственных предприятий. Задачи ведения мониторинга, однако, осложняются тем, что до настоящего времени не разработано достаточно четких рекомендаций по выбору оптимального числа объектов надзора и параметров их со-

стояния (экосистемы, как известно, состоят из множества компонентов, состояние которых может быть описано множеством переменных; ясно, что оценить и проанализировать это бескрайнее море информации практически невозможно и без оптимизации требуемого ее объема мониторинг не будет давать желаемых результатов). Требуется огромное усилие, чтобы выделить необходимый минимум существенных переменных, который воспроизводит качественное поведение системы как в пространстве, так и во времени. Наблюдения за неправильно выбранными переменными могут показать отсутствие качественных изменений состояния экосистем, в то время как оно на самом деле близко к критическому. Следует также иметь в виду, что последствия воздействий не обязательно возникают моментально и постепенно спадают: они могут возникнуть внезапно спустя некоторое время после возмущения системы. Поэтому, как нам кажется, экологический мониторинг должен всегда носить характер научно-исследовательской работы - управление экосистемами должно быть непрерывным процессом проникновения в суть явлений, а не их однократным предсказанием.

Существующая до сих пор тенденция (особенно характерная системе заповедников) измерять все на свете, создавая неудобоваримое множество томов отчетов, в корне порочна. Она построена на мифах (Экологические системы ..., 1981), не имеющих под собой, с позиций современной теории систем, реальной основы. Особенно порочны мифы о том, что исчерпывающие списки видов флоры и фауны являются необходимыми этапами оценки состояния геобиосистем и понимания закономерностей их функционирования. Обследования территории и детальное описание состояния отдельных частей геосистем, часто требующие огромных расходов, дают лишь массивы описательных и не интерпретируемых данных. Природные системы, как было показано выше, не являются статическими объектами, а потому их нельзя исчерпывающе охарактеризовать простым определением того, что и где находится. Полученная статическая картина действительности является всего лишь одним кадром в многосерийном фильме жизни и вряд ли может в полной мере отразить не только всего природного разнообразия, но и даже отразить его важнейшие черты. Текущее состояние сложной природной динамической системы не может дать какое-либо указание на то, как она будет вести себя в тех или иных условиях, если не будут вскрыты причинно-следственные отношения между изменяющимися переменными. Структурные черты (характер распределения особей по размеру, возрасту, типам поведения и т.п.) более важны, вероятно, для наблюдения, чем изменения численности (Экологические системы ..., 1981). Больше внимания и сил должно отводиться оценке не того, что есть, а того что будет или могло бы быть. Статические и запутанные описания должны заменяться четкими прогнозами последствий альтернативных вариантов стратегий природопользования.

Природным экосистемам часто приходится испытывать климатогенные стрессы, возникающие в результате резких и значительных переломов многолетней динамики климата или воздействий неблагоприятных погодных явле-

ний. В пределах своего естественного ареала растения хорошо адаптированы к существующим условиям среды и обладают достаточной степенью устойчивости к постоянным их флуктуациям. В ряде случаев, однако, погодные аномалии превышают адаптационные возможности растений, вызывая их ослабление и даже гибель. Роль климатогенных стрессов в эволюции и формировании биосферы, в целом, и современного облика лесов, в частности, трудно переоценить (Берг, 1947; Давиташвили, 1969; Монин, 1977; Камшилов, 1979; Резанов, 1980; Шиманский, 1987; Максимов, 1989; Гумилев, 1990; Израэль, Семенов, Хачатуров, 1992; Минин, 1993; Переведенцев, 1998; Коломыц, 1999). Каким бы великим не казалось нынешнее могущество человечества, оно по-прежнему в очень сильной степени зависимо от капризов погоды. Еще свежа в памяти многих людей великая сушь 1972 года, охватившая практически всю территорию Русской равнины. Ее ближайшим во времени аналогом была засуха 1921 года, приведшая к возникновению крупных лесных пожаров, гибели зерновых культур и массового голода среди населения Среднего Поволжья. Эти явления не единичны – исторические хроники пестрят такими событиями (Костин, 1975; Борисенков, Пасецкий, 1983, 1987). Климат и в настоящее время является наиболее мощным модифицирующим фактором, оказывающим прямое и косвенное влияние на состояние всех компонентов лесных экосистем, приводя в ряде случаев к расстройству и гибели древостоев на значительных площадях (Шевырев, 1888, 1896; Науменко, 1950; Воронцов, 1963, 1978; Маслов, 1972; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Озолс, 1973; Анненская, Мамай, 1975; Катаев, 1977, 1983; Emscherman, 1977; Лосицкий, 1981; Мурзов, 1984; Новосельцев, Бугаев, 1985; Ravn, 1985; Рожков, Козак, 1989; Демаков, 1992, 1996; Демаков, Кудрявцев, 1992; Демаков и др., 1992). История свидетельствует о том, что климат Земли способен меняться кардинально за короткие промежутки времени. Познание причин и закономерностей этих перестроек, а тем более их прогноз, - чрезвычайно важная задача. В основу стратегии развития человечества следует положить принципы адаптации к природе, в том числе и изменениям климата.

Одним из факторов, определяющих продуктивность экосистем и их устойчивость, т.е. способность к самовосстановлению утраченного внутреннего равновесия, является уровень биологического разнообразия, в связи с чем в последнее время резко возросла значимость проблемы его изучения (Чернов, 1991; Биологическое разнообразие ..., 1992; Пузаченко, 1992; Мордкович, 1994; Биологическое разнообразие ..., 1995; Алимов и др., 1996). Биоразнообразие является фундаментальным свойством природы, связанным с самой сущностью жизни и организации экосистем. Оно отражает множество реализованных в ходе эволюции и жестко отсортированных естественным отбором форм живой материи на различных уровнях ее организации: организменном, популяционном, экосистемном и биосферном. Оно служит тем аппаратом, манипулируя которым популяции, экосистемы и биосфера в целом могут амортизировать сильные возмущения внешней среды, сохраняя достаточно высокую стабиль-

ность. Снижение уровня биоразнообразия - это не только безвозвратная потеря бесценного генофонда, но и устойчивости биосферы.

Устойчивость (надежность) системы, как известно (Астафьев, 1967; Левич, 1976), прямо связана с числом параллельно функционирующих каналов, т.е. уровнем избыточности элементов, что явно коррелирует с уровнем биоразнообразия. Таким образом, чем больше видов организмов присутствует в ценозе, тем шире область пространства ее экоустойчивости (для систем с высоким уровнем биоразнообразия соответственно выше вероятность наличия видов, приспособленных к тем или иным условиям среды). Сложение сообществ из биологически и экологически различных видов обеспечивает эффективное использование ресурсов и постоянство функционирования системы в широком диапазоне условий среды (Работнов, 1973). К тому же, чем выше уровень разнообразия, тем больше момент инерции системы и для выведения ее из устойчивого состояния требуются значительные усилия (Пузаченко, 1992). Момент инерции системы, как было показано В. Вольтерра (1976), определяется в первом приближении суммой квадратов биомасс видов. Это, однако, справедливо в том случае, если между элементами системы существуют очень слабые взаимодействия. Если система построена на основе жестких связей, то большое разнообразие элементов может, наоборот, привести к потере устойчивости. В целом зависимость устойчивости от разнообразия описывается кривой оптимума: в левой ее части продукция и устойчивость экосистемы низки из-за недоиспользования ресурсов среды, а в правой она снижается в связи с усилением межвидовой конкуренции и большим взаимным перекрытием экологических ниш (Пузаченко, 1971, 1992). Для поиска оптимальной структуры сообществ, обеспечивающей наивысшую устойчивость, необходимо детально исследовать эту зависимость.

При этом, однако, следует учитывать, что главным условием устойчивого функционирования экосистем является не просто достаточно высокий уровень видового разнообразия, а наличие исторически сложившегося коадаптивного комплекса биоты (Вахрушев, Раутиан, 1992). Иными словами речь идет о так называемом организованном биоразнообразии, возникшем в процессе длительной сопредельной эволюции видов на определенной территории, действия всех членов которого подчинены общей цели. При неорганизованном биоразнообразии, представляющем собой своеобразную «мусорную корзину», каждый вид «работает» на себя, не считаясь с интересами соседей по «общезитию» (Миркин, 1986), что делает эти сообщества крайне неустойчивыми.

Уменьшение видового богатства сообщества - не единственный результат интенсивного антропогенного воздействия на биоценоз. Человек своими действиями вольно или невольно изменяет географическое распространение растений, животных и микроорганизмов, случайно занося или целенаправленно вводя в экосистемы чуждые им элементы. Создается ложное впечатление обогащения природы и повышения естественного уровня биоразнообразия. На самом деле все обстоит иначе. Интродукция чужеродных видов, масштабы которой

сейчас очень велики (Исаков, Казанская, Панфилов, 1980; Малышев, 1981; Яблоков, Остроумов, 1983), угрожает биоразнообразию как локальных экосистем, так и биосферы в целом. Во флоре Мадагаскара ныне насчитывается более 900 чужеземных видов, во флоре Англии - более 700; из 1100 видов флоры Карелии 200 завезено человеком. Заносные дикие и дичающие культурные растения, входя в состав местной флоры, формируют комплекс так называемых адвентивных видов. Во многих странах Европы, в Канаде, Японии, ряде штатов США доля таких видов во флорах составляет 10-30 %. (Малышев, 1981). Те же процессы характерны и для фаун. Например, на Гаванских островах, где найдено всего около 5 тыс. видов, число видов интродуцированных насекомых составляет около 1300. В Великобритании свыше 60 видов позвоночных - завезенные, в том числе 1/4 всех обитающих там млекопитающих. Известно более 2500 видов насекомых, проникших в Северную Америку с других материков, причем основная доля их занесена людьми непроизвольно. Только в акватории залива Сан-Франциско насчитывается до 200 видов беспозвоночных - преднамеренных и случайных нововселенцев.

До сих пор, однако, многие специалисты-прикладники не осознают всей пагубности интродукции видов. Так, например, Т.Б. Саблина (1979), анализируя непредвиденные последствия акклиматизации животных, совершенно справедливо отмечает: «... никто не пытался представить себе, каким будет конечный результат этого мероприятия, ... сколько и каких видов может сосуществовать в одном месте, какое будет достигаться равновесие между ними, возможно ли сочетание простых сообществ сельскохозяйственных культур и естественной сложности природы. Все эти вопросы обычно остаются в стороне при вселении какого-либо вида, но именно разрешение их могло бы предотвратить непредвиденные последствия» (с. 64). Нужно, как справедливо отмечает Н.Ф. Реймерс (1994), усвоить простое правило - *пустующих экологических ниш в природе не существует*. Увеличение числа видов в экосистеме приводит в лучшем случае к снижению числа особей в популяциях, а в худшем - к вытеснению из сообщества аборигенных видов, которые по каким-либо обстоятельствам оказались в текущий момент времени менее конкурентоспособными, но которые имеют больший потенциальный запас «прочности» к возможным возмущениям в будущем. С момента открытия Гавайских островов на них было интродуцировано 22 вида млекопитающих, около 50 видов птиц, несколько сотен видов цветковых растений. В результате этого к 1978 году на них вымерло 22 вида птиц (30% аборигенной орнитофауны), 14 видов моллюсков (34%); под угрозой исчезновения находится несколько десятков процентов видов флоры. Вселение новых видов является третьем по важности фактором, представляющим опасность для существования позвоночных животных (Яблоков, Остроумов, 1983). Влияние пришельцев, в результате которого местные виды могут быть уничтожены, весьма многообразно. Сюда относятся поглощение близкородственных форм в результате гибридизации, конкуренция за пространство, пищу и другие ресурсы, прямое преследование и разрушение привычных био-

топов. Особенно сказывается влияние интродуцированных видов на фауну мелких островов и гидробионтов.

Давно ведущиеся эксперименты с интродукцией видов не дали пока экономически ощутимых результатов (Николаев, 1979; Саблина, 1979). Интродуценты либо совсем не приживаются, либо преуспевают настолько, что приводят к колоссальному хозяйственному и экологическому ущербу (Одум, 1975; Риклефс, 1979; Яблоков, Остроумов, 1983). Например, в морских и пресных водах Европы за последние 30...40 лет зарегистрировано свыше 250 видов стихийных нововселенцев, из которых 70 видов относятся к явно вредным в экологическом и экономическом отношениях (Николаев, 1979). В лесах на о. Робинзон Крузо местные виды растений вытесняются интродуцированными: европейским - *Rubus ulmiformis* и чилийским - *Aristotelia chilensis*. Другой пример агрессии чужеземных растений - *Tamarix*, который был ввезен в Северную Америку для борьбы с эрозией и для ветровых заслонов. За 45 лет он распространился по всем юго-западным штатам и вытесняет местную растительность. Вселение благородного оленя в Новую Зеландию привело к сведению подлеска и, как следствие этого, к сокращению численности нелетающего совиного попугая какапо *Strigops habrptilus*, единственного представителя подсемейства совиных попугаев.

Ярким примером негативного влияния вселения новых видов является интродукция кактуса-опунции, специально завезенного в Австралию в 1860-1870 гг. для формирования живых изгородей пастбищ. К 1887 г. кактус распространился настолько, что его стали считать опасным сорняком и старались всячески уничтожить. В 1920 г. заросли опунции занимали уже 30 млн. га и разрастались со скоростью 0,5 млн. га в год. Проблема борьбы с кактусом была успешно решена только к 1939 году, благодаря завозу и размножению мелкой ночной бабочки *Cactoblastis cactorum*, гусеницы которой полностью выедают мякоть стеблей опунции. Сейчас в Австралии сохранились лишь разрозненные участки опунции и небольшое число бабочек, живущих на этих растениях - *возникло новое экологическое равновесие*. Аналогичная ситуация возникла и с другим антропогенным бичом природы и сельского хозяйства Австралии - европейским кроликом, также завезенным на этот континент в XIX в. и затем подавленным в значительной мере миксоматозом.

Другим примером служит эйхорния прекрасная (*Eichornia crassipes*), больше известная как водяной гиацинт (Одум, 1975; Риклефс, 1979; Яблоков, Остроумов, 1983), который резко изменяет экологический режим крупных водных систем. Глядя на эйхорнию, трудно представить, что во многих странах это нежное растение является настоящим проклятием водоемов, на борьбу с которым тратятся огромные силы и средства. Вот лишь некоторые факты его «биографии».

В 1884 г фермер из Флориды увидел на выставке в Нью-Орлеане необычное водное красиво цветущее растение. Это была эйхорния. Фермер привез ее домой и поселил в пруду недалеко от фермы. Растение прекрасно себя чувство-

вало и вскоре так размножилось, что фермеру пришлось спустить излишки в соседнюю речку. Через четверть века растение буквально заполонило водоемы Флориды. Оно образовывало сплошной ковер листьев на поверхности воды. В темноте гибли другие водные растения, от недостатка кислорода и корма погибали насекомые, ракообразные, рыба. Гниение огромных скоплений мертвых организмов превращало чистые пруды и озера в зловонные болота. В гниющей массе в любой момент могли создаться условия для возникновения и распространения инфекций. Власти Флориды не знали, как бороться со зловредным растением. Специально были сконструированы драглайны, выгребающие растения из воды. Эти меры, однако, если и помогали, то ненадолго – вскоре поверхность водоема вновь покрывал зеленый ковер эйхорнии.

В 1954 г всего одно растение водного гиацинта было завезено в Конго. Сейчас это растение - бич Африканского континента. Оно заселяет реки, препятствует судоходству. Огромные зеленые острова плывут вниз по течению реки Конго, опрокидывают лодки, рвут рыболовные снасти, закупоривают устья притоков, вызывают наводнения. В озере Виктория, втором по площади пресном водоеме в мире, эйхорния была замечена около 10 лет назад. Сейчас площадь, занимаемая сплошными плавнями эйхорнии, составляет сотни квадратных километров. Особенно страдает от этого сорняка Уганда. Воды у ее побережья на 80% покрыты сплошными зарослями растения и уже почти исчезла вся рыба. Целые деревни лишились основ своего существования, периодически возникают перебои с подачей электроэнергии, т.к. растения засоряют фильтры и трубы гидроэлектростанций. Заросли водного гиацинта стали причиной наводнений. С этой проблемой не в состоянии справиться местные власти. Несмотря на протесты Управления по охране окружающей среды, они решили использовать в борьбе с эйхорнией гербициды. Некоторые экологи тоже уже склоняются к мнению, что использование ядов принесет меньший вред, чем беспредельно размножающаяся эйхорния. Яды, однако, убивают не только растения, но и рыбу, и другие водные организмы, и если мертвая биомасса разом осядет на дно и начнет там гнить, озеру грозит экологическая катастрофа.

У себя на родине, в Южной Америке, эйхорния разрастается так же быстро, но здесь ее численность ограничивают другие члены биоценоза, исторически сформировавшиеся рядом с ней. Это ламантины, рыбы лепоринусы, моллюски ампулярии, муравьи-листорезы и другие виды, питающиеся листьями этого растения. В тех местообитаниях, куда завез эйхорнию человек, нет видов, способных ограничить ее численность, поэтому и размножается она бесконтрольно, вызывая многочисленные бедствия, которых можно было бы избежать.

Эйхорнию, как оказалось, можно использовать и в полезных целях. В нашей стране эта история началась так. Однажды ставропольский селекционер Борис Рыженко, перед тем как на неделю уехать из дома, выплеснул воду с остатками растения эйхорнии из аквариума в корыто с мыльной водой, оставшейся после стирки. Когда он вернулся, то с удивлением обнаружил, что расте-

ния не только не погибли, но и сильно разрослись, а вода в корыте стала абсолютно прозрачной и не имела ни цвета, ни запаха. Экспериментируя с эйхорнией, Рыженко установил, что растение великолепно очищает воду от самых разных загрязнителей и с ее помощью даже зловонный отстойник можно превратить в чистый пруд, не опасаясь при этом ее массового размножения. Дело в том, что водный гиацинт абсолютно не переносит отрицательных температур и погибает в наших условиях после первой же зимы.

Широко известными в нашей стране стали примеры отрицательного влияния вселенной ондатры на популяции выхухоли в европейской части страны, канадского бобра - на европейского, американской норки - на менее крупную европейскую норку, многих водоплавающих птиц и даже выдру. Ранее положительным примером интродукции считали широкое расселение тропической пресноводной рыбы - гамбузии *Gambusia affinis*, которая уничтожает личинок комаров. Оказалось, что и в этом случае кое-где наблюдаются негативные последствия: в Австралии она способствовала практическому уничтожению нескольких видов местных рыб.

Негативное воздействие интродуцентов на местные формы особенно сильно проявляется в том, что нововселенцы могут заносить возбудителей болезней или паразитов, безвредных для них, но губительных для аборигенов. Интродукция паразитов и возбудителей болезней особенно опасна, поскольку местные виды часто бывают беззащитны перед ними, так как никогда не сталкивались с ними в ходе своей эволюции. Примеров тому немало (Яблоков, Остроумов, 1983). Так, гриб *Endothia parasitica*, завезенный с саженцами из Азии в США, почти полностью уничтожил восточно-американский вид каштана *Castanea dentata*. Еще один пример - занесение в европейскую часть СССР возбудителей варроатоза домашних пчел. Завоз. В бассейн Арала была завезена каспийская севрюга, акклиматизация которой не удалась. При этом, однако, был занесен жаберный сосальщик *Nitzschia sturionis*, вызвавший массовую гибель местного эндемика - аральского шипа *Acipenser nudiiventris*. В водоемы только советской Средней Азии в свое время было завезено свыше 16 паразитов рыб, в том числе в оз. Иссык-Куль около 10 (Николаев, 1980).

Появление заносных видов означает не только изменение списочного состава флоры и фауны. Изменение соотношения однолетних, двулетних и многолетних растений вызывает коренную перестройку экосистем. Изменяются иногда и генетические особенности компонентов фитоценозов. Самопроизвольная гибридизация иногда может представлять проблему для сохранения генофонда в ботанических садах (Яблоков, Остроумов, 1983). Аналогично могут образовываться помеси между местными и адвентивными растениями и интродуцированными животными близких групп. Это известно, к примеру, у растений родов *Crataegus*, *Larix*, *Ulmus* и у животных - оленей, кабанов, фазанов. Последствия такой гибридизации трудно предсказать: такого типа генетические контакты для сохранения видового разнообразия могут оказаться очень опас-

ными. Результатом генетического взаимодействия популяций разных видов может быть репродуктивное самоуничтожение либо необратимые изменения.

Итак, интродукцию следует рассматривать как мероприятие, оказывающее негативное влияние на состояние популяций большинства диких, т. е. свободноживущих видов, особенно высших организмов (животных и растений) и направленное, в итоге, на снижение устойчивости геобиосистем. Снижение численности популяций имеет, при этом, свои пределы, которые то в одной, то в другой группе оказываются достигнутыми и превзойденными. В результате этого вид за видом вымирает, знаменуя безвозвратную потерю генофонда и оскудение биосферы. Если до сих пор темп возникновения новых видов всегда был выше темпа вымирания старых и биосфера постоянно усложнялась в ходе эволюции, то в последнее столетие темп спонтанного возникновения видов в десятки (если не в сотни) раз ниже, чем темп их вымирания. Мы являемся свидетелями упрощения как отдельных экосистем, так и биосферы в целом. Вследствие растущего однообразия флоры и фауны, обусловленного вторжением в экосистемы чуждых элементов, биосфера Земли вступает в настоящее время в новую эпоху - гомокайнозой (от греч. *homos* - однородный, *kainos* - новый). При этом пока нет ответа на главный вопрос: **каков возможный предел этого упрощения, за которым неизбежно должно последовать разрушение «систем жизнеобеспечения» биосферы?**

Не способствует повышению устойчивости лесов и целенаправленный генетический отбор видов древесных растений, снижающий генетическое разнообразие природных популяций. Чрезмерное увлечение созданием потомства одних, по человеческим меркам лучших, генотипов может иметь отрицательные последствия для лесного хозяйства, так как это неизбежно ведет к обеднению естественного генофонда (Мамаев, Семериков, Махнев, 1988). В популяциях с полным объемом природного генофонда существует определенный мобилизационный резерв внутривидовой наследственной изменчивости, имеющий огромное приспособительное значение при изменении условий внешней среды (Синская, 1948; Сергиевский, 1987; Петров, 1992). Для вида в целом выгодно иметь в популяции особи с различными наследственными свойствами. Наличие в популяции особей с различной реакцией на изменение условий среды позволяет ценозу не только поддерживать высокую стабильность в широком диапазоне климатических условий благодаря тому, что одни особи лучше переносят засуху, вторые - переувлажнение, третьи - морозы, но и, согласно правилу Г.Ф. Гаузе (Реймерс, 1994), снизить напряженность конкурентных отношений.

Внутривидовое разнообразие служит как материалом эволюции, так и фактором ее стабилизации (Северцов, 1990). До тех пор пока популяция способна реагировать на изменения условий среды изменением структуры своего генофонда, до тех пор сохраняется неизменность вида, т.к. не происходит выработки новых адаптаций. Только когда наличное внутривидовое разнообразие не способно поддерживать численность вида в изменившихся условиях среды, т.е. когда нарушается экологическая устойчивость данной популяции, изменчи-

вость из фактора эволюционной стабильности становится материалом эволюции. Сохранение в возможно более полном объеме всего генофонда является основой поддержания устойчивости экосистем на достаточно высоком уровне. Занимаясь генетическим отбором и создавая культуры интродуцентов, мы, возможно, играем в рулетку, ставя на кон устойчивость не только конкретных экосистем, но и биосферы в целом (Мейсер, 1996), что вряд ли оправдано, так как риск слишком велик.

Значение видového разнообразия велико не столько в статике, сколько в динамике, так как оно является своеобразным ремонтным фондом биосферы, обеспечивающим устойчивую бесперебойную «работу» экосистем и их эффективное самовосстановление в случае нарушений. Видовое (и связанное с ним генетическое) разнообразие - потенциальный источник движения и прогресса, определяющий направление и темпы развития популяций, экосистем и биосферы, что впервые было показано еще Ч. Дарвином. Оно обеспечивает заполненность реального пространства жизнью. Если бы не было его, то постепенно, с разрушением климаксовых экосистем, произошло бы полное опустынивание планеты. Многообразие элементов, а вместе с ними и свойств, является залогом победы над неизвестным, ожидающим экосистемы впереди (Экологические системы ..., 1981). Потеря видов, как специализированных приемников и хранилищ информации об окружающем мире, уменьшает возможности естественного отбора и приводит в итоге к сужению области устойчивости экосистем. Реальные природные экосистемы, не нарушенные человеком, обладают, как правило, некоторой избыточностью (Пузаченко, 1992), что обеспечивает их большую надежность и устойчивость.

Роль того или иного вида в обеспечении нормальности функционирования сообщества определяется их долей участия в нем. Редкие виды организмов, не принимающие активного участия в «работе» экосистемы в текущий момент времени, не являются ненужными. Они служат своего рода резервом на будущее, повышая вероятность безотказной «работы» биосистем в различных экологических ситуациях, в том числе и не встречавшихся прежде. Поэтому так важна охрана редких и исчезающих видов.

Высокий уровень биологического разнообразия не является, однако, еще гарантией высокой устойчивости геобиосистем. Необходимо еще, чтобы в них сохранялся стабильный объем фонда доступных для растений форм элементов питания. Фактор его поддержания - это, как известно (Одум, 1975; Риклефс, 1979; Работнов, 1983; Тишлянова, 1992), звено консументов и деструкторов, высокий уровень разнообразия которого обеспечивает сохранение стабильности (устойчивости), несмотря на колебания условий среды, биологического круговорота вещества в экосистемах. Консументы, к тому же, во многом определяют уровень видového разнообразия растений (Алексеев, 1973). Система с консументами значительно устойчивее функционирует, нежели фитоценоз без консументов, который в конечном итоге превращается в одновидовой и вырождается, оказываясь беззащитным к резким изменениям внешних условий.

На Земле, по оценке специалистов (Уголев, 1980), ежегодно образуется около 230 млрд. т. органического вещества, которое разрушается в результате процессов питания гетеротрофных организмов. Равновесие между синтезом и деградацией веществ - необходимое условие поддержания жизни в планетарном масштабе и существования каждого вида в отдельности (Абросов, Ковров, Черепанов, 1982). Биологический круговорот выступает при этом как трофический процесс, а сами организмы составляют трофические цепи, где каждый вид использует определенные источники питания и вместе с тем сам служит пищевым объектом.

Необходимым условием устойчивости лесных и луговых экосистем является некоторый резерв мертвого органического вещества в экосистемах, позволяющий им пережить «голодные» периоды и быстро восстанавливаться после нарушений. Так, стойкость к воздействиям тропических лесов, обладающих очень высоким уровнем видового разнообразия, гораздо ниже, чем бореальных лесов: описаны участки дождевых лесов, вырубленных примерно 500 лет назад и не вернувшихся в свое исходное состояние (Анилла, 1997). Одна из причин высокой уязвимости тропических дождевых лесов - дисбаланс в соотношении живой и мертвой органики. Большинство питательных веществ здесь связано растениями, в то время как в бореальных лесах довольно значительная их часть заключена в опаде и гумусе почв.

Избыток мортмассы, равно как и ее недостаток, однако, снижают, согласно принципу оптимальности, эффективность «работы» биогеоценозов, т.е. их потенциальную устойчивость. Показано, к примеру, что увеличение лесной подстилки ведет к торможению или даже полному прекращению процесса естественного возобновления леса (Морозов, 1949; Молчанов, 1952). Зависимость численности самосева древесных растений (Y) от толщины лесной подстилки (X) описывается, как показал Г.Ф. Хильми (1957), функцией Ципфа-Парето-Мандельброта $Y = K \cdot \exp(-a \cdot X)$. Необходимо, исходя из этого, поддерживать в экосистемах определенный баланс в соотношении живой и мертвой органики, что может быть обеспечено только оптимизацией величины изъятия биомассы при различных видах природопользования. Убеждение в том, что безотходные лесозаготовительные технологии являются экологически чистыми в корне неверно. Полное удаление из биогеоценозов всей древесной массы, включая корни и сучья, в которых заключено много питательных веществ, извлеченных деревом из почвы, рано или поздно приведет к деградации лесов (Хаммонд, 1996). На экологические цели, по некоторым данным (Федоренчик, 1994), в лесу необходимо оставлять около 50% лесосечных отходов. Для уточнения этого положения требуется, однако, провести углубленные лесоэкологические исследования.

Решение задачи управления видовым разнообразием невозможно без четкого представления о механизмах поддержания его уровня в природных геобиосистемах. Известно (Разумовский, 1981а, 1981б), что биогеоценозы каждой местности организованы в некоторую сукцессионную динамическую систему,

внутренне стремящуюся, сообразно с условиями среды, к достижению определенного равновесного состояния. Сукцессии, при этом, являются механизмом восстановления равновесия, утраченного в результате того или иного воздействия. В рамках экологической сукцессии на смену одному сообществу приходит другое, более организованное и приспособленное к условиям среды, т.е. имеет место целенаправленный процесс повышения устойчивости биогеоценозов. Сукцессии - существенная часть геобиосистем бореального леса, поддерживаемая действием различных возмущающих факторов (Куусела, 1997; Анилла, 1997). Именно сукцессии, то есть целенаправленные изменения структуры биоценозов во времени, поддерживают достаточно высокий уровень биоразнообразия, создают в пространстве сложную и хорошо организованную мозаику геосистем, пространственно-временная иерархия которых является, как показано (Пузаченко, 1986), необходимым условием их равновесного (устойчивого) состояния. Процессы на каждом иерархическом уровне определяются при этом действием своих специфических ведущих факторов.

Главным условием устойчивости видовых популяций является полночленность возрастной структуры (Смирнова, Чумаченко, 1993), обеспечивающая самоподдержание их численности и объема накопленной информации на определенном уровне в череде сменяющих друг друга поколений. Установлено, однако, что у большинства растений, особенно древесных, полночленность онтогенетического спектра обеспечивается на определенной территории только за счет мозаики, сложенной асинхронно развивающимися неполночленными или даже абсолютно одновозрастными локусами различного размера. Для оценки устойчивости видовой популяции и выявления критических ее состояний исследователями (Заугольнова и др., 1992) было введено понятие элементарной демографической единицы (ЭДЕ), как некоторой территориальной системы, на которой обеспечивается непрерывность смены поколений. Размеры ЭДЕ видоспецифичны. Чем они меньше, тем выше устойчивость популяции, поскольку меньше вероятность ее вырождения и гибели. Чем больше расхождение между размером ЭДЕ и территории, на которой устанавливается полночленность онтогенетического спектра, тем ближе состояние такой ценопопуляции к критическому.

Видовое разнообразие является важным, но отнюдь не определяющим фактором устойчивости геобиосистем. Гораздо большее значение в этом имеет ландшафтное разнообразие. Установлено (Тишков, 1992), что биоразнообразие конкретного региона является отражением разнообразия рядов, серий и стадий сукцессий экосистем. До 50-60% видового состава конкретных флор и до 20-30% конкретных фаун развивается только на ранних стадиях сукцессий и существует за счет постоянных нарушений сложившегося природного равновесия. Близкие же к климаксу экосистемы формируются достаточно ограниченным составом биоты (от 10 до 30% состава флоры и до 40% состава фауны). Климаксовые сообщества, считавшиеся ранее примером стабильности, устойчиво функционируют только благодаря постоянным нарушениям, вызывающим

микросукцессии (Василевич, 1992б). Они отличаются от неклимаксовых сообществ прежде всего тем, что в них всегда имеются в наличии все стадии этих микросукцессий, благодаря чему и поддерживается их стабильность.

В настоящее время в лесной экологии сформировалась система представлений, получившая название «новая лесная парадигма» (Смирнова и др., 1989; Смирнова, Чумаченко, 1993), которая объясняет механизмы устойчивого существования разновозрастных многовидовых дендроценозов. Суть ее состоит в том, что нормальное развитие молодого поколения деревьев происходит только в «окнах», т.е. прорывах верхнего полога леса, возникающих вследствие нарушения целостности древостоя и гибели старых особей. Размеры «окон» определяют структуру подроста и его обилие. На основе данной теории нами (Демаков и др., 1990) была разработана и внедрена технология группово-постепенных рубок в лесах с ограниченным режимом лесопользования.

Антропогенные изменения геобиосистем не обязательно, как это принято часто считать, приводят к их деградации. Высокий уровень видового разнообразия не может в настоящее время быть достигнут путем полного прекращения всей хозяйственной деятельности, т.к. в этом случае начнется восстановление коренного состава биоты и постепенно исчезнет вся производная флора и фауна (Ломницкий, 1979). Максимум видового разнообразия, как отмечено многими исследователями (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989; Василевич, 1992а), наблюдается при средней степени нарушенности геобиосистем, когда в регионе присутствуют самые разные биотопы, соответствующие различным стадиям сукцессий ценозов. Вырубки леса, смена состава древостоев, сельскохозяйственное использование земель, сенокосение и пастьба скота - все эти факторы традиционного природопользования при умеренном воздействии на биосферу не вызывают, как правило, отрицательных последствий, а способствуют, наоборот, информационно-биологическому насыщению ландшафтов и увеличению, тем самым, устойчивости сукцессионных систем и эволюции живой материи.

Задолго до того, как появился человек, природные системы постоянно подвергались различным «травмам» и «шокам», в результате которых создавались условия как для взаимного подбора видов, так и отбора наиболее приспособленных к колебаниям условий среды. Выжившие системы - это системы, которые возникли в процессе постоянных изменений и смогли приспособиться к постоянным нарушениям (Работнов, 1973). Во всех составляющих их элементах закодирована информация об этих нарушениях, позволяющая им быстро восстанавливаться и закономерно изменяться в соответствии с причинами нарушений. Редкие состояния экосистем, исходя из этой теории, свидетельствуют либо о редкости повторения повреждений, либо об уникальности повреждений.

Природа не терпит единообразия и постоянно борется с ним всеми доступными способами. Пожары, ветровалы, массовые размножения фитопатогенных организмов - не всегда бедствие. Часто они определяют структуру геобиосистем, возникая и охватывая наибольшие площади в однородных лесных массивах, приводя к увеличению их мозаичности, замене одряхлевших древостоев

молодыми и, в конечном итоге, повышению устойчивости к воздействию факторов внешней среды. Биоразнообразии бореальных лесов, как показывают исследования (Куусела, 1997; Анилла, 1997), основано на их изменчивости в пространстве и времени. Для предупреждения массовых повреждений лесов пожарами и фитопатогенами необходимо стремиться преобразовать временную изменчивость геобиосистем в пространственную и выращивать лес, в котором огонь, насекомые и грибы выступают в качестве «лесников», поддерживая устойчивость их функционирования при минимальном вмешательстве человека.

Ландшафтное разнообразие, таким образом, – интегральный показатель устойчивости геобиосистем. Это положение имеет большое методологическое значение в деле охраны природы и рационального природопользования. Можно сколь угодно строго и тщательно охранять редкие и исчезающие виды организмов, но если утеряна исторически сложившаяся среда их обитания, типичные сообщества в которых они развиваются, то гибель их неминуема. Таким образом, круг замыкается. Для оценки ландшафтного разнообразия необходимо использовать специальные показатели, рассчитываемые для таких единиц ландшафта, как урочище или водосборный бассейн реки малого и среднего размера (Симонов, 1977; Виноградов, 1984; Викторов, 1986).

Современные ландшафты и природно-территориальные комплексы несут печать глубоких изменений, вызванных длительной хозяйственной деятельностью человека. Ландшафтное разнообразие и лесной фонд, как часть его, нуждаются в настоящее время скорее не в охране, а преобразовании до оптимального в экологическом отношении состояния, что невозможно без активного вмешательства человека. На повестке дня сегодня должен стоять вопрос не о сохранении биоразнообразия, как это предусматривают решения международных организаций и органов управления Российской Федерации, а о разработке методов управления им и принципов рационального природопользования, обеспечивающих устойчивое развитие человечества и биосферы в целом (Демаков, 1997 а, в, д, ж, 1998 б, г, д). Основным критерием устойчивости лесов, таким образом, должно являться **соответствие структуры лесного фонда и лесных экосистем экологическим стандартам качества**, а не поддержание и сохранение продукционной способности лесов на современном уровне, как это отражено в директивных документах (Критерии и индикаторы ..., 1997; Концепция ..., 1998).

Нормальную деятельность сукцессионной системы блокируют как слишком сильные и частые нарушения, так и полное отсутствие оных, что находится в полном соответствии с принципом оптимальности (для развития биосистемы одинаково вреден как недостаток, так и избыток любого из ресурсов). Если система (как биологическая, так и социальная) находится в покое или мало подвергается неожиданным воздействиям, то она «утрачивает бдительность» и постепенно «забывает» о существовании определенной области устойчивости (Экологические системы ..., 1981), в результате чего даже незначительные из-

менения условий среды приводят к ее серьезному «заболеванию» или «смерти» (изоляция от малых возмущений приводит к уязвимости большими возмущениями и возникновению кризисов - вот почему врачи настоятельно твердят нам о пользе закаливания организма). Изменчивость внешней среды, включая сильные нарушения, происходящие время от времени, приводят к возникновению саморегулирующихся биосистем определенного типа, обладающих определенной гибкостью. Поэтому стратегии природопользования, нацеленные на уменьшение пространственно-временных изменений геосистем с целью «улучшения» качества окружающей среды, сомнительны (Экологические системы ..., 1981). Задачу поддержания общей неизменности экосистем, их некоторого внутреннего постоянства, нельзя признать экологически оправданной. Экосистемы должны развиваться и умирать, как все живое в природе.

Остановка развития экосистем неизбежно ведет к их деградации. Примером может служить западно-европейский опыт длительного выращивания чистых хвойных насаждений. За 200...300 лет на одних и тех же площадях было выращено 2-3 поколения чистых ельников, что привело к деградации почв, снижению текущего прироста и бонитета древостоев (Нестеров, 1961). В лесах европейского Севера России в ряде случаев также сменилось 2-3 поколения чистых ельников и бонитет их упал, как отмечает В.Г. Нестеров (1961), со II-III до IV-V классов. Анализ развития сосняков и ельников таежной зоны от пионерных формаций до стадии климакса показал (Казимиров, 1971; Куусела, 1997), что запас древесины и ее прирост наибольшие в первом поколении. Когда климаксные экосистемы долгое время не подвергаются крупным нарушениям, то широкое распространение получают корневые и стволовые гнили деревьев (Стороженко, 1991а, б; Куусела, 1997). И.К. Пачоский (1917, 1921) описал случай гибели растительного сообщества украинской ковыльной степи в Аскания-Нова после огораживания и полного прекращения выпаса и косьбы. Причина гибели – накопление мертвой органической массы, «задушившей» дерновины ковыля и типчака. Сложным природным и социальным системам нельзя навязывать, с позиций синергетики, пути их развития (Фомина, 1999); правильнее способствовать раскрытию их естественных потенциальных возможностей.

Парадоксально, но факт - стремление системы держаться подальше от опасной зоны области устойчивости постепенно приводит ее к высокой уязвимости резкими изменениями сложившихся условий среды, так как сама область устойчивости незаметно сжимается до очень узких пределов. Так, например (Одум, 1975; Чернова, Былова, 1981), песцы в тундре приспособились к значительным колебаниям температуры воздуха и успешно живут в диапазоне от +30 до -55°C, тогда как многие виды арктических рыб или тепловодных рачков, обитающие в очень стабильной среде, выдерживают изменения температуры воды всего в 2-6° С (первые в интервале от +4 до +6, вторые - от +23 до +29° С). Еще более stenotherмны некоторые криофильные зеленые и диатомовые водоросли, которые живут в полярных льдах только при температуре около 0° С (Риклефс, 1979). Довольно stenotherмны и виды организмов тропических дож-

девых лесов, где среднемесячные температуры воздуха изменяются в пределах года всего на 1-2° С при общем их размахе (от возможного минимума до возможного максимума) 18-20° С. Очевидно, что высокая уязвимость тропических лесных экосистем является следствием их эволюции в областях с постоянным температурным режимом (Экологические системы ..., 1981). В целом в неблагоприятных условиях среды развиваются биосистемы с широкими синэкологическими нишами (Выгодская, Пузаченко, Скулкин, 1971). Устойчивость экосистем, таким образом, поддерживается не вопреки, а благодаря изменчивости среды, воспитывающей необходимую гибкость составляющих их биокомпонентов. Показано, к примеру, что если выдерживать проростки злаков или подсолнечника в условиях водного дефицита, то развившиеся из них растения лучше переносят засуху (Леопольд, 1968). Помещение биоценоза в узкие рамки постоянства среды постепенно делает его более хрупким и уязвимым, примером чего являются оранжерейные и тепличные экосистемы.

Устойчивость, доведенная до своего предела, полностью блокирует дальнейшее развитие системы. Чересчур стабильные формы – это тупиковые формы, эволюция которых прекратилась. Чрезмерная адаптация столь же опасна для совершенствования вида, как и его неспособность к адаптациям. Стремление системы к гомеостазису должно обязательно компенсироваться другими тенденциями, определяющими рост разнообразия организационных форм, а эти тенденции неизбежно будут формировать механизмы не только отрицательных, но и положительных обратных связей (Моисеев, 1987, 1990). Любой процесс самоорганизации, любые более или менее устойчивые структуры – это всегда результат своеобразного компромисса между противоречивыми тенденциями. Только сохранение противоречий на достаточно высоком уровне способно обеспечить развитие, хотя при этом система может быть и не очень устойчивой. В термитниках, к примеру, все противоречия разрешены, так сказать, «раз и навсегда», поэтому эволюция этих насекомых практически прекратилась уже много миллионов лет назад.

Развитие живой материи на Земле, - от одноклеточного существа до биосферы - подчинено определенным ритмам, которые определяются как внутренними причинами (биохимическими, физиологическими и т.п.), так и внешними (ритмические изменения условий внешней среды). Биологические системы, циклически развиваясь, отсчитывают свое внутреннее время, которое выступает в качестве одного из важнейших природных ресурсов. Благодаря наличию в организмах «биологических часов», подтвержденному экспериментально (Чернышев, Афолина, 1976), повышается эффективность работы экосистем, обеспечиваемая за счет синхронизации ритмов наиболее важных физиологических процессов с наступлением наиболее благоприятных для них периодов жизни. Все внутренние ритмы целостной самоорганизовавшейся системы гармонично соподчинены друг другу и связаны воедино нитью с внешними ритмами. Развитие биосистем, которые являются своеобразными автогенераторами и триггерами (преобразователями) колебаний (Алексеев, 1976; Джансеитов, 1978; Пу-

заченко, 1986), «запрограммировано», таким образом, на суточные, сезонные и иные земные и космические ритмы. Биологические ритмы составляют существенный элемент временной организации биологических систем, позволяющий им устойчиво функционировать и развиваться. Любой биоритм, между тем, не следует рассматривать как строгое раз и навсегда установленное расписание или воинский устав - жестко детерминированная система была бы жалкой и беспомощной в нашем мире, где все события бесконечно разнообразны, хотя и в общем-то закономерны. Только постоянно подстраиваясь к конкретным условиям среды, регулируя ход своих внутренних «часов», биосистема сохраняет свою жизнеспособность (устойчивость).

Необходимым условием устойчивости динамических систем является, как известно, отсутствие биений, возникающих в результате резонанса различных волновых процессов, или сведение их, по крайней мере, к минимуму. В биологических системах это достигается десинхронизацией жизненных ритмов видов, конкурирующих за один и тот же или близкий к нему ресурс. В процессе формирования и самоорганизации экосистем в них остаются жить лишь те виды, которые не только наиболее полно вписываются в природные ритмы, но и, согласно правилу Г.Ф. Гаузе (Реймерс, 1994), минимально конкурируют между собой. Любую природную достаточно полно самоорганизованную экосистему, в результате этого, слагают виды, которые различаются по ритмике своих жизненных процессов: срокам рождения и продолжительности жизненного цикла, суточной и сезонной активности, требовательности к условиям среды (Демаков, 1998 г, е). Благодаря этому биологические виды наиболее эффективно используют ресурсы среды, которые всегда очень ограничены, избегая, насколько это возможно, конкуренции с соседями по сообществу.

Равновесную (устойчивую) биосистему, как показано исследователями (Пущаченко, 1986), слагают иерархически соподчиненные элементы, частоты протекания жизненных процессов которых различаются друг от друга в 2-5 раз (в среднем в 3 раза). Элементы с частотно соизмеримыми процессами или элиминируют, или образуют систему с другими динамическими характеристиками. При этом высокочастотные процессы, которые протекают в иерархически ниже расположенных уровнях, никоим образом не определяют низкочастотных процессов блоков систем высших уровней. Феноритмическая и экологическая структуры экосистем, таким образом, являются весьма существенными признаками степени их организованности. Чем они разнообразнее, тем устойчивее и продуктивнее экосистемы.

Асинхронность развития различных элементов наблюдается на всех уровнях организации живой материи: организменном, популяционном, экосистемном, ландшафтном и биосферном. Так, на организменном уровне организации ритмы развития различных органов растений и животных не совпадают между собой (Щербаков, Лазарева, 1952; Редько и др., 1983; Шмальгаузен, 1984). Все природные популяции по ритмике развития особей также довольно гетерогенны. В популяции древесных растений, в частности, присутствуют особи, разли-

чающиеся по темпам онтогенеза (Кравченко, 1972), реакции на колебания условий внешней среды (Котов, 1988) и внутривидовую конкуренцию, т.е. тесноту места обитания (Кан-Ихи-Сакай, 1964; Дьяков, Драгавцев, 1975). Даже среди деревьев одного размерного класса в биотопе отмечается довольно широкая амплитуда колебаний величины радиального и линейного приростов в пределах того или иного конкретного года и большая асинхронность их ритмики (Демаков, 1996 в, 1997 е, 1998 а, г, е, 1999 б; в, Демаков, Полевщиков, 1997; Демаков, Иванов, Ельмекеева, 1998).

Проведенные исследования и анализ литературы показывают, что чем выше ландшафтное разнообразие лесов, тем устойчивее они к воздействию деструктивных факторов внешней среды. В однородных по структурным и динамическим характеристикам лесных массивах чаще возникают «биения», сопровождающиеся сильными нарушениями биоценозов. Примером этому является вспышка массового размножения сосновой вершинной смолевки (Демаков, 1994 б, 1995 а, 1996 а, в, 1997 г, е), реализовавшаяся в сосняках Марий Эл благодаря резонансу в ритмике роста древостоев на площади порядка 250-300 тыс. га, возникшему в результате обеднения биологического разнообразия лесов.

Лес, как явление географическое и историческое, т.е. как система, в которой все биоэлементы эволюционно коадаптировались друг к другу и приспособились к существующим условиям среды, может устойчиво существовать, развиваться и самовосстанавливаться даже при довольно сильных естественных нарушениях (пожарах, ветровалах и т.п.). Естественные, не деформированные человеком, леса в принципе не могут быть «больными» и не нуждаются в специальной защите, т.к. обладают достаточно высоким внутренним гомеостазом (Стадницкий, 1986, 1988). Представление о болезни как о бедствии, как справедливо отмечает В.Н. Беклемишев (1956, 1970), антропоцентрично. Возбудители болезней растений и насекомые-фитофаги являются полноправными членами ценозов, обеспечивающими их устойчивое прогрессивное развитие. Это положение требует определенного пересмотра основных принципов существующей концепции лесозащиты, зародившейся кстати в качестве прикладной научной дисциплины лишь в XIX веке, что было обусловлено активным вмешательством человека в ход развития геобиосистем. Нужно, прежде всего, полностью отказаться от ядохимикатов, длительный опыт широкомасштабного использования которых показал не только пагубность их воздействия на биосферу, но и отсутствие экономической эффективности, если оценивать ее в пределах достаточно большого временного интервала (Экологические системы ..., 1981; Берриман, 1990). Необходимо раз и навсегда усвоить золотые правила: 1) выигрывая в одном, обязательно проигрываем в другом; 2) противодействие по силам и масштабам последствий всегда равно действию. Борьбу нужно проводить с причинами, вызвавшими «болезнь» экосистем, а не с теми или иными видами организмов, сопровождающими ее течение и являющимися чаще всего лишь следствием первоначального ослабления насаждений. Вспышки массового размножения фитофильных организмов с экологических позиций необходи-

мо рассматривать как естественное состояние экосистем, подготовленное всем предшествующим ходом их развития (Стадницкий, 1988). Поддерживать устойчивое существование лесных экосистем неограниченно долго возможно с помощью разумных хозяйственных мероприятий, «вписывающихся» в ход естественных сукцессионных процессов и природную ритмику лесных экосистем, регулируя структуру древостоев с учетом повышения успешности развития всех биокомпонентов. Получение древесины, как это принято сейчас, не должно являться главной целью деятельности лесоводов. Качество лесных экосистем и режима хозяйствования необходимо оценивать по текущему уровню и динамике биоразнообразия (Демаков, 1997 в, д). Это, в свою очередь, потребует разработки региональных стандартов качества экосистем и видов природопользования (Демаков, 1997ж). Разработка этих стандартов должна идти от общего к частному, т.е. от определения роли и места геобиосистемы в поддержании устойчивости биосферы, природной зоны, ландшафта с учетом поддержания разумных жизненных потребностей человеческого общества. Именно такой подход позволит найти оптимальные пути решения проблемы выхода из глобального экологического кризиса.

Разработка стандартов качества лесных экосистем и системы их сертификации - довольно сложная задача, связанная как с многообразием полезных потребительских свойств леса и масштабностью оцениваемого объекта, так и отсутствием надежной и общепризнанной теоретической основы. Неясности в этом очень важном вопросе, обусловленные длительностью и относительной незавершенностью производственного процесса, а также неопределенностью доли полезного человеческого труда в конечном продукте, часто приводят к неверной оценке результатов деятельности лесоводов. Многие полезные качества леса до сих пор должным образом не оцениваются ни по количеству, ни по качеству и не являются объектами экономического регулирования и целенаправленного воздействия.

Программа сертификации состояния лесов и системы лесопользования - составная часть государственной политики и ее логическое завершение в части концепции устойчивого развития общества (Страхов, 1997). Основные цели, на достижение которых она должна быть направлена, следующие:

- 1) гармонизация отношений человека с природой;
- 2) оптимизация структуры земель и лесного фонда в пределах государства, региона и элементарного объекта управления;
- 3) оптимизация структуры лесных экосистем, видов и объемов природопользования, способов рубок и лесовозобновления;
- 4) повышение значимости экологических и социокультурных функций лесов, совершенствование экономического механизма сохранения биоразнообразия;
- 5) стимулирование разработки и внедрения долгосрочных проектов ведения лесного хозяйства на основе современных достижений науки и совер-

шенствование нормативных и руководящих документов по устойчивому управлению лесами.

Вторгаясь в жизнь леса, осуществляя в лесах ту или иную хозяйственную деятельность, человек, по существу, переделывает экосистемы под себя, пренебрегая, экологическими законами и замыслами самой Природы, которые, как считает Крис Мейсер (1995), выражаются в следующем:

- природа, создавая лес, использовала всю свою богатую фантазию; мы же пытаемся создавать леса на основе унылого однообразия;

- природа создала лес как систему со сложными, взаимосвязанными процессами, в которой все элементы равноценны; мы же пытаемся сформировать лес с каким-либо одним функциональным назначением, считая что одни элементы хороши, потому что они нам выгодны, а другие плохи;

- природа создала лес как гибкую, саморегулирующуюся и самовосстанавливающуюся систему; мы же пытаемся превратить лес в ограниченную во времени монокультуру, способную существовать только в жестко определенных условиях, требующую постоянной внешней поддержки в виде удобрений, пестицидов, нерентабельных осветлений и прочисток;

- природа наделила леса способностью к постоянному изменению и прогрессивной эволюции; мы же пытаемся выращивать лес на основе критериев неизменности и стабильности;

- природа создала леса в ландшафтах как необходимую их часть; мы же пытаемся формировать лес на каждом гектаре в отрыве от природных геосистем.

В настоящее время мы далеки еще от создания устойчивых лесов и устойчивого управления ими. В течение многих лет хозяйственники манипулировали лесами, руководствуясь самонадеянным мнением, что они могут управлять ими и даже улучшать их, не понимая при этом законов функционирования сложных природных самоорганизующихся систем. Все что делают сейчас лесоводы сводится к одному - заставить лес давать высокие и устойчивые урожаи древесины, а не устойчивые урожаи всех продуктов и полезностей леса. Широко распространено убеждение, что из леса можно и нужно сделать фабрику древесины, применяя так называемое «промышленное лесоводство», создало в умах практиков иллюзию того, что с помощью различных приемов можно заставить лесные экосистемы устойчиво функционировать и неограниченно долго продуцировать как можно больше древесины, цена которой будет значительно выше понесенных затрат. На этом убеждении, закрепленном во всех законах, инструкциях, предписаниях и учебниках, строится доктрина современного российского лесопользования. Жизнь показала, что оно является мифом, ни кем и ни чем не доказанной утопией. Много терпения и сил нужно затратить, чтобы сломать данный стереотип, показать всю его пагубность и несостоятельность. Получать устойчивые урожаи продуктов леса возможно только в устойчивом лесу, хозяйственная деятельность в котором ведется на основе принципов и методов *устойчивого лесоводства* (Мейсер, 1995). Идеология лесопользования и лесовыращивания должна базироваться на приоритетности экологических за-

конов. Очень важно усвоить, что без здоровых лесных экосистем не может быть не только здоровой экономики, но и здорового телом и душой человека. Все что делается для леса - делается для человека; лес поддерживает нашу жизнь, а не мы поддерживаем его существование. Потребление поэтому должно разумно сочетаться с сохранением целостности экосистем. Когда пользование лесом экологически ответственно, то гарантируется его неистощительность не на словах, а на деле.

Устойчивое лесопользование невозможно без изменения современной концепции организации территории и планирования лесного хозяйства. Весьма важной проблемой является оптимальное расчленение территории и выделение элементарного оцениваемого и управляемого природного объекта на основе естественной иерархии природных систем. Объектами лесоустройства должны быть не искусственные образования - хозяйственные части и хозсекции, а целостные и сравнительно замкнутые природные экосистемы, каковыми являются элементарные водосборные бассейны (Корытный, 1991; Хаммонд, 1995; Бабинцева, Горбачев, 1995). Организация территории на основе ландшафтной экологии и бассейнового подхода сопряжена, однако, с рядом трудностей. Крупные равнинные реки пересекают в своем течении, как правило, несколько географических зон. Организация системы лесопользования для таких бассейнов практически нереальна. Необходима дифференциация бассейна на сравнительно однородные части. На первом этапе выделяются зональные отрезки со своей речной сетью, относящейся к системе крупной реки. На втором этапе выделяются водосборы малых рек. Оптимальной элементарной единицей для планирования ведения лесного хозяйства является, по мнению исследователей (Хаммонд, 1995; Бабинцева, Горбачев, 1995), водосборный бассейн площадью порядка 60...100 тыс. га. В пределах этой элементарной единицы выделяются следующие категории земель:

- 1) защитные зоны вдоль основного водотока и его притоков;
- 2) участки эталонных и особо ценных лесов, которые исключаются из расчета лесопользования;
- 3) экологически неустойчивые насаждения;
- 4) заболоченные территории;
- 5) места обитания редких и уникальных видов диких животных и растений;
- 6) пути миграции диких животных в пределах бассейна и в соседние геобиосистемы;
- 7) населенные пункты, территории сельхозпользования, зоны рекреации;
- 8) эксплуатационные леса экстенсивного лесопользования;
- 9) эксплуатационные леса интенсивного лесопользования, предназначенные в основном для получения древесины.

В пределах выделенных зон хозяйственная деятельность должна осуществляться в соответствии с экологическими стандартами. В каждой зоне кроме основного вида деятельности могут проводиться и сопутствующие, если они не наносят ущерба ему и экосистемам. Некоторые виды лесопользования, такие,

как заготовка древесины и туризм взаимоисключают друг друга и не должны проводиться в одной зоне.

Алгоритм организации территории и системы лесопользования на основе ландшафтно-бассейного подхода следующий:

1. Сбор и формирование базы данных.
 - 1.1. Общее описание геобиосистемы.
 - 1.2. История использования территории людьми.
 - 1.3. Предлагаемые формы и модели природопользования.
2. Ландшафтный и экосистемный анализ.
 - 2.1. Описание пространственно-временных характеристик экосистем в пределах водосбора.
 - 2.2. Анализ прошлых природных и антропогенных воздействий на устойчивость функционирования локальных экосистем и всей ландшафтной системы, выделение экосистем, особо чувствительных к воздействиям.
 - 2.3. Разработка критериев и параметров, совокупность которых составляет экологические стандарты качества экосистем разного уровня и видов природопользования, гарантирующих надежную сертификацию и контроль качества устойчивости системы лесопользования.
3. Зонирование территории и оптимизация структуры земель по хозяйственному назначению и категориям защитности.
 - 3.1. Выделение защитных зон вдоль водотоков, путей миграции и мест обитания редких и исчезающих видов, эталонных участков, памятников культурно-исторического значения, неустойчивых экосистем.
 - 3.2. Выделение зон рекреации, туризма, охоты и скотоводства.
 - 3.3. Выделение зон интенсивного и экстенсивного лесопользования.
4. Экономический долгосрочный анализ нескольких альтернативных вариантов природопользования, гарантирующих разнообразную, стабильную и неистощительную местную экономику, обеспечивающую полную занятость местного населения.

Бассейновый подход к организации территории и планированию устойчивого природопользования имеет, на наш взгляд, более надежную теоретическую основу, чем развиваемый некоторыми исследователями ландшафтно-типологический подход (Столяров и др., 1994; Романюк, Бурневский, 1997). Географический ландшафт не является целостной замкнутой геобиосистемой и не может выступать, исходя из этого, в качестве элементарного естественного объекта управления и долгосрочного планирования. На уровне ландшафта планировать можно только характер проведения мероприятий, но не их объемы.

Качество лесных экосистем и видов природопользования должно оцениваться по трем основным критериям: 1) эффективности выполнения средоохранных функций; 2) эффективности выполнения ресурсных функций; 3) устойчивости функционирования и самовозобновляемости. Последний из них, в наибольшей степени определяющий устойчивость лесных экосистем ко

многим неблагоприятным факторам среды, является оправданным и с экономической точки зрения (Алексеев, Рябчиков, 1999). Весь комплекс мероприятий по ведению лесного хозяйства, включающий способы рубок главного и промежуточного пользования, очистки мест рубок, возобновления, защиты от вредителей и болезней, охраны от пожаров, должен непременно увязываться с этими критериями.

Разработку стандартов качества лесохозяйственной деятельности необходимо начать с анализа последствий различных способов рубок главного пользования и оптимизации объемов естественного и искусственного лесовозобновления, основанной на определенном компромиссе между возможностями среды и потребностями человека. Необходимо коренным образом пересмотреть существующую стратегию и тактику лесовозобновления, приведшей во многих случаях к снижению экологических функций лесов и их устойчивости к вредителям и болезням (Алексеев, Рябчиков, 1999). Обобщение многочисленных литературных источников, материалов научно-исследовательских и проектных организаций, а также данных массового учета лесосечного фонда, проведенное Н.П. Калининченко, А.И. Писаренко и Н.А. Смирновым (1973), показало, что естественное возобновление леса является весьма динамичным процессом. Его успешность определяется многими факторами, немаловажную роль среди которых имеет антропогенный, выражающийся в выборе технологии проведения лесосечных работ. Установлено, что в тот период, когда преобладала конная трелевка древесины, использовались узкие (ленточные) лесосеки и оставлялись семенники, большинство вырубок вполне успешно возобновлялись естественным путем (Алексеев, Рябчиков, 1999). Начиная с 50-60-х годов XX века, когда на лесозаготовках стали применять тяжелую технику и повсеместно нарушать лесоводственные правила и устои, успешность естественного возобновления на вырубках заметно снизилась, особенно хвойными породами деревьев. Однако и в этом случае большинство (75-90%) вырубок успешно зарастало лесом в течение 5-10 лет. Проведенные нами расчеты показали, что временную динамику доли хорошо возобновившихся вырубок с очень высокой точностью описывают следующие математические модели:

- по Северо-Западному району

$$W_{(t)} = 48,9 \cdot \{1 - \exp[-(t/4,202)^{1,450}]\} + 37,4; \quad R^2 = 0,994;$$

- по Волго-Вятскому району

$$W_{(t)} = 46,1 \cdot \{1 - \exp[-(t/4,249)^{1,269}]\} + 43,9; \quad R^2 = 0,997;$$

- по Центральному району

$$W_{(t)} = 42,6 \cdot \{1 - \exp[-(t/4,248)^{1,819}]\} + 41,3; \quad R^2 = 0,996;$$

где W - доля хорошо возобновившихся вырубок от общего их числа, %;
 t - время, прошедшее с момента рубки леса, год.

Характерно, что успешность возобновления вырубок наиболее высока в северной части таежной зоны и постепенно снижается к югу. Доля невозобно-

вившихся лесосек в общем невелика. Ее динамику во времени описывают следующие математические модели:

- по Северо-Западному району

$$W_{(t)} = 45,7 \cdot \exp[-(t/3,949)^{0,998}] + 0,2; \quad R^2 = 0,984;$$

- по Волго-Вятскому району

$$W_{(t)} = 34,8 \cdot \exp[-(t/2,090)^{1,530}] + 4,3; \quad R^2 = 0,998;$$

- по Центральному району

$$W_{(t)} = 24,9 \cdot \exp[-(t/4,944)^{2,804}] + 9,6; \quad R^2 = 0,973.$$

Опыт показывает, что возобновление леса является управляемым процессом, и искусство лесовода заключается в правильном выборе путей и технологий, позволяющих получить желаемые результаты при минимальных затратах труда и средств. Не случайно поэтому в ряде стран Западной Европы, где уже давно создаются лесные культуры, а также в США и Канаде сегодня наблюдается тенденция в пользу естественного лесовозобновления, которое имеет ряд неоспоримых преимуществ перед искусственным как с экологической, так и экономической точек зрения, позволяя создавать наиболее устойчивые и продуктивные насаждения. Стремление российских органов управления лесным хозяйством к необоснованному увеличению доли искусственного лесовозобновления, особенно резко проявившееся с конца 50-х годов XX столетия, выглядит в свете этого положения нелепым и вряд ли оправдывает себя. Наиболее рациональными способами рубок главного пользования, позволяющими в большей степени сохранить лесную среду и обеспечить благоприятные условия для появления самосева и развития подроста, следует признать узколесосечные, группово-постепенные и полосно-постепенные, которые показали, по данным многих исследователей (Мелехов, 1989; Гирев, Пузанов, Помазнюк, 1990; Демаков и др., 1990; Иванчиков, 1990; Вялых, Чибисов, 1991; Помазнюк, 1991), очень хорошие результаты в лесах различных природных зон и категорий защитности.

Требуют коренного пересмотра существующие стандарты качества рубок ухода, т.к. применяемые в настоящее время показатели, основанные на интенсивности выборки деревьев, не отвечают в полной мере экологическим и лесоводственным требованиям. На практике они часто приводят к ухудшению состояния лесных экосистем и необоснованной трате материальных ресурсов. Необходимы более точные и объективные критерии, позволяющие сформировать насаждения оптимальной структуры, наилучшим образом соответствующей выполнению целевой функции. Основные требования к разработке стандартов качества рубок ухода сводятся к следующему:

- 1) качество необходимо оценивать не по количеству проделанной работы, а по ее своевременности и состоянию древостоя после проведения мероприятия (показано, в частности (Богачев, 1991), что если к возрасту 25 лет в сосновом древостое I класса бонитета имеется более 2 тыс. деревьев на 1 га, то рубки ухода не дадут уже никакого эффекта);

- 2) нормативы качества должны опираться на количественные легко измеряемые объективные показатели состояния древостоев (в качестве одного из таких показателей, как нами было показано (Демаков, 1998), выступает индекс конкурентной подавленности, вычисляемый как отношение высоты деревьев к площади их сечения на высоте 1,3 м, нормированное по возрасту и классу бонитета);
- 3) стандарт качества должен учитывать не только увеличение прироста древесины, но и всех полезных функций леса.

Требуют также пересмотра и существующие стандарты качества лесных культур, не регламентирующие требований к проведению лесохозяйственных мероприятий после их перевода в лесопокрытую площадь. Опыт показывает, что существующие нормативы исходной густоты являются в большинстве случаев завышенными, приводящими к напрасной трате лесопосадочного материала и иных ресурсов при лесовосстановлении и лесовыращивании, снижению рентабельности лесокультурного производства. Излишняя загущенность древостоев в молодости приводит к снижению их жизнеспособности и устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Низкая же исходная густота древостоев способствует снижению уровня текущего древесного отпада, возрастанию темпов текущего прироста, увеличению запаса крупномерной древесины (Загребев, 1962; Севко, 1994) и, как показали наши исследования (Демаков и др., 1997), уровня биологического разнообразия. Особенно показателен в этом отношении опыт, поставленный Б.И. Гавриловым в 1932 году в Балаклеевском лесхоззаге Харьковской области в ТЛУ В₂ (свежая суборь). Продолжительность опыта составила 43 года (по данным, опубликованным в 1975 году). Первое изреживание культур сосны было проведено в 7-летнем возрасте. Густота древостоя, составлявшая 6,7...8,3 тыс. экз./га, была доведена до 4, 2, 1 и 0,5 тыс. экз./га. В возрасте 50 лет запас средней и крупной древесины составил: в контроле – 112 м³/га, в варианте умеренного изреживания – 196 м³/га, среднего изреживания – 253 м³/га, сильного изреживания – 267 м³/га и очень сильного изреживания (вариант свободного стояния) – 237 м³/га при числе оставшихся деревьев всего 210 экз./га. Этот опыт доказывает возможность проведения в сосновых молодняках рубок ухода очень сильной интенсивности, ускоренного выращивание крупномерной древесины, повышения устойчивости древостоев к неблагоприятным факторам среды и эффективности лесохозяйственного производства.

Требуют усовершенствования или даже пересмотра существующие подходы к оптимизации возрастной структуры и породного (видового) состава древостоев. Установлено, к примеру (Казимиров, 1971), что разновозрастность древостоев, рассматриваемая некоторыми лесоводами как фактор повышения продуктивности насаждений, приводит на деле к обратным результатам. Не нужно стремиться создавать чистые насаждения там, где возможно произрастание многих видов деревьев и кустарников, как и не нужно необоснованно разнообразить их ассортимент. Причиной снижения биологической устойчивости или даже деградации дубрав и ельников является в некоторых случаях обеднение

видового состава насаждений. В то же время, к примеру, введение в состав сосновых культур на бедных песчаных почвах не приводит к положительным результатам. Для повышения устойчивости лесных экосистем и поддержания на должном уровне биоразнообразия в них необходимо, как считает А.И. Писаренко (1989), отказаться от прежней концепции ведения хозяйства, предусматривающей постоянное увеличение доли хвойных насаждений в лесном фонде.

Нуждаются в значительном усовершенствовании и методы оценки качества древесины на корню. Существующее разделение древостоев на три класса товарности слишком грубо и не отвечает в полной мере запросам сегодняшнего дня и требованиям проведения сертификации. Большой положительный опыт накоплен в этой области О.И. Полубояриновым и И.А. Алексеевым (Полубояринов, 1981; Алексеев, Полубояринов, 1986) – разработанные ими нормативы по оценке вредоносности пороков древесины на растущих деревьях могут быть с успехом использованы при составлении стандартов качества древесного сырья на корню.

Человек в своей практической деятельности отдает, в большинстве случаев, предпочтение тем технологиям природопользования, которые направлены на повышение продуктивности, а не устойчивости экосистем. Часто это приводит к нежелательным последствиям и снижению рентабельности использования биоресурсов (Демаков, Алексеев, 1997; Алексеев, Рябчиков, 1999), поскольку эти два качества экосистем не тождественны друг другу. Повышение продуктивности обеспечивается, как правило, за счет усиленного развития небольшого числа видов-монополистов, что возможно лишь при условии снятия напряженности межвидовой конкурентной борьбы за ресурсы, т.е. снижения уровня биоразнообразия, а следовательно и устойчивости экосистем. Видоизмененные человеком экосистемы, т.е. культурценозы, «работают» чрезвычайно неустойчиво, проявляя высокую чувствительность даже к незначительным изменениям условий среды. Эти экосистемы стали полными «иждивенцами» человека (Стадницкий, 1986, 1988; Чмыр и др., 1994), требуя с каждым годом все больших затрат для своего существования, что в итоге снижает рентабельность ведения хозяйства в них. Со временем необходимо стремиться если не к снижению числа экосистем-«иждивенцев», то по крайней мере не к приобретению новых.

Поддержание высокого уровня биоразнообразия в лесных экосистемах отчасти может быть достигнуто, как показал наш опыт (Демаков и др., 1997), за счет снижения существующих норм густоты выращивания древостоев, - даже в крайне бедных лесорастительных условиях в чистых культурах сосны разной исходной густоты уже к 20-летнему возрасту формируется специфическая структура подпологовой растительности, комплексов макромицетов и почвенной мезофауны. Максимальный уровень биоразнообразия достигается при этом в культурах с густотой посадки 500-1000 экз./га, где деревья имеют наиболее высокие показатели роста (Демаков, Калинин, 1997).

Примером высокой устойчивости и продуктивности лесных экосистем является известная Линдуловская роща, созданная 260 лет назад видным лесоводом Фокелем с исходной густотой всего 552 дерева на 1 га (Тимофеев, 1959). Изображенные на картинах И. Шишкина («Сосновый бор», «Утро в сосновом лесу», «Корабельная роща», «Рубка леса» и др.), написанных с натуры в конце 19 века, хвойные леса, не утратившие своей устойчивости до глубокой старости (таких лесов сейчас практически не встретишь в европейской части России), по всем признакам (сучковатость и мощное развитие крон деревьев) также росли в разреженном состоянии. Стремление лесоводов к увеличению густоты древостоев, что, по их мнению, служит необходимым условием повышения устойчивости и продуктивности биогеоценозов, является напрасным и приводит в большинстве случаев к обратным результатам, так как многие экосистемы превратились в «иждивенцев» человека, утратив способность к саморазвитию и самовосстановлению. Для повышения устойчивости лесных экосистем и поддержания на должном уровне биоразнообразия в них необходимо, как считает А.И. Писаренко (1989), отказаться и от прежней концепции ведения хозяйства, предусматривающей постоянное увеличение доли хвойных насаждений в лесном фонде.

Основной причиной экологического кризиса являются, главным образом, неправильные действия человека по отношению к природе. Осознание этого факта умами ученых произошло давно. Так, еще Ж.Б. Ламарк (1959) писал, что «назначение человека как бы заключается в том, чтобы уничтожить свой род, *предварительно сделав земной шар непригодным для обитания*» (курсив мой – Ю.Д.). Таким образом, решение проблемы выхода из экологического кризиса и сохранения устойчивости биосферы заключается, прежде всего, в преобразовании самого человека, его мировоззрения, культуры, морали и всей системы ценностей. Н.А. Бердяев (1995) отмечал, что самый важный для нас вопрос есть вопрос о человеке - все от него исходит и к нему возвращается. Человек – высшая, царственная ступень иерархии природы как живого организма. Он ответственен за весь строй природы, и то что в нем самом совершается, отпечатлевается на всей природе. Падение высшего иерархического центра природы влечет за собой падение всей природы, всех низших ее ступеней. Вся тварь стонет и плачет и ждет своего освобождения. «Улучшение в народном положении, - по словам Елены Рерих, - наступает не от перемены норм правления, а от изменения человеческого мышления... Новый мир требует новых понятий, новых форм и определений. ... И самая насущная задача, встающая сейчас перед человечеством, есть именно синтезирование духовного с материальным, индивидуального с универсальным и частного с общественным ...» (Письма Е. Рерих. Рига, 1940. Т. 2. С.170).

Природопокорительская идеология, безраздельно господствовавшая до недавнего времени в нашем сознании и генетически унаследованная, по всей видимости, от агрессивных первобытных племен - победителей в борьбе за существование, была, вероятно, необходима на ранних этапах развития цивили-

зации, обеспечивая социально-экономический прогресс. Так было до тех пор, пока человек пользовался в основном возобновимыми ресурсами среды и его потребности не превышали способности природы к самовосстановлению. В настоящее время положение коренным образом изменилось, т.к. человечество активно использует невозобновимые ресурсы, часть из которых уже сильно истощена и достается с каждым годом все с большими усилиями и затратами.

В настоящее время человечество вплотную подошло к стене экологических запретов. Если мы хотим выжить сами и не отнимать эту возможность у наших потомков, то необходимо как можно быстрее остановить дальнейший натиск на природу и коренным образом изменить идеологию жизненного поведения. Времени для подобных шагов остается очень немного. Наступил такой период развития науки, когда голый эмпиризм, позволивший накопить горы фактов и разработать множество теорий, должен уступить место теоретическому их осмысливанию с позиций роли и места *Homo sapiens* на Земле и во Вселенной (Дювинье, Танг, 1968; Моисеев, 1990, 1994; Дрейер, Лось, 1997). Не нужно перекладывать мир под себя, а, глубоко познав законы его развития, гармонично вписываться в течение природных процессов и максимально использовать способности экосистем к самовосстановлению, сохранению стабильности и устойчивости.

Выдвигаемый нами тезис совсем не нов. Различные взгляды на роль и обязанности человека в нашем мире и подходы к решению проблемы взаимоотношений человека и природы уже доброе столетие высказывает ряд ученых, прежде всего наших соотечественников – представителей философского течения, которое получило название «русский космизм» (Шишкина, Пурынычева, 1998). Основная идея этого течения сводится к тому, что человек – это составная и неотъемлемая часть природы; человека и природу не следует противопоставлять друг другу, а необходимо рассматривать в неразрывном единстве. «Философия общего дела» Н.Ф. Федорова, «Всеобщая организационная наука, или тектология» А.А. Богданова, «Царство Духа и царство Кесаря» Н.А. Бердяева и, конечно же, «Учение о биосфере и ее постепенном переходе в ноосферу» В.И. Вернадского представляют собой звенья единой цепи нашей отечественной мысли, поднявших значимость проблемы на общепланетарный уровень.

Важнейшую роль в развитии идей космизма сыграли русские писатели, прежде всего Ф.М. Достоевский и Л.Н. Толстой. Разделяли и развивали идеи космизма многие крупные представители отечественной естественнонаучной школы: И.М. Сеченов, Д.И. Менделеев, К.Э. Циолковский, А.Л. Чижевский, И.С. Шкловский. Многие идеи, высказанные русскими «космистами», не потеряли своей актуальности и сегодня. Может быть только теперь мы по-настоящему начинаем оценивать истинную их глубину, отделяя рациональное содержание от утопий и мистически-религиозной формы (Моисеев, 1987, 1990). Эти идеи, к сожалению, плохо известны Западу, да и для многих из современных отечественных ученых нередко оказываются открытием. Задолго до Аирелио Пиччеи, Джея Форрестера, Донеллы Медоуза и Никиты Николаевича Мои-

сеева, людей бесспорно талантливых и очень прозорливых, Н.Ф. Федоров писал: «Итак, мир идет к концу, а человек своей деятельностью даже способствует приближению конца, *ибо цивилизация эксплуатирующая, а не восстанавливающая, не может иметь иного результата, кроме ускорения конца*» (Федоров, 1982, с. 301. Курсив мой – Ю.Д.).

Представители русского космизма высказывались прежде всего о необходимости новой морали, новой нравственности. Становление морали, как определенной системы запретов, играло и будет играть огромную роль в истории человечества. Сегодня человечество вновь встало перед необходимостью качественной перестройки стандартов своего поведения (как индивидуального, так и коллективного), т.е. пересмотра основ морали и нравственности. Будущее вида *Homo sapiens* и земной цивилизации будет во многом зависеть от того, насколько человек сможет отказаться от ряда традиционных норм поведения и приспособить их к новым условиям. Система запретов, которая должна возникнуть сегодня, внесет в мораль новые достаточно жесткие элементы – будущему человеку придется быть дисциплинированным членом общего экипажа космического корабля под названием «Земля», четко знать свое место и выполнять свои обязанности. Не приняв определенной системы запретов и не свернув со своего накатанного пути, человечество вряд ли сможет сохранить себя (Михайловский, 1982; Моисеев, 1987, 1988, 1990, 1994; Демаков, 1997, 1998).

Повернуть вспять естественный ход развития цивилизации, однако, невозможно, поскольку это противоречит закону однонаправленности вектора эволюции (Реймерс, 1994). Поэтому все и всякие призывы возврата к природе, высказанные в той или иной форме, бессмысленны и даже вредны (Михайловский, 1982). «...Человек, раненный технической цивилизацией, хотел бы вернуться к органически-природной жизни, которая начинает ему представляться раем. Это – одна иллюзия сознания. Возврата в этот рай нет. Невозможен возврат от жизни технически-организованной к жизни природно-органической» (Бердяев, 1995, с. 272).

Проблема самоограничения включает в себя несколько аспектов: культурно-идеологический, социально-демографический, правовой, технологический и биоэкологический (Демаков, 1998). Первый из них заключается в воспитании у человека милосердия и любви ко всему живому (Павлова, 1998), постоянного стремления к самоограничению и взаимопомощи, а не излишества и конкурентной борьбе, требующей излишней траты наших ограниченных ресурсов. Каждый человек с пеленок должен усвоить, всосав с молоком матери, простые истины экокультуры:

- 1) ты не господин, но и не раб Природы, а ее любимое дитя, на которое она возлагает большие надежды, наделив Разумом;
- 2) мир не может принадлежать избранным по тому или иному критерию существам, так как он создан для всех живущих в нем;
- 3) гармония мира - в единстве его многообразия;
- 4) блага не даются даром, а создаются трудом и бережливостью;

- 5) умеряй свои материальные запросы, не ставь их выше духовных;
- 6) все ресурсы ограничены и должны делиться по справедливости не только на всех ныне живущих на планете людей, но и на будущие поколения (считай, что ты одолжил Мир у своих детей и внуков);
- 7) не вини предков за плохое «наследство», постоянно стремись к улучшению Мира и действуй так, как будто твое поколение последнее, определяющее Судьбу будущего Земли и Космоса;
- 8) человек сможет выжить лишь в гармонии с окружающим миром и сообщая с другими людьми, помогая ближнему, а не желая ему зла.

Резюмируем все это словами не очень почитаемого ныне философа-материалиста Ф. Энгельса: «... чем в большей мере это станет фактом, тем в большей мере люди снова будут не только чувствовать, но и осознавать свое единство с природой и тем невозможней станет то бессмысленное и противоестественное представление о какой-то противоположности между духом и материей, человеком и природой, душой и телом ...» (Диалектика природы. М., 1982. С. 154). Культурно-идеологический аспект наиболее важный в проблеме самоограничения потребностей человека, нацеленных в итоге на выживание всего человечества. Без его решения все остальные аспекты невозможно будет реализовать.

Социально-демографический и правовой аспекты должны сводиться к разработке мероприятий, призванных обеспечить в скором будущем стабилизацию численности человечества возле величин, адекватных ресурсам земного шара, и справедливом распределении благ между всеми членами общества. Данный аспект проблемы самоограничений самый болезненный, поскольку предусматривает значительное ущемление прав и свобод личности. Необходимо, однако, понять, что без ограничений такого рода все остальные ограничения теряют свой смысл, т.к. кризисные ситуации будут неизменно повторяться, причем частота их и мощность будут возрастать по мере развития цивилизации.

Необходимость ограничений очевидна. Они, по словам Н.Н. Моисеева (1987, 1990, 1994), должны формироваться как властными структурами, так и общественными «институтами согласия». Справедливое распределение крайне ограниченных ресурсов и благ между всеми членами общества может сделать только мощное правовое государство, а не рынок. Оно должно быть владельцем всех невозобновимых и особо важных возобновимых ресурсов. Об этом, кстати, ясно прозвучало на международном экологическом саммите в Рио-де-Жанейро. Рынок не обеспечивает правильных обратных связей, которые удерживали бы соперничающие стороны от чрезмерной эксплуатации ресурсов. *Напротив, он щедро награждает тех, кто успевает первым и берет больше.* Рыночная система, управляющая общедоступными ресурсами и способствующая их нерациональному использованию, неизбежно приводит к выходу за пределы возможного и разрушению системы (Медоуз и др., 1994). Только преобразовав общество в некоторое подобие гигантского муравейника или пчелиного улья, все члены которого работают на общее благо, оборачивающееся в

свою очередь благом для каждого индивидуума, человечество сможет продолжать жить и развиваться. Не беремся судить, вслед за Г.Е. Михайловским (1982), плохо это или хорошо, поскольку эти понятия относительны и вряд ли здесь уместны, но это необходимо, если мы хотим выжить и желаем того же нашим детям и внукам. Это единственный путь решения проблемы. Остальные пути, в т.ч. и перевод экономики на рыночные рельсы, ведут лишь к ускорению гибели цивилизации.

Технологический аспект проблемы самоограничения должен включать вопросы рационального использования ресурсов, постепенный переход всех производств на возобновимые источники энергии и перевод их на замкнутые технологические циклы с полной утилизацией вредных для биосферы отходов. В технологических картах изделий необходимо отражать не только процесс их изготовления, но и полной утилизации по истечению срока использования, затраты на которую должны входить в стоимость товара. Гонке технологий, как и гонке вооружений, не должно быть места на земном шаре, т.к. необоснованное ускорение технического прогресса приближает человечество к гибели. Необходим взвешенный подход, определенный консерватизм и здоровый скептицизм по отношению к любому рода инновациям. Это положение полностью соответствует правилу системно-динамической комплементарности (Реймерс, 1994), согласно которому устойчива лишь та система, в которой соблюдается определенный баланс консервативности, сохраняющей все полезные приобретенные качества, и изменчивости, способствующей видоизменению ее в соответствии с условиями и требованиями среды. Переходить к такого рода самоограничению, как и ко всем остальным впрочем, отдельному государству естественно нельзя, поскольку в настоящее время оно будет быстро уничтожено экономически и физически соседями, не вставшими на этот путь. Решить проблему самоограничения и выживания можно лишь сообща всем человечеством (Уорд, Дюбо, 1975; Сен-Марк, 1977).

Биоэкологический аспект проблемы затрагивает широкий круг вопросов, связанных с поиском эффективных и рентабельных методов управления экосистемами и биосферой в целом при минимизации затрат со стороны человека, предусматривающих повышение их устойчивости и продуктивности биотической компоненты, представляющей собой возобновимый ресурс энергии и вещества. Для того, чтобы решить эту задачу необходимо, прежде всего, глубоко познать закономерности структурно-функциональной организации и развития экосистем, а также понять, что противодействие систем всегда равно по силе и масштабам воздействию на них.

Несмотря на то, что экология, а особенно биология, достигли довольно зрелого возраста, они не могут дать исчерпывающего ответа на многие вопросы и решить задачу при современном уровне знаний. Одной из причин, сдерживающих развитие этих наук, является демон редукционизма, прочно удерживающий свои позиции уже более 500 лет и утверждающий возможность сведения всех высших явлений к низшим, которые являются якобы основополагающими.

Суть подхода сводится к расчленению любой сложной системы на некие элементы, каждый из которых на еще более мелкие части и т.д. Этот подход очень хорошо подходит при изучении систем, элементы которых слабо взаимодействуют друг с другом. Большинство же биологических систем являются столь целостными объектами, столь внутренне связанными, что редукционизм в принципе непригоден для их изучения, поскольку из поля зрения исследователя неизбежно исчезают эффекты взаимодействия элементов, обуславливающие эмерджентные свойства экосистем. Между тем, по оценкам специалистов (Драгавцев, 1994), более 80% выхода продукции в растениеводстве детерминируется именно эмерджентными свойствами, возникающими на различных уровнях организации биоты. Следствием недоучета классическим редукционизмом эмерджентных свойств биосистем является невозможность уверенного прогнозирования их поведения в ответ на внешние воздействия.

Редукционизм, позволяющий получать хорошие результаты на начальных этапах развития науки, оказывается в дальнейшем тормозом прогресса, неизбежно приводя к кризису знаний, разрушая универсум значений и семантику реальной картины мира (Щуров, 1999). Редукционизм делает человека неспособным к постановке крупных проблем и получению определенных результатов, т.к. человек начинает захлебываться в бесконечном море разрозненных и не связанных между собой фактов. Принцип материального единства мира и принцип развития – только такое соединение может служить гносеологической базой системы знаний, в которую должна быть уложена растущая, как снежный ком, совокупность сведений о всех тех процессах, с которыми нас сталкивает практический опыт и которые являются лишь фрагментами единого процесса саморазвития и самоорганизации материи (Моисеев, 1987, 1990). В настоящее время такая научная позиция начинает завоевывать все большее признание (Берталанфи, 1969; Джефферс, 1981; Аверьянов, 1985), позволяя сделать скачок на новый уровень знаний.

При решении проблемы устойчивого развития цивилизации человек может рассчитывать, по мнению В.П. Шалаева (1999), лишь на свою волю и, главное, разум. Иного ему не дано. Именно разум сформулировал идею коэволюции человека и природы, нацеливает на осмысление законов самоорганизации мира, является объективной основой выработки новых взглядов и технологий природопользования. Важно при этом понять, что человек не может и не должен отказываться от своей активной роли по отношению к миру, т.к. на этой основе он собственно и стал человеком. Позиция же пассивного наблюдателя за состоянием окружающей среды неприемлема для человека и в корне порочна. Адаптивное реагирование на изменение реальной действительности в формах, наиболее адекватных законам самоорганизующихся систем, является, напротив, попыткой уменьшения числа негативных последствий.

Анализ различных аспектов проблемы оценки устойчивости лесных экосистем и методов управления ею позволяет сделать ряд выводов, имеющих теоретическое и прикладное значение.

1. Устойчивость - главное, определяющее свойство биологических систем, характеризующее их способность к сохранению в нестабильной среде неограниченно долгое время важнейших черт своей структуры, приобретенных в результате длительной самоорганизации и естественного отбора.

2. Требованиям экологической устойчивости более всего отвечает концепция Лагранжа, согласно которой динамическая система стремится не к абсолютной стабилизации своего состояния, а к удержанию его в определенных пределах при непрерывном колебательном изменении параметров вокруг определенных точек равновесия, т.е. траектории изменения параметров ее состояния ограничены в фазовом пространстве как сверху, так и снизу.

3. Абстрактного понятия «устойчивость биосистемы» не существует. Вопрос оценки устойчивости экосистем должен обязательно сводиться к выбору: а) вида устойчивости, б) масштаба пространства и времени, в) вида и числа воздействующих факторов, г) параметров состояния системы, по которым будет оцениваться ее устойчивость; д) нормы изменчивости параметров состояния, относительно которой предполагается оценивать устойчивость системы.

4. Мерой устойчивости биосистем является степень стабильности течения процесса трансформации вещества и энергии, определяющего **рост и развитие особей, продуктивность и динамику численности популяций, экологические сукцессии и эволюцию**. Равновесие между синтезом и деструкцией веществ - необходимое условие поддержания жизни в планетарном масштабе и существования каждого вида в отдельности.

5. Устойчивость биосистем зависит от способности слагающих их видовых популяций к адаптациям, сущность которых состоит в достижении наиболее предпочтительного состояния в изменяющейся экологической обстановке, и эффективности саморегуляции, действующей на основе принципа обратных связей, а также наличия своеобразной биологической памяти - генетического кода, позволяющего сохранять полезную информацию о путях выхода из кризисных ситуаций, встречавшихся ранее.

6. Устойчивость (надежность) системы прямо связана с числом параллельно функционирующих каналов, т.е. избыточности элементов, что явно коррелирует с уровнем биоразнообразия на всех уровнях его организации: популяционном, экосистемном, ландшафтном и биосферном.

7. Главным условием устойчивого функционирования экосистем является не просто достаточно высокий уровень биоразнообразия, а наличие исторически сложившегося коадаптивного комплекса биоты. В свете этого положения интродукцию чужеродных видов следует рассматривать как мероприятие, направленное в итоге на снижение уровня биоразнообразия и устойчивости локальных экосистем и биосферы в целом. Не способствует повышению устойчивости лесов и целенаправленный генетический отбор видов древесных растений, снижающий генетическое разнообразие природных популяций.

8. Необходимым условием устойчивости динамических систем является отсутствие биений, возникающих в результате резонанса (совпадения колебаний

различных волновых процессов), или сведение их, по крайней мере, к минимуму. В биологических системах это достигается десинхронизацией ритмов жизненных процессов видов, конкурирующих за один и тот же или близкий к нему ресурс. Асинхронность развития элементов наблюдается на всех уровнях организации живой материи. Благодаря этому биологические виды наиболее эффективно используют ресурсы среды, которые всегда очень ограничены, избегая, насколько это возможно, конкуренции с соседями по сообществу.

9. Устойчивость экосистем поддерживается не вопреки, а благодаря изменчивости среды, воспитывающей необходимую гибкость составляющих их биоконпонентов. Обязательным условием сохранения устойчивости биологических систем является, однако, необходимость достаточно медленных изменений параметров среды: время изменения внешних условий должно быть существенно больше времени релаксации системы, т.е. времени, которое необходимо ей для восстановления равновесия после того или иного возмущения.

10. Естественные, не деформированные человеком, леса в принципе не могут быть «больными» и не нуждаются в специальной защите, т.к. обладают достаточно высоким внутренним гомеостазом. Представление о «болезни» экосистем как о бедствии, антропоцентрично. Возбудители болезней растений и насекомые-фитофаги являются полноправными членами ценозов, обеспечивающими их устойчивое прогрессивное развитие. Это положение требует определенного пересмотра основных принципов существующей концепции лесозащиты. Борьбу нужно проводить с причинами, вызвавшими «болезнь» биогеоценозов, а не с теми или иными видами организмов, сопровождающими ее течение и являющимися чаще всего лишь следствием первоначального ослабления насаждений. Вспышки массового размножения фитофильных организмов необходимо рассматривать с экологических позиций как естественное состояние экосистем, подготовленное всем предшествующим ходом их развития.

11. Повышение устойчивости лесов возможно лишь на основе формирования оптимальной структуры лесного фонда и лесных экосистем в соответствии с экологически необходимыми и усиленными для общества стандартами качества.

12. Для того, чтобы поддерживать устойчивость лесных экосистем на достаточно высоком уровне, необходимо постоянно контролировать их состояние, внося необходимые коррективы в хозяйственную деятельность. Этой цели призван служить лесоэкологический мониторинг, задачами которого являются экспертная оценка текущего состояния лесных экосистем, раннее выявление падения их устойчивости и выделение антропогенно обусловленных трендов на фоне естественных «шумов», прогнозирование лесосанитарной обстановки, направления и скорости сукцессий биоценозов, выбор оптимальных вариантов предотвращения воздействия деструктивных факторов среды на леса и сохранения их стабильности в сложившейся экологической обстановке.

13. Решение проблемы выхода из экологического кризиса и сохранения устойчивости биосферы заключается прежде всего в преобразовании самого человека, его мировоззрения, морали и культуры.

14. При решении проблемы поддержания устойчивости биосферы и устойчивого развития цивилизации человек может рассчитывать лишь на свою волю и, главное, разум. Иного ему не дано. Человек не может и не должен отказываться от своей активной роли по отношению к миру, т.к. на этой основе он собственно и стал человеком. Позиция пассивного наблюдателя за состоянием окружающей среды неприемлема для человека и в корне порочна.

* * *

Проблема диагностики и повышения устойчивости лесных экосистем, как свидетельствует проведенный анализ, сложна и многопланова. Решить весь круг связанных с нею вопросов и подробно изложить их в рамках одной работы практически не представляется возможным. Автор ограничился рассмотрением лишь некоторых из них, основанных на имеющемся у него оригинальном эмпирическом материале.

Г Л А В А 2

РОСТ ДРЕВОСТОЕВ КАК ПРОЦЕСС НАКОПЛЕНИЯ ИНФОРМАЦИИ О ДИНАМИКЕ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Любое научное исследование - это извлечение несовершенных выводов из несовершенных опытов, и, стало быть, по самой своей природе научный метод не может не порождать разногласий, иногда вполне мирных и разумных, а иногда, напротив, отнюдь не мирных.

А.К. Леопольд. Рост и развитие растений.
М.: Мир, 1968. с. 7.

Человеческий разум, по самой природе его языка, предполагает в вещах большую правильность, чем на самом деле в них находится.

Френсис Бэкон

В каждой области знания столько науки, сколько в ней математики.

Иммануил Кант

Рост – одно из наиболее сложных и интегральных биологических явлений, неотъемлемое свойство живой материи, представляющее собой одно из проявлений ее развития (системогенеза), в ходе которого происходит формирование подсистем различного функционального назначения, необходимых для поддержания устойчивого существования организма, популяции и сообщества. Рост - это сложный самоуправяемый процесс реализации потенциальных возможностей организма, т.е. развертывания во времени уже существующих задатков (Эйтинген, 1962), заложенных в генотипе, характеризующийся как увеличением его размеров, так и степенью организованности всех внутренних структур. В процессе роста происходит усложнение клеточных масс, становление новых структур и появление новых регуляторных механизмов (Леопольд, 1968; Рост растений ..., 1978). Биологический смысл роста заключается в достижении организмом определенных размеров, обеспечивающих ему, согласно закону оптимальности (Реймерс, 1994), максимально эффективную реализацию всех необходимых жизненных функций в эволюционно сложившемся биотическом окружении и экологической обстановке.

Рост – это не только физиологический, но и информационный процесс (Фрей, 1978), в ходе которого организм осуществляет свою жизнедеятельность исключительно на основе сигналов внешней среды. Полученная организмом информация не исчезает при этом бесследно, а постоянно накапливается в раз-

личных структурных элементах (ячейках памяти), что приводит к изменению как его внешнего облика, так и генотипа. Поэтому кинетические параметры роста и размеры организмов являются важнейшими характеристиками состояния их жизнеспособности и таксономического положения. Они, как показано в частности исследователями на примере лесных древесных растений, служат критериями конкурентоспособности особей, степени соответствия экологических условий индивидуальным потребностям организма и проводимых хозяйственных мероприятий (Соков, Рожков, 1975; Драгавцев, Лаврова, Плеханова, 1976; Дьяков, Драгавцев, Бехтер, 1976; Карманова, 1976; Яценко-Хмелевский, Лайранд, 1978; Ловелиус, 1979; Терсков, Терскова, 1980; Котов, 1981, 1988; Яковлева, 1981, 1992; Сапанов, 1984; Юкнис, Шипените, Жилявичус, 1985; Стравинскене, 1987; Комин, 1990). Не случайно поэтому проблема познания закономерностей процесса роста организмов признается в современной биологии одной из важнейших (Мицкевич, 1975), имеющих большое теоретическое и прикладное значение.

Эта проблема является одной из центральных и в лесоводственных науках. По сути дела все лесоводственные и таксационные исследования сводятся в конце концов к ней, поскольку успешность решения задач рационального использования ресурсов леса, эффективного управления продуктивностью и устойчивостью лесных экосистем полностью зависят от степени ее изученности. Познание процесса роста деревьев, выделяющихся среди растений особым долголетием, интересно также и тем, что позволяет ретроспективно восстановить и проанализировать динамику взаимодействия сил в системе «организм - среда» на очень большом временном отрезке, глубже понять механизмы саморегуляции биологических систем, изученные пока крайне слабо. Кривые динамики таксационных параметров древостоев во времени и созданные на их основе математические модели - важнейшие лесоводственные нормативы, позволяющие оценивать текущее состояние насаждений и корректировать ход их развития в нужном для человека направлении (Алексеев, 1988).

2.1. История и современное состояние вопроса

Проблема познания закономерностей роста организмов, являясь очень многогранной и представляющей особую актуальность для целого ряда областей теоретической и практической биологии, давно привлекает внимание исследователей различного профиля. Она охватывает широкий круг вопросов, связанных с математическим моделированием хода роста организмов в онтогенезе, классификацией описывающих его форм кривых, филогенетическими аспектами их становления, познанием энергетики и механизмов процесса (Гофман-Кадошников, 1975). В разработке проблемы в различное время принимали активное участие такие крупные ученые-естествоиспытатели как Ю. Сакс (Sacks, 1873), Ч. Майнот (Minot, 1907), И.И. Шмальгаузен (1928, 1935, 1984), Л. фон

Берталанфи (Bertalanffy, 1934, 1938, 1957, 1960), П. Медевар (Medawar, 1940), С. Броди (Brody, 1945) и П.П. Лазарев (1945), заложившие фундамент общей теории роста организмов. Интерес к этой проблеме не ослабевает и ныне, что обусловлено необходимостью поиска путей устойчивого развития человечества в условиях возрастающего дефицита всех природных ресурсов.

В каждой науке первым шагом является простое словесное описание явления, которое называется концептуальной моделью (Алексеев, 1988). Очень часто такой подход оказывается недостаточным для объяснения наблюдаемых эффектов и связей их с другими явлениями, поэтому появляется настоятельная потребность в количественной оценке и математическом описании. При этом часто оказывается, что при переводе на язык математического формализма проблема становится гораздо ясней. Нередко только при попытке математического моделирования того или иного природного явления обнаруживаются недостаточно изученные его черты. Построение математических моделей сложных природных явлений, представляющих собой, как правило, совокупность одновременно протекающих разнородных процессов - это единственная возможность выделить и проанализировать их элементарные составляющие. Математическое моделирование природных процессов является наиболее эффективным методом выбора рационального и эффективного воздействия на ход их течения, позволяющим перебрать множество возможных вариантов решения, оценить возможные последствия, избежать слепого поиска и ненужных затрат времени, сил и средств. Математическая модель природного явления есть строгое воплощение некоторой сформулированной исследователем гипотезы (Ляпунов, 1981). Сопоставление модели и реального явления представляет собой проверку этой гипотезы. Неадекватность отражения моделью реальной действительности указывает на необходимость отказа от исходной гипотезы или, во всяком случае, ее усовершенствования.

Первое количественное описание процесса роста организмов было сделано более 100 лет назад ботаником Ю. Саксом (Sacks, 1873). Им было показано, что кривая изменения размеров растений в течение их жизненного цикла, или большого периода роста, имеет характерную S-образную форму и четко выраженную верхнюю асимптоту. Кривая текущего прироста, являющаяся первой производной функции роста размеров организма, асимметрично колоколообразна: начинаясь с бесконечно малой величины прирост постепенно увеличивается, достигает в определенном возрасте максимального уровня, а затем гиперболически снижается, приближаясь в бесконечности к нулю. Эта закономерность была многократно в последующем подтверждена исследователями и относится к наиболее обоснованным и важным биологическим правилам.

Ни одно биологическое явление, по-видимому, не подвергалось в такой мере математическому моделированию, как процесс роста растений и животных. Результаты экспериментальных исследований и оригинальных подходов к решению этого вопроса отражены в многочисленных публикациях (Backman,

1932; Дракин, Вуевский, 1940; Хильми, 1955, 1957; Воропанов, 1956, 1961; Taylor, 1962; Дворецкий, 1964; Винберг, 1966; Полетаев, 1966, 1979; Рачинский, Давидова, 1967; Фильрозе, 1967; Ursin, 1967; Антанайтис, Загреев, 1969; Krüger, 1970; Антанайтис, 1971; Заика, Островская, 1971; Фильрозе, Шмелькова, 1971; Заика, 1972, 1975; Ханин, Дорфман, 1973; Ганис, Шагиморданов, Зотин, 1974; Гончаров, Поддубный, Сметанин, 1975; Зейде, 1975; Инсаров, 1975; Коноплев, Зотин, 1975; Ермолаев, Севастьянов, 1978; Верхунов, 1979; Галицкий, Комаров, 1979; Полетаев, 1979; Рачко, 1979; Янко Р.В., Янко В.М., 1979; Севастьянов, 1980; Галицкий, 1981; Юдицкий, 1982; Кишенков, Глушенков, 1983; Бредихин, 1985; Антанайтис, Тябера, Шпятане, 1986; Атрощенко, 1986; Гутман А.Л., Гутман М.А., 1986; Мурахтанов, Кишенков, Неруш, 1986; Алексеев, 1988; Березовская, Карев, Швиденко, 1991; Богачев, 1990, 1991; Корзухин, Семевский, 1992; Зотин, Зотина, 1993; Карев, 1994; Мазуркин, 1994; Казимиров, 1995; Черных, 1995; Верхунов, Мазуркин, Черных, 1996; Черных, Грачев, 1996; Карев, Скоморовский, 1998; Шолохов, 2000). Несмотря на длительную историю проблемы и большое число проведенных исследований, до настоящего времени нет однозначного ответа на вопрос о том, как правильно математически описать ход роста различных организмов и древесных растений, в частности.

При моделировании роста организмов используют два основных подхода. Первый и наиболее часто применяемый подход заключается в том, чтобы описать ход роста организма в течение его жизненного цикла одной математической функцией. Число предложенных различными исследователями эмпирических функций хода роста, как свидетельствуют детальные обзоры, проведенные П.Б. Гофманом (1938), В. Пешелем (Peschel, 1938), П. Медеваром (Medawar, 1945), Д. Тодоровичем (Todorovič, 1961), Б.Я. Виленкиным и М.Н. Виленкиной (1973), Р.С. Зотиной и А.И. Зотиным (1973), Г.А. Клевезалем (1973), М.В. Миной (1973), А.И. Зотиным (1974, 1975), Р. Вальтером и И. Лампрехтом (1976), И.В. Кармановой (1976), В.В. Кузьмичевым (1977), Н.Н. Сваловым (1979), И.А. Терсковым и М.И. Терсковой (1980), В.Е. Заикой (1982), Г.Б. Кофманом (1986) и А.К. Кивисте (1988), давно уже перевалило за сотню и продолжает неуклонно увеличиваться. Ряд ученых (Фильрозе, 1967; Фильрозе, Шмелькова, 1971; Винберг, 1975; Гофман-Кадошников, 1975; Терскова, 1975; Карманова, 1976; Мина, Клевезаль, 1976; Терсков, Терскова, 1980; Жирмунский, Кузьмин, 1990) придерживается другого мнения. Они, опираясь на концепцию И.И. Шмальгаузена (1928, 1935, 1984) о стадийности развития организмов, считают, что рост на протяжении всего онтогенеза не протекает монотонно и не может поэтому описываться одной достаточно простой математической функцией. Предлагаемый ими подход связан с разделением кривой роста на ряд отрезков, в пределах которых процесс протекает монотонно и описывается степенной или экспоненциальной функциями с различными значениями констант. Данный подход логичен и глубоко биологически обоснован. Он, однако, позволяет решить задачу моделирования либо в случае неизменности границ этапов роста у организмов одного таксона или их

незначительной вариабельности (это наблюдается, к примеру, у теплокровных животных, особенно в период их эмбрионального развития), либо в случае установления тесной связи их продолжительности с условиями среды.

С позиций этих двух подходов рост рассматривается как строго детерминированный процесс, что является довольно грубым приближением к реальной действительности. Организм растет, постоянно взаимодействуя со средой обитания, которая лишь в крайне редких случаях бывает стабильной, изменяя свои размеры исходя из реальных возможностей экологической обстановки. Давно, к примеру, известно, что рост деревьев имеет ритмический характер. Активное познание генезиса и закономерностей этого явления началось с конца прошлого века и привело постепенно к формированию новых научных направлений - дендрохронологии, дендроклиматологии и дендроиндикации, прочно занявших сейчас свои позиции.

Изучению изменчивости прироста деревьев, как показателю состояния экосистем и окружающей среды, посвящено очень большое число публикаций. Подробные обзоры проблем дендрохроноклиматологии и дендроиндикации сделаны В. Штудхалтером, В. Глоком и С. Агертером (Studhalter, Glock, Agerter, 1963), Т.Т. Битвинскасасом (1974), Н.В. Ловелиусом (1979, 1997) и их нет особой нужды рассматривать в данной работе. В настоящее время интерес к этому в общем-то перспективному направлению исследований из-за неудовлетворительных результатов и отсутствия практической отдачи несколько снизился. Причиной неудач, по мнению ряда исследователей (Бузыкин, Хлебопрос, 1981; Юкнис, Шипените, Жиливичус, 1985; Мазепа, 1986; Нильсон, Кивисте, 1986), является недоучет воздействия на ритмику роста деревьев внутриценотических сил и признание стабильности во времени климатических, а также иных физических солнечно-земных циклов. Одной из причин неудач является также отсутствие единого подхода к выделению функции временного тренда - своеобразного «позвоночника» большого жизненного цикла роста дерева. Несмотря на огромное число опубликованных работ (свыше 1 тыс. наименований), эта задача, от которой полностью зависят результаты выделения ритмических составляющих и объяснения их генезиса, окончательно не решена, что ставит под сомнение многие выводы и концепции дендрохроноклиматологии и дендроиндикации.

Ход роста организмов, таким образом, довольно сложен и описать его с высокой точностью какой-либо одной достаточно простой математической функцией вряд ли принципиально возможно. Его, наверное, не следует рассматривать ни как полностью детерминированный, ни как полностью стохастический процесс. К росту, скорее всего, следует подходить как к процессу виртуальных (возможных) перемещений системы, протекающему исходя из имеющихся связей, причинно-следственных отношений, определенных вариаций параметров среды и ряда биологических ограничений. Полная математическая модель его будет, по мнению некоторых исследователей (Гончаров, Поддубный, Смета-

нин, 1975; Юкнис, Шипените, Жилявичус, 1985), представлять собой некоторую аддитивную смесь функций возрастного тренда (X_t), волновой составляющей (W_t) и случайной «шумовой» компоненты (Z_t), т.е. иметь следующий вид: $Y_t = X_t + W_t + Z_t$. Каждая из этих составляющих будет зависеть от внутренних видоспецифических потенциальных возможностей организма, заложенных в его генотипе, и динамики состояния всей экосистемы (абиотической среды и биотического окружения организма).

Наиболее обоснованной математической моделью возрастного тренда хода роста самых разнообразных видов организмов является уравнение Пюттера-Берталанфи (Винберг, 1975; Карманова, 1976), которое чаще всего пишут в следующей форме: $Y(t) = K\{1 - \exp[-a(t - t_0)]\}^b$, считая, что $Y = 0$ в момент времени $t - t_0$ (поправка t_0 может иметь как положительное, так и отрицательное значение). Его частным случаем при $t_0 = 0$ является функция Митчерлиха, широко применяемая для описания роста древесных растений в качестве эмпирического закона (Дракин, Вуевский, 1940; Кузьмичев, 1977; Кофман, Кузьмичев, Хлебопрос, 1979; Кивисте, 1988; Черных, 1995). Эта функция, описанная раньше уравнения Пюттера-Берталанфи, выражает, в ее исходном варианте (Митчерлих, 1947), зависимость урожайности сельскохозяйственных культур от изменения количества того или иного ресурса среды, т.е. описывает процесс динамического взаимодействия внешних и внутренних по отношению к организму или популяции сил, первые из которых ограничивают потенциальные возможности вторых. В работе Ф.Ричардса (Richards, 1959) показано, что функция Митчерлиха обобщает известные функции роста Ферхюльста, Гомперца и Вебера. Все ее параметры имеют конкретный биофизический смысл, трактуемый как самим Митчерлихом, так и различными исследователями (Дракин, Вуевский, 1940; Заика, Макарова, 1971; Винберг, 1975; Заика, 1975; Карманова, 1976; Кофман, Кузьмичев, Хлебопрос, 1979), однако, неодинаково. Параметр K , по единодушному мнению всех исследователей, обозначает предельное значение признака (у Митчерлиха это урожайность), к которому стремится значение функции при $t \rightarrow \infty$. Применительно к росту деревьев по высоте этот параметр выражает бонитет (производительность) биотопа. Математическое выражение $\exp(-a \cdot t)$, входящее в уравнение, известно как распределение Ципфа-Парето, имеющее статус всеобщего закона, описывающего процессы распада, рассеивания, разложения в самых различных системах - от ядер радиоактивных элементов и гамма-лучей (Яворский, Детлаф, 1968), до человеческого общества (Петров, Яблонский, 1980). Константа $a > 0$ характеризует интенсивность протекания процесса и истощения потенциальных возможностей роста, а константа $b > 0$ - действие сил, отодвигающих время наступления кульминации прироста и направленных на снижение напряженности противоречия между потенциальными возможностями организма и истощающимися ресурсами среды. Константу a можно назвать параметром энергии (скорости) роста организма, а кон-

станту b - параметром интенсивности его старения или устойчивости (буферности) к воздействию давления факторов среды.

Анализ модели показывает, что чем интенсивнее растет организм, т.е. чем быстрее он реализует свои потенциальные возможности, тем раньше он стареет, вступая в противоречие со средой, ресурсы которой всегда ограничены определенными пределами, что приводит к падению темпов текущего прироста. Силы роста, таким образом, всегда уравниваются силами противодействия среды, благодаря чему обеспечивается устойчивость динамической системы.

Значения параметров a и b полностью обуславливают все свойства кривой, описываемой данной моделью, определяя положение всех характерных точек. Наибольший интерес в лесоводственно-биологических исследованиях, кроме верхней асимптоты функции, определяемой параметром K , представляют размерно-временные координаты четырех из них:

1) возраст достижения организмом половины предельного размера ($t_{K/2}$), т.е. истощения половины потенциальных возможностей (по аналогии с периодом полураспада радиоактивных элементов этот параметр можно назвать периодом полуроста): $t_{K/2} = -a^{-1} \cdot \ln(1 - 0,5^{1/b})$;

2) возраст наступления кульминации текущего прироста: $t_{КП} = a^{-1} \cdot \ln(b)$;

3) относительный размер (в долях от предельного), достигнутый организмом в момент кульминации текущего прироста: $Y_{КП} = (1 - b^{-1})^b$;

4) относительная величина текущего прироста (в долях от предельного размера организма) в точке его кульминации: $\Delta Y_{КП} = a \cdot (1 - b^{-1})^{b-1}$.

Близка по структуре и смыслу к этой модели и функция Вейбулла $Y(t) = K\{1 - \exp[-a(t - t_0)^b]\}$, имеющая те же характерные точки, определяемые своими пропорциями. Характерные точки того же смыслового значения имеют также функции роста, предложенные Гомпетцем, Хосфельдом, Страндом, Йошидой, Леваковичем, Тодоровичем, Теразаки, Корфом, Корсунем, Слободой, Сивеном, Шарфом, Томазиусом, Петерсоном, Григалюнасом (Кивисте, 1988). Эти модели, однако, меньше биологически обоснованы, по сравнению с функциями Пюттера-Берталанфи, Митчерлиха и Вейбулла, являясь по сути дела более или менее удачными аппроксимирующими выражениями, и используются сравнительно редко.

До сего времени многие исследователи подбирают математические модели чисто эмпирически, «вслепую», а не исходя из общих представлений о биофизических процессах и характере изменений моделируемых параметров. Любую стационарную, т.е. бесконечно дифференцируемую функцию всегда можно аппроксимировать полиномом n -ной степени (m эмпирических точек могут быть описаны с нулевой ошибкой полиномом степени $m-1$), однако такое описание исключает возможность какой-либо интерпретации, лишено содержания, а тем более биологического смысла (Вальтер, Лампрехт, 1976; Экологические систе-

мы ..., 1981; Розенберг, Феклистов, 1982). Математическая модель должна рассматриваться не только как средство описания конкретных эмпирических данных, а как метод познания механизмов и закономерностей роста (Гофман-Кадошников, 1975; Вальтер, Лапмпредхт, 1976; Шмальгаузен, 1984). Ценность математической модели определяется, главным образом, ее возможностями как инструмента исследования. Задача моделирования, исходя из этого, заключается не столько в том чтобы описать процесс с помощью формул, сколько в объяснении его глубинной сущности, что позволит эффективнее управлять им. Математическая формула для биолога представляет ценность в том случае, если она отражает определенную закономерность и объясняет суть происходящих процессов, подводя фундамент точной количественной обоснованности (Шмальгаузен, 1984). Задача математического моделирования заключается также в том, чтобы сформулировать новые интересные гипотезы и положения, наметить пути их экспериментальной проверки. Это позволит в полной мере воплотить в практику научных исследований известный лозунг Михаила Ломоносова: «Из наблюдений устанавливать теорию, через теорию исправлять наблюдения».

Математические модели позволяют не только описывать течение природных процессов, но и глубже их анализировать. Для познания процесса роста древостоев, представляющего собой одно из важнейших явлений динамики лесных экосистем, в полной мере приложимы законы кинематики, рассматривающей общие свойства и качества движений материальных объектов с геометрической точки зрения. Полное представление о течении процесса во времени, согласно положений этой науки, может быть получено лишь в результате анализа динамики трех параметров движения объекта: пути, скорости и ускорения. Основным интегралом движения является путь, пройденный объектом за определенный отрезок времени. Скорость является первой производной функции пути, а ускорение - второй производной. Следовательно, выразив математически динамику пути как функцию от времени, можно легко аналитическим путем найти функцию скорости и ускорения. Применительно к процессу роста древостоев динамика пути представляет собой процесс увеличения размеров деревьев; первая производная этой функции - динамика текущего годовичного прироста, а вторая производная - скорость изменения величины текущего годовичного прироста.

Для проверки адекватности модели, т.е. степени ее приближения к реальности, может быть использовано два различных подхода. Первый из них основан на количественной оценке степени приближения расчетных данных к фактическим. Структура математической модели, которая может быть очень сложной (чаще всего при этом подходе используются полиномы высоких степеней), во внимание обычно не принимается, т.к. главной задачей ее является минимизация величины остатков. Такой подход, широко практиковавшийся в начальный период использования ЭВМ для решения

прикладных задач биологического профиля, в настоящее время отвергается многими исследователями, поскольку он не вскрывает сути описываемых процессов. Полученные модели хорошо «работают» только в пределах исследованной области значений признака (признаков - в случае многомерных моделей), но при экстраполяции дают большие «сбои». Увеличение количества параметров модели, начиная с некоторого уровня, вызывает нестабильность получаемых оценок: чем сложнее модель, тем в большей степени она описывает фактически не сам процесс изменения системы под действием того или иного фактора, а «шумы», неизбежно присутствующие в любом эксперименте. Повышение точности аппроксимации за счет увеличения числа констант функции является признаком несоответствия модели реальным явлениям.

Второй подход - эвристический, заключающийся в том, что подбор параметров математической модели, каждый из которых имеет определенный биофизический смысл, производится на основе предварительных представлений о ходе изучаемого процесса или явления. Это ведет в итоге не к бессмысленному усложнению модели (вводя достаточно большое число переменных можно подогнать модель так, что она будет точно воспроизводить исходные данные, ничего при этом не объясняя), а, наоборот, к ее упрощению и лучшему пониманию. Требования к точности модели при этом подходе несколько снижаются, хотя и не исключаются совсем (Экологические системы..., 1981). Остатки между расчетными и эмпирическими рядами данных являются дополнительным предметом исследований, т.к. несут определенный объем информации. При таком подходе модель позволяет не только уверенно прогнозировать течение процесса, но и вскрыть его механизм.

Разработка математических моделей, адекватно отражающих реальную действительность – работа нетривиальная, требующая детального знания исследуемого биологического объекта и явления, глубокого осмысления экспериментального материала, способности исследователя к абстрактному мышлению, его умения выявить ведущие факторы и второстепенные, которыми можно в первом приближении пренебречь, а также установить причинно-следственные связи и выразить их языком математики. Математическое моделирование - это неформальный процесс творческих поисков общих природных закономерностей, главную роль в котором играет целенаправленный эксперимент. Оно, как отмечают М.Д. Корзухин и Ф.Н. Семейский (1992), не имеет ничего общего ни со сглаживанием эмпирических рядов данных с помощью полиномов, ни с оторванными от действительности упражнениями математиков в несуществующей области математической экологии. *Математическое моделирование является своего рода искусством*, которое, так же как и поэзия, литература или инженерное проектирование, требует привлечения только того, что необходимо для достижения цели, и не более. **Модели должны быть максимально упрощенным средством познания** (Медоуз и др., 1994) – авторы моделей должны

непрерывно ограничивать себя, чтобы достичь хороших результатов. Это, однако, легко сказать, но трудно сделать.

Анализ литературы показывает, что до сего времени, несмотря на огромный экспериментальный материал, накопленный многими поколениями исследователей, нет ни только единой математической модели роста организмов, но и даже единого подхода к ее выбору. Это свидетельствует о том, что общая теория роста организмов далека от своего завершения и находится еще на этапе становления.

Не создано до настоящего времени и математической модели хода роста древесных растений, описывающей и объясняющей суть многочисленных динамических явлений в лесных экосистемах. Данные, отражающие ход роста древостоев, представлены пока в жесткой табличной форме, ограничивающей число входных параметров и не дающей возможности провести глубокий анализ протекания процесса. Разработку такой модели, ввиду ее сложности, целесообразно вести поэтапно, используя так называемый принцип «минимального угла зрения» (Галицкий, 1981), постепенно усложняя ее увеличением числа переменных. Экспериментальный материал при этом должен быть «чистым», содержащим как можно меньше «шумов», искажающих моделируемый процесс. Для получения материала лучше всего использовать опытные стационарные объекты, за состоянием которых проводятся длительные и регулярные наблюдения. На первом этапе ход роста древостоев целесообразно рассматривать лишь как функцию их возраста и густоты, а также текущих метеорологических условий.

2.2. Модели хода роста «идеальных» и реальных древостоев

Проверку адекватности математических моделей принято обычно проводить на примере таблиц хода роста так называемых «нормальных» древостоев (Хильми, 1955, 1957; Гутман, А.Л., Гутман М.А., 1986; Кивисте, 1988), созданных на большом и тщательно подобранном эмпирическом материале. Не нарушая этой вполне обоснованной традиции, воспользуемся данными как наиболее широко распространенных таблиц хода роста (Загреев, 1978; Лесотаксационный справочник, 1980), так и таблиц, составленных для специфических условий (Верхунов, 1979). Следует, однако, отметить, что эти таблицы не отражают фактически ход роста реальных древостоев (Кузьмичев, 1977; Антанайтис, Юкнис, Буткус, 1984; Буш, 1989; Богачев, 1991), а являются субъективной моделью идеализированных объектов, не существующих реально в природе. Идеализация - широко распространенный прием научного исследования, позволяющий упрощать сложную проблему, отделять существенное от несущественного, вычленять те или иные закономерности (Краткий словарь..., 1982). Идеализированные категории, представляющие собой определенные абстрактные конструк-

ции-модели реальных объектов и явлений в их чистом виде, присутствуют и занимают достойное место в понятийном аппарате любой науки.

Поведение идеализированного объекта иногда мало отличается от поведения реального, однако большей частью приходится указывать пределы применения модели, вводить в нее некоторые поправки и т.д. Это в полной мере относится и к идеализированному понятию «нормальное насаждение», вокруг которого до настоящего времени не утихают споры (Нестеров, 1961; Багинский, 1974; Загреев, 1974; Кузьмичев, 1977; Саликов, Ашметков, 1985; Богачев, 1991), продолжающиеся с начала текущего столетия (Медведев, 1910), как по поводу самого понятия, отличающегося неконструктивностью и лишнего каких-либо количественных придержек («нормальным насаждением», по определению проф. М.М. Орлова (1916), является идеально полное насаждение, в котором нет ни одного лишнего и ни одного недостающего дерева), так и в отношении точности отражения им реальной действительности. Исследователи все больше склоняются к идее создания моделей хода роста древостоев определенного целевого назначения или различной исходной густоты (Антанайтис, 1983; Шинкаренко, Дзедзюля, 1983; Корзухин, Тер-Микаэлян, 1986), а не «нормальных насаждений», которые в настоящее время не отвечают в полной мере запросам практики.

В лесной таксации принято различать ход роста деревьев по высоте и по толщине (диаметру). Подбор математической модели целесообразно начать для хода роста по высоте, поскольку высота древостоя давно является главным классификационным признаком в делении насаждений на классы производительности, объективно отражая качество условий среды обитания, в том числе и потенциальное плодородие почвы. Несмотря на то, что закономерности изменения этого показателя отражены в многочисленных таблицах хода роста, полной математической модели процесса, учитывающей, кроме возраста древостоя, влияние внутриценотических и внешних экологических сил, до сих пор, как уже отмечалось, фактически не создано.

Расчеты показали, что для описания временных рядов протяженностью до 160 лет функции лучше всего подходят функции Митчерлиха и Вейбулла, которые обеспечивают примерно одинаковую и довольно высокую точность аппроксимации исходных данных по ходу роста древостоев в высоту (табл. 2.1). Это полностью подтверждает выводы других исследователей (Кузьмичев, 1977; Кивисте, 1988). На данном временном отрезке трудно отдать предпочтение какой-либо одной из них, т.к. они описывают эмпирические данные со средней ошибкой, величина которой меньше величины текущего годового прироста. С увеличением продолжительности рядов погрешность аппроксимации значительно возрастает, достигая 0,79 м, что свидетельствует о неадекватности описания математическими моделями процесса роста древостоев в высоту.

**Сравнительная оценка точности аппроксимации хода роста сосновых
древостоев в высоту функциями Митчерлиха и Вейбулла**

№ п/п	Автор исходных данных	Возрастной интервал, лет	Предел изменения ошибки аппроксимации ⁽¹⁾			
			Функция Митчерлиха		Функция Вейбулла	
			S_{yx}	max ε	S_{yx}	max ε
1.	Варгас де Бедемар	20 ... 140	0,10 ... 0,16	0,14 ... 0,32	0,09 ... 0,13	0,14 ... 0,26
2.	Тюрин А.В.	20 ... 140	0,07 ... 0,10	0,10 ... 0,21	0,04 ... 0,07	0,08 ... 0,14
3.	ВНИИЛМ	10 ... 160	0,04 ... 0,13	0,06 ... 0,34	0,04 ... 0,18	0,11 ... 0,29
4.	Загреев В.В., ТИР ⁽²⁾	10 ... 160	3,50 ... 7,10	6 ... 22	3,50 ... 14,8	6 ... 28
5.	Верхунов П.М. ⁽³⁾	10 ... 270	0,12 ... 0,68	0,26 ... 0,96	0,12 ... 0,79	0,30 ... 1,21
6.	Собственные данные ⁽⁴⁾	5 ... 68	0,21 ... 0,27	0,44 ... 0,59	0,20 ... 0,29	0,45 ... 0,60
7.	То же ⁽⁴⁾	5 ... 56	0,12 ... 0,23	0,30 ... 0,53	0,12 ... 0,25	0,30 ... 0,48
8.	То же ⁽⁴⁾	4 ... 40	0,14 ... 0,29	0,37 ... 0,69	0,15 ... 0,35	0,38 ... 0,90
9.	То же ⁽⁴⁾	4 ... 18	0,03 ... 0,10	0,06 ... 0,20	0,03 ... 0,04	0,05 ... 0,20

⁽¹⁾ S_{yx} , max ε - соответственно средняя квадратическая и максимальная абсолютные ошибки аппроксимации (для всех пунктов, кроме 4, выражены в метрах); ⁽²⁾ типовые индексные ряды; ⁽³⁾ разновозрастные сосняки Приангарья, шаг временных рядов 20 лет; ⁽⁴⁾ данные по отдельным модельным деревьям в пределах определенных биотопов, шаг временных рядов один год.

Оценка качества математических моделей по точности аппроксимации рядов исходных данных, обычно проводимая исследователями, не совсем корректна. Правильнее оценивать их адекватность по прогностическим возможностям. Для этого исходные временные ряды разбивают на две части, первую из которых используют в качестве расчетной последовательности, а вторую - в качестве экзаменационной, служащей для проверки качества математической модели. Данный подход к оценке показал, что ни одна из рассмотренных функций не является фактически моделью процесса, т.к. не обеспечивает высокой точности прогноза (табл. 2.2), систематически занижая в основном реальные значения высоты деревьев в экзаменационной последовательности (рис. 2.1). Это явление, однако, не следует расценивать только как факт недостаточной гибкости функций. Его можно рассматривать и как свидетельство немонотонности протекания процесса и наличия внутренних причинно обусловленных изломов, которые четко выделяются как в рядах остатков (рис. 2.2, 2.3), так и в исходных рядах текущего годовичного прироста (рис. 2.4).

Моделирование немонотонных процессов представляет собой сложную задачу, решить которую полностью или частично можно несколькими способами. Первый из них, уже описанный выше, предусматривает процедуру разделения моделируемого ряда на ряд отрезков, в пределах которых процесс протекает

более или менее монотонно и может быть описан какой-либо одной достаточно простой функцией. Данный подход можно условно назвать поэтапным сплайн-моделированием. Расчеты показали, что при этом подходе для описания хода роста древостоев в пределах каждого возрастного этапа, представляющего собой своеобразный миницикл, лучше всего использовать не степенную или экспоненциальные функции, как это предлагают делать вслед за И.И. Шмальгаузенном (1935, 1984) другие исследователи (Фильрозе, 1967; Фильрозе, Шмелькова, 1971; Терскова, 1975; Терсков, Терскова, 1980; Жирмунский, Кузьмин, 1990), а функции Митчерлиха и Вейбулла, наиболее адекватно отображающие суть процесса и позволяющие практически идеально провести сопряжение отрезков кривой.

Таблица 2.2

**Сравнительная оценка математических функций в прогнозе
хода роста сосновых древостоев в высоту**

Источник и характер исходных данных	Ошибка оценки на экзаменационном отрезке ряда *			
	Аппроксимация		Прогноз**	
	S_{yx}	max ϵ	S_{yx}	max ϵ
ТХР ВНИИЛМ, I ^b класс бонитета	0,11 / 0,16	0,20 / -0,32	0,45 / 0,82	-0,80 / -1,39
ТХР ВНИИЛМ, III класс бонитета	0,06 / 0,07	0,11 / -0,19	0,35 / 0,12	0,43 / 0,19
ТХР ВНИИЛМ, V класс бонитета	0,04 / 0,04	0,06 / -0,07	0,50 / 0,23	0,75 / 0,27
ТИР Загреева В.В., 3-й тип кривой	4,7 / 5,8	-10,7 / -12,6	10,8 / 19,7	-19,2 / -30,2
ТИР Загреева В.В., 10-й тип кривой	1,3 / 4,0	2,3 / -5,9	29,5 / 5,9	41,0 / 9,1
ТИР Загреева В.В., 16-й тип кривой	6,2 / 13,8	-9,4 / -21,8	17,4 / 104,4	-40,5 / -189
Верхунов, 1979; пп 3-63, I поколение	0,43 / 0,45	-0,78 / -0,83	1,49 / 1,87	-2,35 / -2,79
Верхунов, 1979; пп 3-63, II поколение	0,62 / 0,65	-0,97 / -1,00	2,05 / 2,50	-3,20 / -3,70
Собственные данные, 68-летний древостой	0,13 / 0,11	-0,26 / -0,30	1,09 / 2,20	-1,92 / -4,29
Собственные данные, 56-летний древостой	0,13 / 0,13	0,22 / -0,19	0,52 / 0,87	-1,44 / -2,25
Собственные данные, 40-летний древостой	0,08 / 0,07	-0,19 / -0,16	0,69 / 1,16	-1,12 / -2,35

* числитель - функция Митчерлиха, знаменатель - функция Вейбулла;

** последние 40% длины исходного ряда;

условные обозначения и единицы измерения данных как и в табл. 2.1.

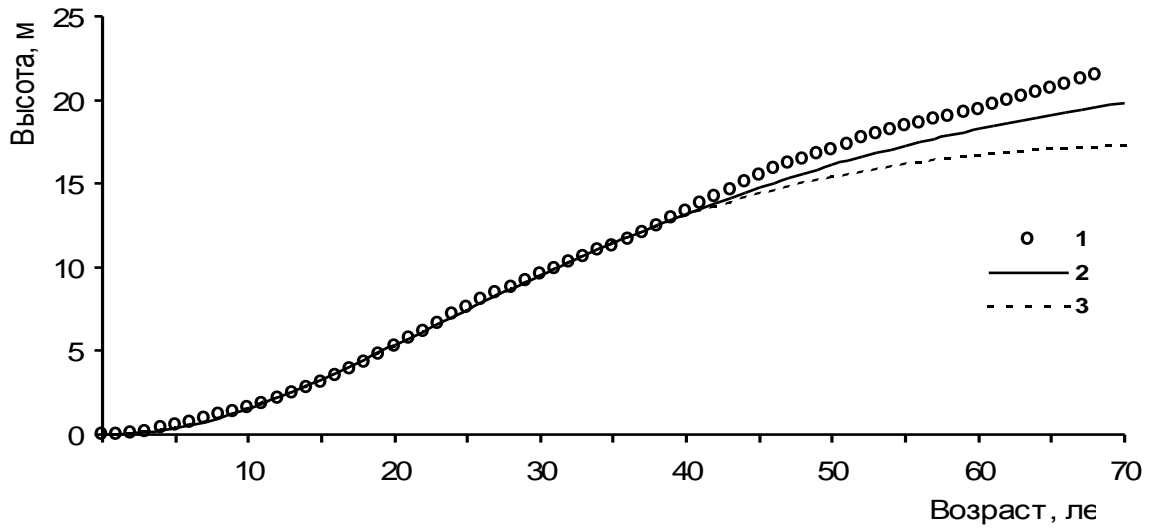


Рис. 2.1. Сравнительная оценка функций Митчерлиха и Вейбулла в прогнозе хода роста в высоту сосняка брусничника (1 - фактические данные, 2 и 3 - прогноз роста соответственно по функции Митчерлиха и Вейбулла; параметры прогнозных моделей вычислены по отрезку ряда от 0 до 40 лет)

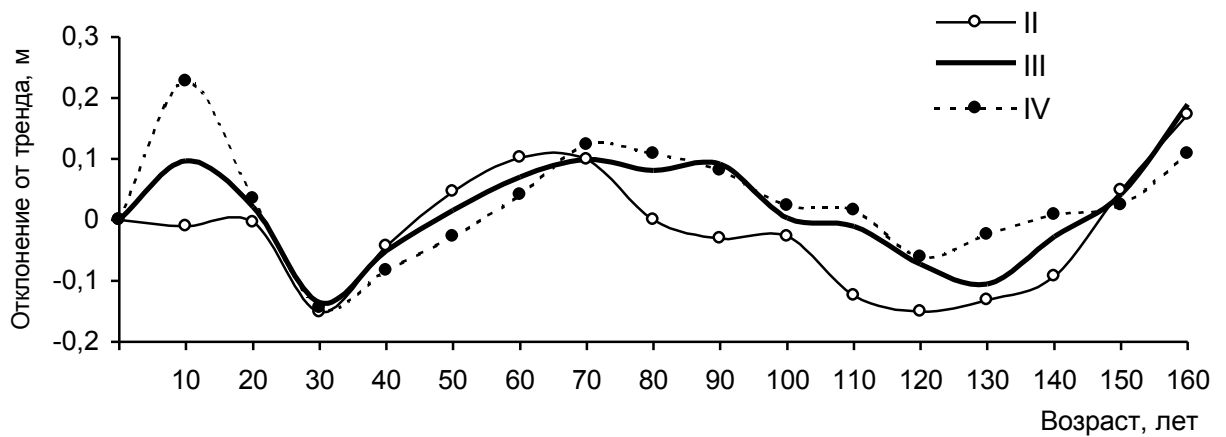
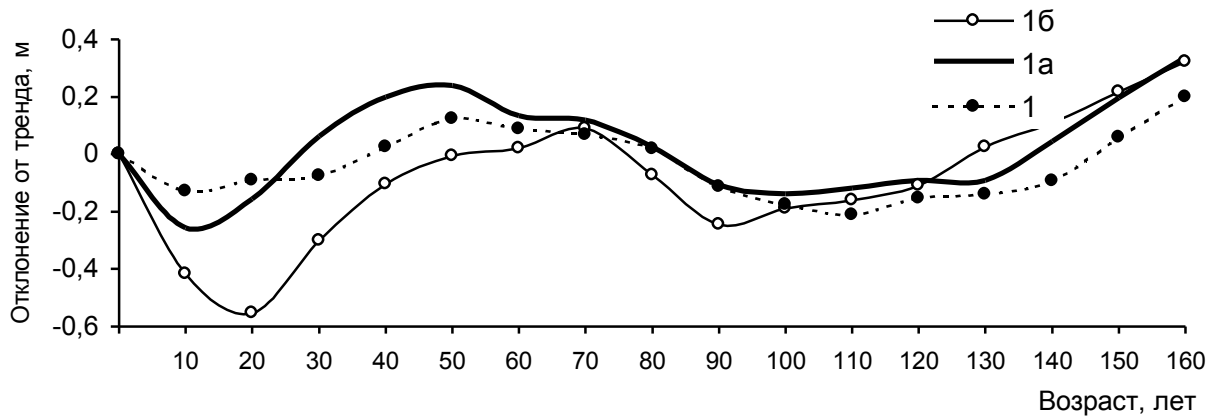


Рис. 2.2. Волновые составляющие исходных рядов роста в высоту деревьев сосны разных классов бонитета (по данным таблиц хода роста ВНИИЛМ)

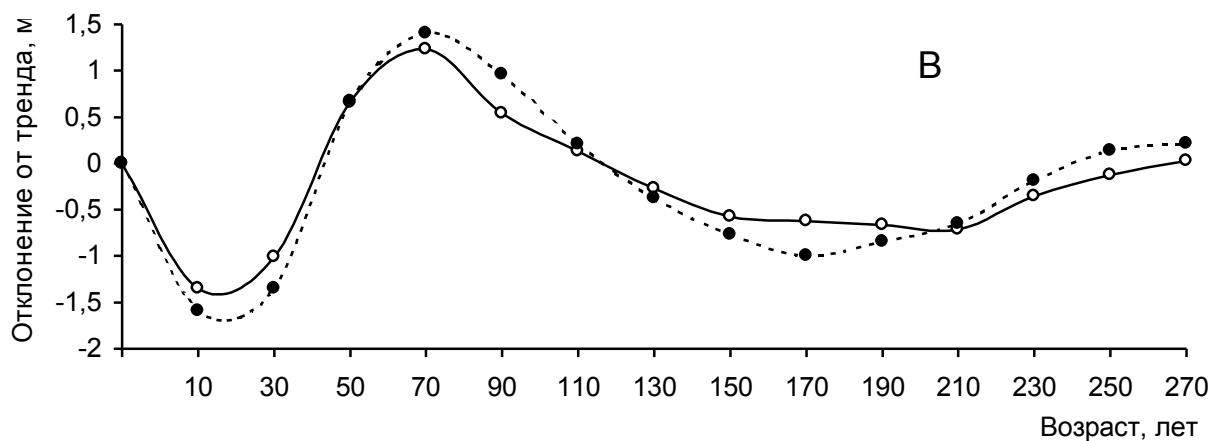
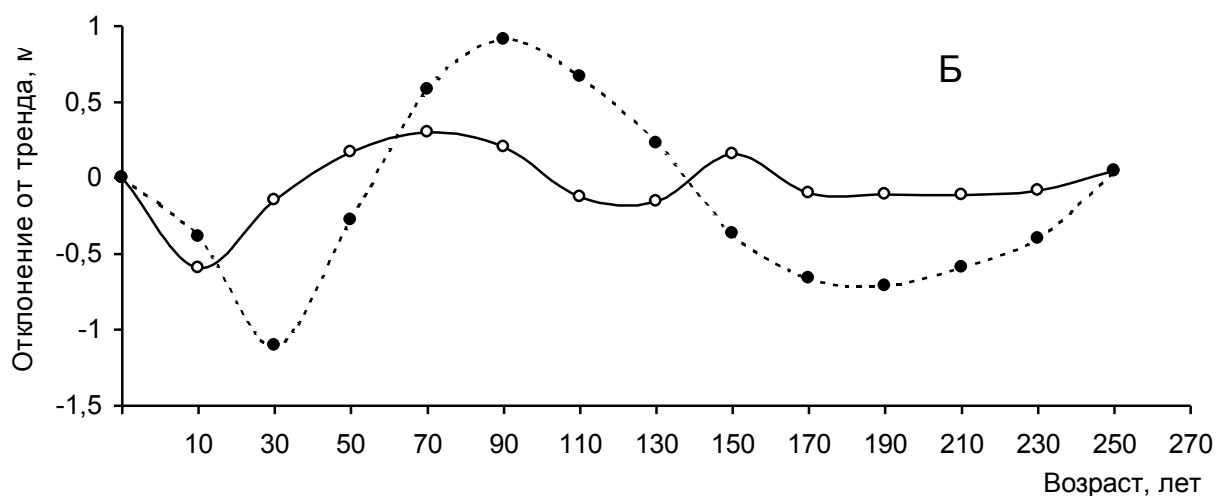
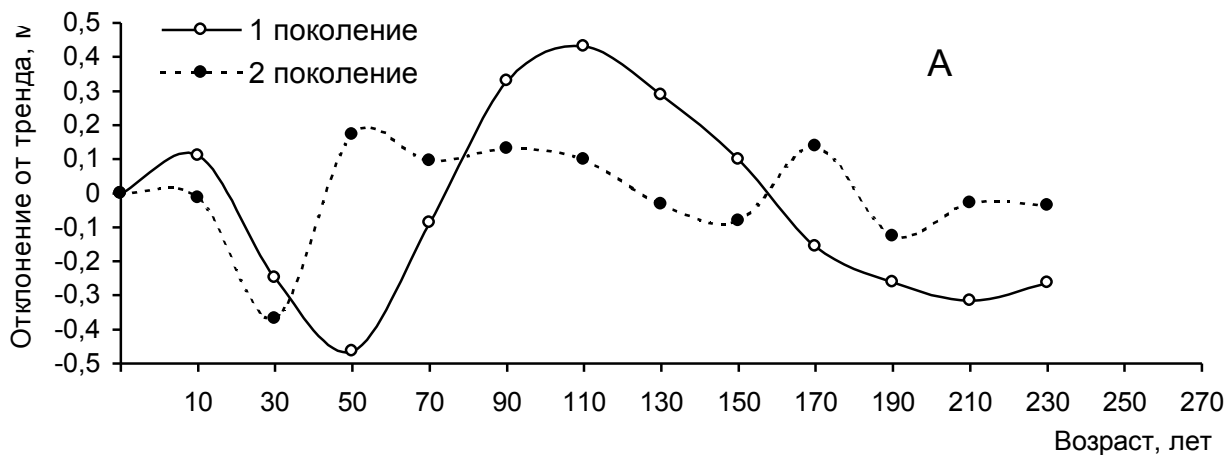


Рис. 2.3. Волновые составляющие исходных рядов роста в высоту деревьев сосны в разновозрастных древостоях Приангарья (исходные данные: Верхунов, 1979: А - пп 1-61; Б - пп 2-62; В - пп 3-63)

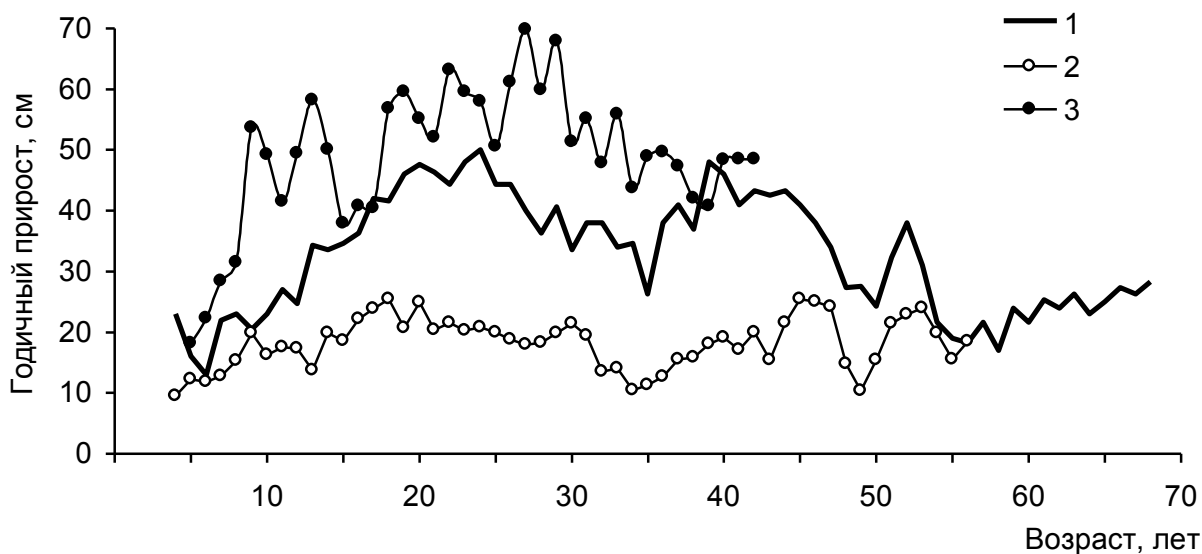


Рис. 2.4 Динамика годовичного прироста в высоту сосновых древостоев в различных типах леса (Марий Эл, Междуреченское лесничество; 1 - брусничниковый; 2 - сфагновый; 3 - кисличниковый).

Математическая модель хода роста представляет в данном случае последовательно усложняющуюся с каждым последующим этапом роста цепочку уравнений, вид которой демонстрируют ряд конкретных примеров:

1) древостой I^b класса бонитета по ТХР ВНИИЛМ:

- первый этап роста (от 0 до 76 лет):

$$H = 40,5 \cdot \{1 - \exp[-2,265 \cdot (t/100)^{1,191}]\}, \max \mathcal{E} = 0,098 \text{ м};$$

- второй этап роста от (76 до 160 лет):

$$H = 40,5 \{1 - \exp[-2,265 \cdot (t/100)^{1,191}]\} + 2,37 \{1 - \exp\{-1,775 \cdot [(t-76)/100]^{2,061}\}\}, \max \mathcal{E} = 0,021 \text{ м};$$

2) первое возрастное поколение древостоя в разновозрастном сосняке Приангарья (исходные данные: П.М. Верхунов, 1979; пп 3-63):

- первый этап роста (от 0 до 80 лет):

$$H = 18,2 \{1 - \exp[-3,829 \cdot (t/100)^{1,826}]\}, \max \mathcal{E} = 0,032 \text{ м};$$

- второй этап роста (от 81 до 270 лет):

$$H = 18,2 \{1 - \exp[-3,829 \cdot (t/100)^{1,826}]\} + 5,8 \{1 - \exp\{-0,673 \cdot [(t-80)/100]^{1,279}\}\}, \max \mathcal{E} = 0,04 \text{ м};$$

Данный подход, учитывающий реально имеющую место этапность роста деревьев и происходящие при этом изменения величины взаимодействующих в системе сил, приводит к снижению погрешности оценки в 3-5 и более раз по сравнению с методом описания временных рядов одной непрерывной функцией. Он базируется на теории подобия, являющейся научной основой моделирования сложных явлений (Яворский, Детлаф, 1968), согласно которой *качественно подобными* признаются процессы, описываемые одинаковыми математи-

ческими функциями, отличающимися только численными значениями содержащихся в них констант и размерных величин. Подобие хода роста деревьев проявляется не только на уровне всего онтогенеза, но и на уровне одного вегетационного периода, в пределах которого кривая роста, имеющая в целом S-образный вид, разделяется на несколько отрезков такой же формы. Таким образом, S-образная кривая большого периода роста при детальном рассмотрении и увеличении временного масштаба выглядит волнистой линией, состоящей из набора подобных ей кривых различного размера. В случае подобия все константы, характеризующие один этап роста, могут быть получены путем умножения однородных с ними констант, характеризующих другой этап роста, на некоторые постоянные числа, вычисляемые эмпирически и называемые коэффициентами подобия. Это во многом упрощает задачу моделирования.

При втором подходе, который можно условно назвать волновым, математическая модель процесса может быть представлена как мультипликативная смесь функций временного тренда и некой волновой составляющей, т.е. как $Y(t) = X(t) \cdot W(t)$. Волновая составляющая в большинстве случаев имеет сложную структуру и выражается в общем случае конечной суммой простых гармонических (строго периодических) волн разного периода (T_j), амплитуды (A_j) и фазового сдвига (ϕ_j) относительно принятой шкалы отсчета:

$$W(t) = \sum_{j=1}^n [A_j \cdot \cos(2\pi t/T_j - \phi_j)] + 1.$$

Порядок выделения гармонических компонент следующий:

1) вычисление параметров функции возрастного тренда величины $Y(t)$ при условии, что $W(t) = 1$;

2) расчет значений ряда $W(t) = Y_{\text{факт.}} / Y_{\text{расч.}}$;

3) спектральный и гармонический анализ остатков ряда с помощью стандартного метода Фурье, либо путем «слепого» сканирования функцией-резонатором (Серебренников, Первозванский, 1965; Бриллинджер, 1980; Журбенко, 1982).

Точность выделения гармонических элементарных составляющих зависит как от длины анализируемого ряда, так и от его дискретности, т.е. временного интервала между смежными точками ряда. Согласно теореме В.А. Котельникова (Журбенко, 1982), во временном ряду достоверно можно выделить лишь волну, период которой не меньше двойного интервала дискретности и не больше длины анализируемого ряда. Таким образом, в табличных данных, отражающих ход роста древостоев с дискретностью 10 лет, можно рассчитывать на достоверное выделение волн длиной только более 20 лет. Для выделения во временных рядах коротковолновых составляющих, если они там присутствуют, интервал дискретности необходимо значительно сократить, доведя его в идеале до одного года.

Следует отметить, что волновые составляющие просматриваются в неявном виде во многих моделях хода роста, в состав которых входят полиномы. К их числу относятся, в частности, функции Моисеева, Градеску, Тодоровича (Кивисте, 1988). Ярким свидетельством присутствия в исходных рядах волновой компоненты и стремлением избавиться от нее является проведенная В.Л. Черных (1995, 1996) модификация функции Митчерлиха, заключающаяся в замене константы b полиномом третьей степени от возраста дерева (древостоя) и позволившая значительно повысить точность аппроксимации.

Основой математической модели сложной волновой составляющей в рядах хода роста в высоту сосновых древостоев Республики Марий Эл, которая, как показали расчеты, сугубо специфична для каждого биотопа (табл. 2.3), являются пять наиболее весомых гармоник, описывающих до 70-80% дисперсии рядов остатков от функции возрастного тренда. Волновые колебания роста обусловлены действием не только внешних факторов (главным образом, климатических), как это обычно принято считать, но и биоценотических - по мере ухудшения лесорастительных условий и замедления темпов роста, как свидетельствуют приведенные данные, период первой наиболее весомой гармоники неуклонно увеличивается.

Таблица 2.3

Параметры наиболее весомых пяти гармонических компонент сложной волновой составляющей рядов хода роста в высоту сосновых древостоев Марий Эл

Параметр гармоники*	Значение параметров гармоник				
	первой	второй	третьей	четвертой	пятой
ТЛУ В ₂ , возраст 40 лет					
Т	19,0	4,75	9,50	7,60	3,45
А	8,97	8,52	6,33	5,69	5,00
φ	1,333	0,108	1,902	0,143	2,963
ТЛУ А ₂ , возраст 68 лет					
Т	21,3	7,11	12,8	32,0	3,20
А	16,8	6,92	6,23	5,27	4,76
φ	0,948	1,093	1,068	1,302	0,473
ТЛУ А ₅ , возраст 56 лет					
Т	52,0	7,43	26,0	13,0	8,67
А	13,9	13,0	12,8	8,50	8,40
φ	0,413	2,470	2,093	0,099	1,656

* Т – период, лет; А - амплитуда, %; φ - фазовый сдвиг относительно григорианской системы летоисчисления, радиан.

Математическая модель хода роста ствола деревьев в толщину имеет в общем ту же конструкцию, представляя собой мультипликативно-аддитивную смесь функций возрастного тренда, сложной волновой составляющей и «шумо-

вой» компоненты, т.е. как $Y_t = X_t \cdot (W_t + Z_t)$. Вместе с тем она имеет ряд принципиальных отличий, речь о которых пойдет ниже.

Для описания возрастного тренда хода роста «идеальных» древостоев, как показали расчеты, лучше всего подходит функция Пюттера - Берталанфи $Y(t) = K\{1 - \exp[-a(t-t_0)]\}^b$, обеспечивающая получение оценок со средним квадратическим отклонением, не превышающим величины текущего годовичного прироста - от 1,9 (для древостоев I класса бонитета) до 0,4 мм (для Vб бонитета). Для моделирования же хода роста реальных древостоев эта функция, как и близкие к ней по смыслу функции Митчерлиха и Вейбулла, не подходят. Дело в том, что диаметр дерева, согласно вида этих функций, должен неуклонно приближаться к некоторой асимптоте. Значение же текущего годовичного прироста должно соответственно неуклонно приближаться к нулю. Фактически этого не наблюдается - величина прироста не стремится с увеличением возраста дерева к нулю, т.к. это неизбежно вызвало бы его гибель в результате постепенного прекращения водоснабжения кроны (транзитный ток питательных растворов от корней к кроне у сосны обыкновенной осуществляется, как известно (Крамер, Козловский, 1963; Иванов, Дубинин, 1992), по трахеидам ранней древесины 3-5 наружных слоев заболони), а вступает с некоторого момента времени в режим стационарных колебаний, совершаемых возле определенной отметки (рис. 2.5). Деревья, таким образом, сохраняют способность к росту толщины ствола до глубокой старости, чего нельзя сказать о росте их в высоту.

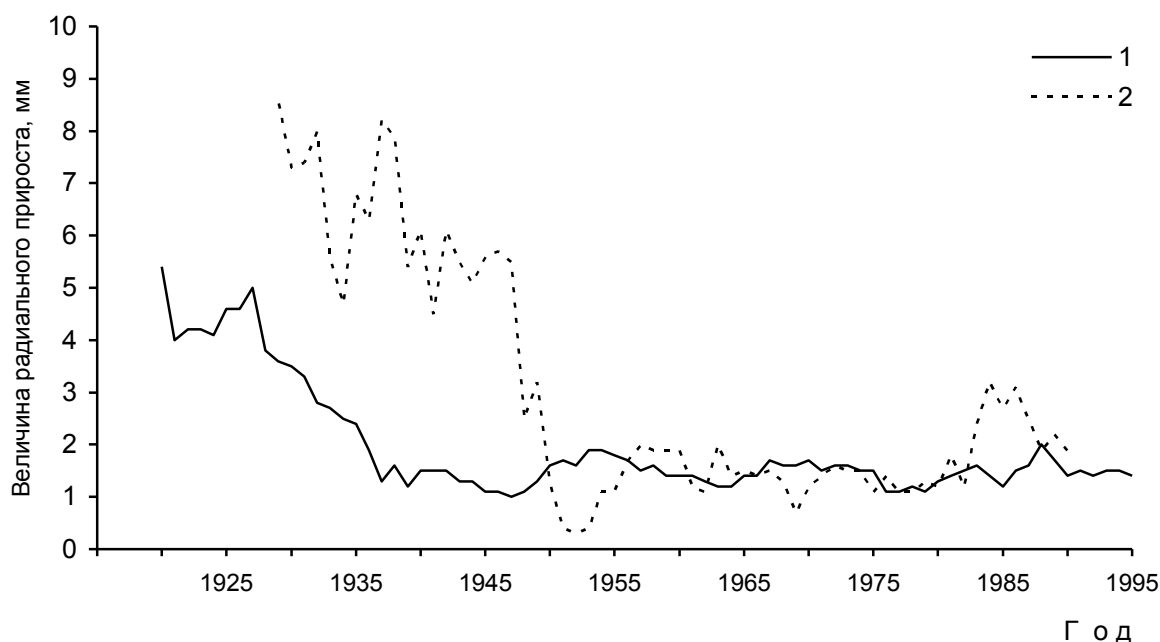


Рис. 2.5. Динамика радиального прироста деревьев сосны в условиях Республики Марий Эл (1 - древостой в ТЛУ А₂; 2 - одиночное дерево, растущее у сельского пруда в ТЛУ С₃).

Данная особенность роста деревьев была давно отмечена исследователями (Fritts, Mosimann, Bottorff, 1969; Битвинскас, 1974), которые для аппроксимации динамики радиального прироста использовали функции $Y = a / t + m$ и $Y = k \cdot \exp(-a \cdot t) + m$. Эти модели, являющиеся монотонно убывающими, не всегда, однако, адекватно отражают действительность, поскольку не имеют точки перегиба, характерной для кривых хода роста многих реальных древостоев. При использовании этих функций для аппроксимации исходных данных из расчета обычно исключают значения первых 10-30 годичных колец, примыкающих к сердцевине ствола (Битвинскас, 1974). Проведенные нами расчеты показали, что математическая модель унимодального возрастного тренда хода роста ствола деревьев по диаметру, форма которого в реальных древостоях очень изменчива (рис. 2.6), представляет собой аддитивную смесь функций Пюттера-Берталанфи и линейной $D(t) = K \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (t - t_0)]\}^b + m \cdot (t - t_0)$. Первая производная этой функции, описывающая динамику радиального прироста, имеет вид: $\Delta R(t) = 0,5 \cdot a \cdot b \cdot K \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (t - t_0)]\}^{b-1} \cdot \exp[-a \cdot (t - t_0)] + m/2$. При $b > 1$ кривая роста S-образна, а кривая текущего годичного прироста колоколообразна с точкой перегиба в координатах $X_{\text{ТП}} = a^{-1} \cdot \ln(b) - c$, $Y_{\text{ТП}} = K \cdot (1 - b^{-1})^{b-1}$. Если $0 < b < 1$, то кривая не имеет точки перегиба.

Годичные кольца деревьев умеренной зоны состоят, как известно, из двух качественно различных слоев, называемых ранней и поздней древесиной, различающихся по срокам образования, анатомическому строению и функциональному назначению (Крамер, Козловский, 1963; Кайрюкштис, Юодвалькис, 1972; Чавчавадзе, 1979). Динамика ширины слоя ранней древесины, выполняющей водопроводящую функцию, имеет, как показали проведенные нами исследования, четко выраженный возрастной тренд (рис. 2.7), описываемый математической моделью той же конструкции, что и возрастной тренд общей ширины годичного кольца. Возрастные же изменения ширины слоя поздней древесины выражены в большинстве случаев довольно слабо, либо совсем отсутствуют. Математической детерминированной моделью возрастного тренда процентного содержания поздней древесины в годичном кольце, описывающей в ряде случаев до 85% исходной дисперсии (рис. 2.8), является логарифмическая функция следующего вида: $Y(t) = a \cdot [\ln(t + c)]^b$.

Волновая компонента $W(t)$ в ходе роста деревьев в толщину, о присутствии которой во временных рядах ширины слоев ранней и поздней древесины убедительно свидетельствуют данные математического спектрального анализа, представляет собой конечную сумму простых гармонических волн разной длины и амплитуды, выделяемых стандартным методом Фурье. Основу математической модели составляет, как правило, сугубо специфичный для каждого биотопа и рассматриваемого слоя годичного кольца набор из 5-6 наиболее весомых гармоник, объясняющих до 90% дисперсии рядов остатков от возрастного тренда.

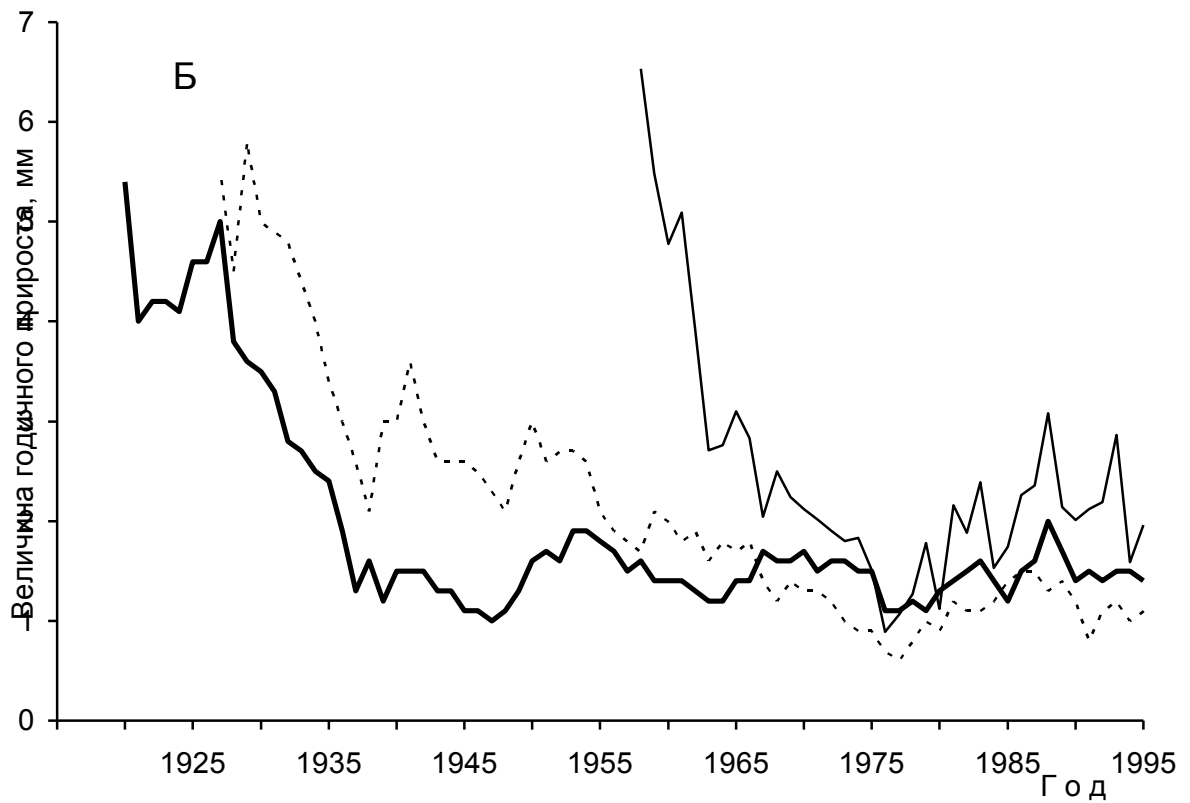
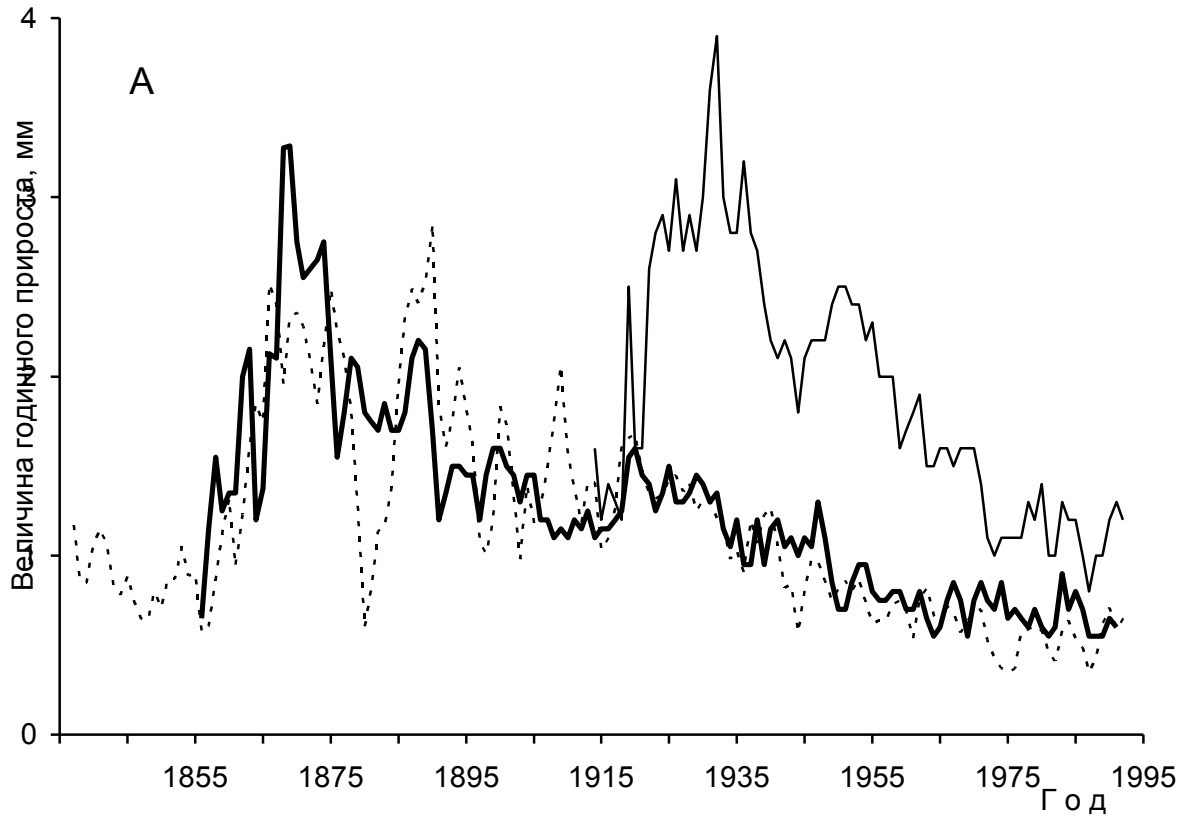


Рис. 2.6. Формы кривых динамики радиального прироста деревьев в сосняках Марий Эл (А - с перегибом кривой, Б - без перегиба кривой)

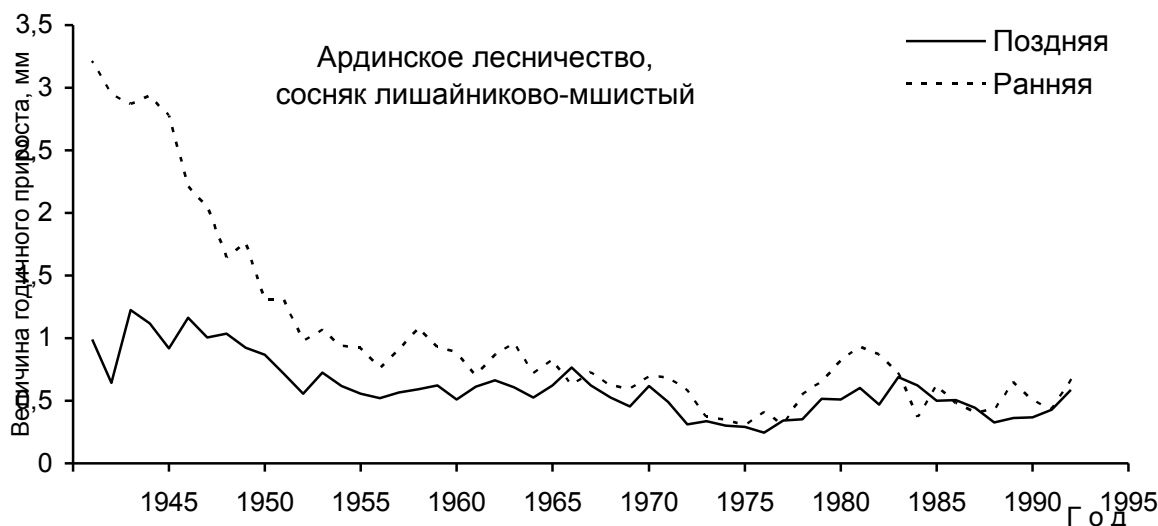


Рис. 2.7. Динамика прироста слоев ранней и поздней древесины у деревьев сосны

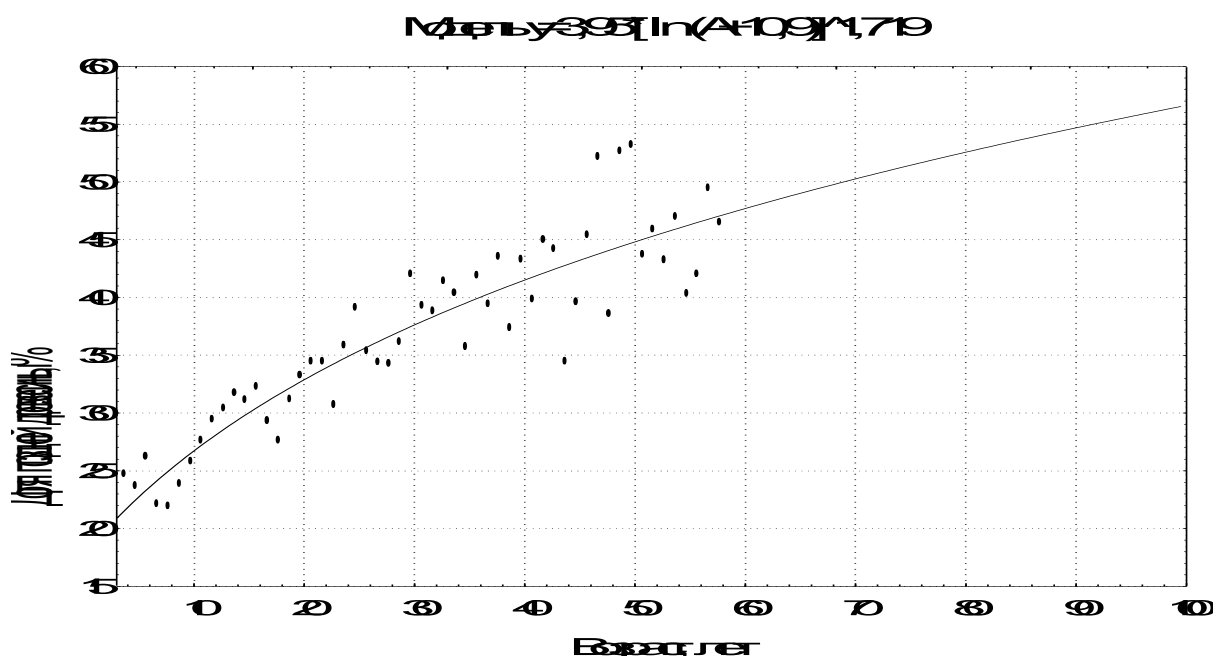


Рис. 2.8. Изменение доли поздней древесины в годичном слое с возрастом деревьев в сосняках брусничных Марий Эл (по усредненным данным 18 пробных площадей).

Разработка математической модели заканчивается обычно выделением «шумовой» компоненты и оценкой параметров описывающей ее функции. Окончательная величина остатков может быть выражена при этом как в абсолютных, так и в относительных показателях. Расчеты показали, что эти математические модели адекватно отражают ход роста реальных древостоев (рис.2.9), обеспечивая довольно высокую точность полученных оценок, величина отклонений которых часто не превышает 0,5 мм ($S_x = 0,184$). Интегральное (кумулятивное) распределение плотности рассеивания величины погрешности оценок, несколько отличающееся от нормального гауссовского ($As = 0,438$; $E = 0,505$), лучше всего описывает функция Вейбулла (рис.2.10), обладающая большой

гибкостью и позволяющая аппроксимировать практически любой унимодальный ряд (Ганина, 1984; Каплунов, Кузьмичев, 1985; Лебков, 1989, 1990). Частотное распределение значений «шумовой» компоненты описывает первая производная данной функции.

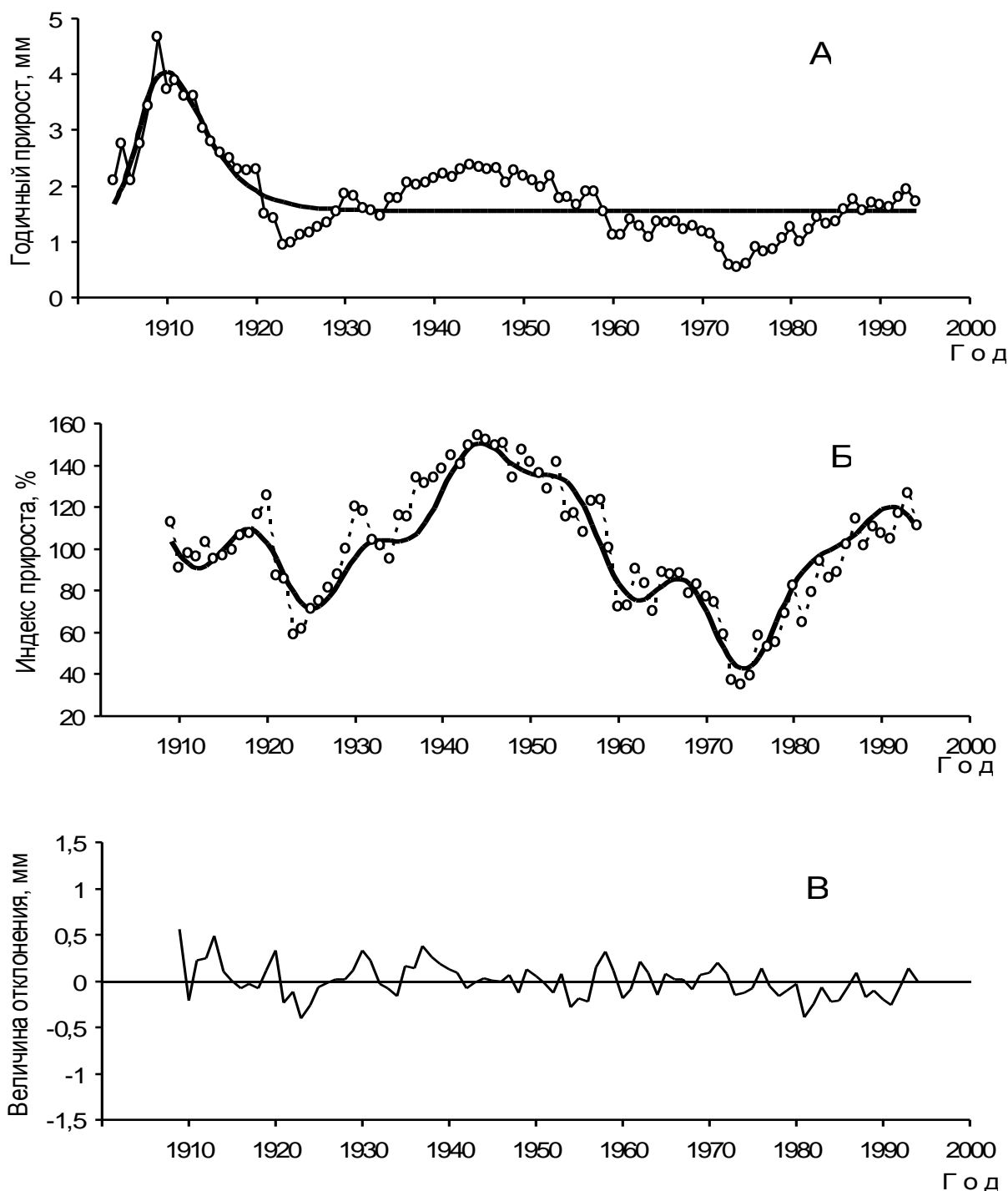


Рис. 2.9. Разложение ряда динамики радиального прироста деревьев в сосняке брусничниковом на элементарные составляющие (А - исходный ряд и возрастной тренд, Б - сложная волновая составляющая, В - «шумовая» компонента).

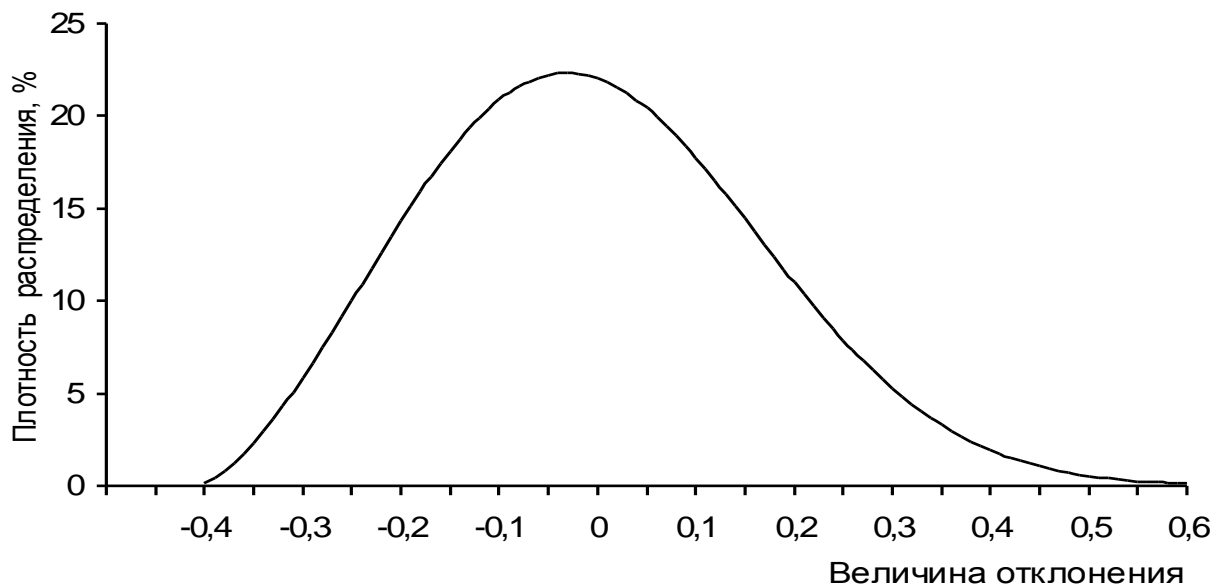
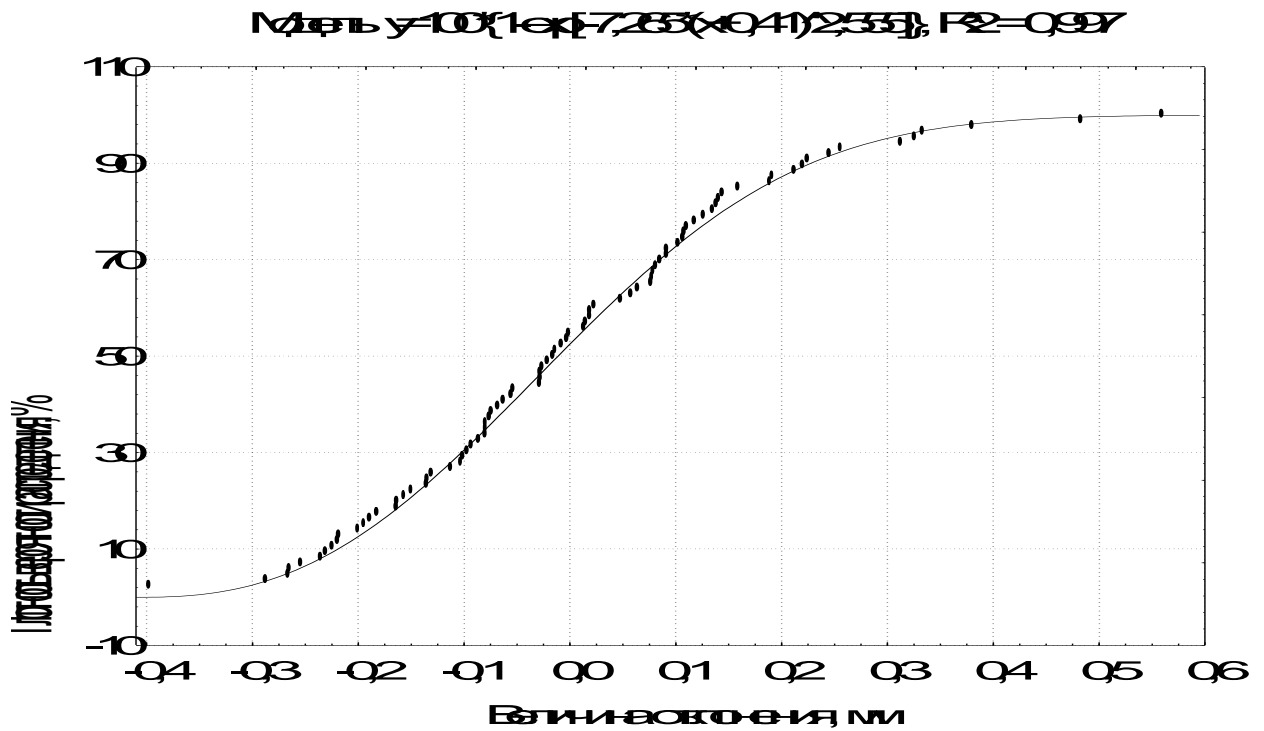


Рис. 2.10. Интегральная и дифференциальная функции распределение вероятности расщивания значений в рядах «шумовой» компоненты динамики годичного радиального прироста деревьев в сосняке брусничном (ГПЗ «Большая Кокшага», культуры 1901 года).

Математическое описание хода роста древостоев, как вытекает из всего вышеизложенного, не представляет в настоящее время при наличии персонального компьютера, пакетов стандартных статистических программ и соответствующей подготовки исследователя особой трудности. Для решения задачи,

требующей творческого подхода, всегда имеется несколько разных вариантов, выбираемых исходя из целевой установки, специфики материала и необходимой точности оценки.

Математические модели, основанные на статистическом анализе временных рядов, адекватно отражают закономерности возрастной динамики размеров деревьев и обладают высокой точностью, зависящей от степени сложности их конструкции. Несравнимо большую сложность и важность в деле решения проблемы математического моделирования и управления процессом роста древостоев представляет объяснение причин изменчивости констант и координат характерных точек выбранных функций временного тренда, генезиса волновых составляющих и мощности случайной «шумовой» компоненты.

2.3. Ряды хода роста деревьев - важнейший источник информации о протекании геобиофизических процессов

Лес, по выражению В.И. Вернадского (1994), является самым большим на Земле хранилищем информации о состоянии и динамике биосферы. Лесные экосистемы обладают уникальными возможностями естественных природных мониторов, фиксирующих и сохраняющих в себе на долгие годы информацию об изменениях окружающей среды. Закодированная Природой информация - бесценный клад, содержащий сведения, которые позволят решить человечеству многие насущные практические проблемы, в том числе и такую важнейшую как проблема устранения всеобщего экологического кризиса и устойчивого развития в условиях обостряющегося дефицита всех возобновимых и невозобновимых ресурсов. Расшифровка этой информации - важнейшая задача современной науки. Познавая прошлое, мы глубже понимаем настоящее и яснее видим будущее, на которое можем в некоторой мере воздействовать, предопределяя события.

Одним из основных носителей информации о динамике состояния лесных экосистем являются, безусловно, деревья, а ее источником - ряды хода их роста, анализ которых представляет, по сути дела, одну из немногих реальных возможностей для объективной оценки природных и антропогенных изменений условий среды (Розанов, 1972; Молчанов, 1976; Комин, 1978, 1990; Яценко-Хмелевский, Лайранд, 1978; Ловелиус, 1979; Евдокимов, 1980; Шиятов, 1981; Адаменко, Масанова, Четвериков, 1982; Антанайтис, Юкнис, Бутнус, 1984; Юкнис, Шипените, Жиливичус, 1985; Грейбилл, 1991; Шиятов, Горячев, 1996; Lovelius, 1997). Применяемые в настоящее время приемы и методы позволяют, однако, расшифровать лишь часть закодированной в кольцах деревьев информации. Причина этого заключается, на наш взгляд, в узости подхода к предмету исследования и спектру решаемых задач. Исследователи заняты, главным образом, выделением и анализом волновых составляющих временных рядов, недостаточно уделяя внимания или совсем упуская из виду характеристики возрастного тренда, являющегося своеобразным «позвоночником» хода роста деревьев, и

«шумовой» компоненты, которые содержат ценную информацию об эндогенных и экзогенных, по отношению к лесным экосистемам, изменениях. Крайне редко проводится сравнительный анализ динамики различных элементов структуры ствола дерева: верхушечного побега, слоев ранней и поздней древесины. Концентрация внимания на поиске связей «прирост - внешняя среда» и выбор в качестве носителей информации деревьев, произрастающих в основном в экстремальных экологических условиях, недоучет или полное игнорирование действия внутриценотических сил приводят к тому, что результаты исследований слабо используются при решении прикладных лесоводственных задач, поскольку они не дают реальных методов управления ростом, развитием и устойчивостью древостоев.

2.3.1. Основные понятия об информации и информативности

Для успешного решения проблемы необходимо, прежде всего, выяснить вопросы о том, какого же рода информацию отражают многочисленные параметры динамики различных структурных элементов ствола деревьев и каковы критерии оценки их информативности. Это невозможно сделать, не разобравшись в сути таких категорий как «информация» и «информативность».

Информация (лат. *informatio* - осведомление) - это снятая неопределенность об изучаемом объекте или явлении (Урсул, 1971), представляющая собой совокупность сведений, описанных как качественно, так и количественно. Она является одним из основных свойств материального мира (Краткий словарь ..., 1982), составляя вместе с другими его свойствами неразрывное единство.

Познанием природы информации, исследователи начали заниматься сравнительно недавно и было обусловлено бурным развитием вычислительной техники и средств связи. За последние три-четыре десятилетия на свет появилось много крупных монографий (Эшби, 1959; Кульбак, 1967; Ахлибининский, 1969; Гришкин, 1973; Серавин, 1973; Стратонович, 1975; Урсул, 1975; Волькенштейн, 1986), посвященных обсуждению различных аспектов, в том числе и биологических, понятия «информация», которое является крайне дискуссионным, сфере его применимости, месту в научных исследованиях и соотношению с другими научными понятиями. Информация, как было установлено, не существует вне времени и пространства, вне энергии и других свойств материального мира, как и они не существуют вне информации. Ни один материальный объект не может существовать, не обладая информацией и не обмениваясь ею с другими объектами. Мир существует благодаря неразрывному единству информации со всеми свойствами материи. Благодаря этому единству мы воспринимаем и познаем мир. Без понятия об информации, как считает Н.Н. Моисеев (1987), невозможно обойтись при изучении закономерностей функционирования сложных самоорганизующихся систем, особенно биологических, стремящихся к сохранению своего гомеостаза и формирующих для этого контуры обратной связи.

Понятие информации, согласно У.Р. Эшби (1959), неотделимо от понятия разнообразия: чем разнообразнее, изменчивее объект, тем больше он содержит информации. Такое же положение было высказано И.И. Шмальгаузенем (1960). Информация, как утверждал В.М. Глушков (1964), существует постольку, поскольку существует неоднородность материальных объектов; именно неоднородность, как таковая, является носителем информации. Аналогичный подход развивает и Р. Маргалев (1992) - в его трактовке разнообразие рассматривается как мера информации.

Количество информации, ее объем, применительно к дискретным величинам, чаще всего измеряют в битах, используя известную формулу К.Шеннона $H_x = -\sum p_i \log_2 p_i$. Применительно к непрерывным величинам, которые распространены гораздо шире, это, однако, не совсем удобно, т.к. требует предварительной разбивки выборки на определенные группы (классы), что приводит к потере и искажению информации. Поскольку информация является отражением разнообразия, то мерой ее количества может являться величина дисперсии или коэффициент вариации выборки, что показано, в частности, в работе М.Д. Велибекова (1978). Ряды данных, значения которых имеют разную размерность, необходимо предварительно нормировать.

Одним из наиболее важных прагматических свойств информации является ее *ценность*, неразрывно связанная с понятием *цели* и полностью определяемая ею (Урсул, 1971, 1975; Гришкин, 1973). Информация сама по себе ничего не стоит и не имеет какой-либо абсолютной характеристики, т.к. неотделима от субъекта, который использует полученные сведения для обеспечения возможности некоторых целенаправленных действий (Моисеев, 1987). Потребителю же информации часто нужна не полная характеристика всех свойств и качеств объекта или явления, т.е. полное снятие неопределенности о них, а только какая-то часть, необходимая для решения конкретной текущей задачи. Степень ценности полученных сведений об объекте, необходимых для реализации поставленной цели, определяют их *информативность*.

Выбор цели является необходимым условием, т.к. процесс приема и обработки информации сопряжен с определенными затратами ресурсов времени и энергии. Он позволяет исследователю (субъекту, приемнику, потребителю) минимизировать усилия по сбору информации об объекте (явлении), которые зависят от степени его изменчивости, ресурсов времени на принятие решения и степени ответственности последнего. Недостаток информации об объекте увеличивает риск принятия неправильных решений, которым свойственен высокий уровень неопределенности. Избыток информации, однако, также вреден для ее потребителя, как и недостаток, поскольку замедляет процесс принятия решения, которое в условиях ограниченного ресурса времени может быть принято слишком поздно и, несмотря на правильность и обоснованность, оказаться уже ненужным. Это положение вытекает из выдвинутого Махом и Авенариусом принципа экономии мышления, являющегося частным случаем всеобщего закона наименьшего возможного действия, или наименьшей траты сил (Кудрин,

1993; Реймерс, 1994). На этом законе основан и научный методологический принцип, известный под названием «брита Оккама» (не умножай сущности без надобности, или, то, что можно объяснить посредством меньшего, не следует выражать посредством большего). Обычно описание объекта тем более конструктивно, чем проще целевая установка и чем яснее она выражена (Вахрушев, Раутиан, 1992). При этом, однако, не следует забывать принципа дополненности Н. Бора, согласно которому сведения, полученные об объекте с использованием различных методических приемов, дополняют, а не отрицают друг друга. Информация об объекте, иначе говоря, может быть полной и достоверной только в том случае, если она получена с помощью разных методических приемов.

При выборе цели и оценке информативности показателей необходимо исходить из того положения, что любая система, как и мир в целом, это совокупность взаимодействующих материальных объектов. Невозможно представить себе объект, который не взаимодействовал бы с окружающим миром, т.е. не обменивался бы с ним *информацией*. Такого объекта в природе просто не существует.

2.3.2. Оценка информативности временных рядов величины различных элементов макроструктуры ствола дерева

Информация об изменениях условий внешней среды и состояния деревьев сохраняется в различных элементах макроструктуры их ствола: вершинном побеге, годовых слоях ранней и поздней древесины. Детекторные свойства этих элементов макроструктуры, т.е. их способности к отражению поступающих сигналов, изучены пока довольно слабо, что затрудняет расшифровку скрытой информации и ее интерпретацию. Априори можно предположить, что на эффективность отражения ими информации могут влиять лесорастительные условия, внутренние свойства экосистем, возраст деревьев и их индивидуальные генетические особенности. Попытаемся на конкретных примерах раскрыть в данном разделе эти вопросы.

Информация, содержащаяся во временных рядах значений элементов макроструктуры ствола, представляет собой смесь сведений о динамике состояния самого дерева, его биотического окружения и внешней среды. Для сепарирования информации, т.е. разделения сигналов по их генезису и степени ценности в отношении поставленной цели, применяют различные фильтры (Андерсон, 1976; Бриллинджер, 1980; Хемминг, 1980; Отнес, Эноксон, 1982). Например, при составлении таблиц хода роста древостоев исследователь стремится выделить в динамике изучаемых показателей только возрастную тренд, «очищая» исходные ряды данных от ненужной для него «шумовой» информации. Для дендрохронологических и дендроиндикационных целей, наоборот, выделяются сигналы о динамике состояния косной природы (абиотики), «замаскированные» возрастными и биоценотическими шумами. Информацию о динамике состоя-

ния лесных экосистем, их адаптационных возможностях, пластичности, инертности, границах области устойчивости и других свойствах, содержащуюся во временных рядах значений элементов макроструктуры ствола, количественно описывают следующие показатели:

- 1) статистики первичных рядов (среднее значение, дисперсия, коэффициенты вариации, асимметрии, эксцесса и другие показатели);
- 2) параметры детерминированной функции возрастного тренда;
- 3) статистики остатков первого уровня;
- 4) параметры автокорреляционной функции остатков первого уровня;
- 5) частотно-амплитудные характеристики остатков первого уровня;
- 6) статистики остатков второго уровня, т.е. шумовой компоненты.

Сравнивая меж собой динамические характеристики однотипным систем, развивающихся в разных условиях, можно как оценить степень информативной значимости параметров их состояния, так и выявить оптимальные режимы развития.

Исследования, проведенные в 15-40-летних культурах сосны, показали, что из всех структурных элементов ствола деревьев наибольшей способностью к отражению информации о происходящих изменениях обладает слой ранней древесины, поскольку его величина наиболее изменчива как во времени, так и в пространстве (табл. 2.4). Коэффициент временной внутриценотической вариации рядов значений этого структурного элемента ствола изменяется от 27,3 до 64,8%, составляя в среднем 41,1%. Наименее же изменчивым структурным элементом прироста, не полностью отражающим происходящие изменения, является слой поздней древесины - коэффициент временной вариации рядов его значений изменяется по биотопам от 23,7 до 38,4%, составляя в среднем 30,8%.

Таблица 2.4

Межбиотопическая изменчивость величины коэффициента временной вариации рядов годовых значений разных структурных элементов ствола у господствующих деревьев в культурах сосны Республики Марий Эл

Структурный элемент ствола	Значение статистик коэффициента временной вариации*				
	M_x	S_x	Max	Min	C_x
Верхушечный побег	34,9	9,72	51,2	15,6	27,9
Годичный слой древесины	33,9	7,62	53,9	24,5	22,5
Слой ранней древесины	41,1	10,24	64,8	27,3	24,9
Слой поздней древесины	30,8	4,19	38,4	23,7	13,6

* Здесь и далее: M_x - среднее арифметическое, S_x - стандартное отклонение, max , min - максимальное и минимальное значения в выборке, C_x - коэффициент изменчивости.

Изменения значений коэффициента временной вариации у рядов разных структурных элементов ствола деревьев между биотопами происходит, как было установлено (табл. 2.5), довольно асинхронно, что связано с особенностями лесных экосистем, определяющими 56% общей дисперсии этого показателя

(табл. 2.6). В результате асинхронности изменения показателя из всех биотопов невозможно выделить какой-либо один, достоверно отличающийся от остальных по среднему значению коэффициента временной вариации всех структурных элементов одновременно.

Таблица 2.5

Показатели тесноты взаимной связи величины коэффициента временной вариации рядов значений разных структурных элементов ствола деревьев в культурах сосны

Структурный элемент ствола	Значение коэффициента корреляции между рядами значений разных структурных элементов ствола		
	Годичный слой древесины	Слой ранней древесины	Слой поздней древесины
Верхушечный побег	0,07	-0,16	0,36
Годичный слой древесины	1,00	0,94	-0,45
Слой ранней древесины		1,00	-0,58

Таблица 2.6

Разложение межбиотопической дисперсии величины коэффициента временной вариации рядов значений разных структурных элементов ствола деревьев в культурах сосны Марий Эл на факториальные составляющие

Дисперсия	Сумма квадратов	Сила влияния, %	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера	
					$F_{факт.}$	$F_{0,05}$
Общая	5356	100	67	79,9		
Межбиотопическая	1398	26,1	16	87,4	1,40	1,93
Межэлементная	958	17,9	3	319,2	5,11	2,80
Остаточная	3000	56,0	48	62,5		

Важнейшими внутриценотическими факторами, определяющими величину и изменчивость величин текущего годового прироста деревьев по высоте и толщине, являются почвенно-эдафические условия и густота древостоев. Установлено, что на одном и том же временном отрезке изменчивость величины прироста всех структурных элементов ствола выше в более богатых условиях произрастания, где интенсивнее рост деревьев (табл. 2.7). Влияние же исходной густоты древостоев на величину различных структурных элементов ствола и ее изменчивость отражается неодинаково. Меньше всего под влиянием густоты изменяется величина верхушечного побега - на долю этого фактора приходится всего 1,3% общей дисперсии этого структурного элемента (табл. 2.8). Основное влияние (91,7%) на изменчивость величины верхушечного побега оказывают возраст древостоя и текущие погодные условия. Информация о действии этих факторов меньше всего искажена шумами, о чем свидетельствует небольшая величина остаточной дисперсии. Сила влияния густоты древостоя на изменчивость структурных элементов годового кольца во много раз выше и составляет

30,2-30,9%. Ряды их значений, однако, содержат очень много шумов, затрудняющих извлечение нужной информации.

Таблица 2.7

Влияние густоты и условий произрастания на общую временную изменчивость величины структурных элементов ствола у господствующих деревьев в 15-летних опытных культурах сосны в период с 1980 по 1994 гг.

Исходная густота, тыс. экз./ га	Значение статистик у разных структурных элементов ствола*								
	Верхушечный побег			Слой ранней древесины			Слой поздней древесины		
	M_x	S_x	C_x	M_x	S_x	C_x	M_x	S_x	C_x
Тип лесорастительных условий A_1 , кв. 20 Силикатного лесничества									
0,5	34,6	13,8	39,8	2,89	0,85	29,4	1,19	0,38	31,8
1,0	36,3	13,9	38,3	2,61	0,74	28,5	0,89	0,27	30,0
2,9	39,3	16,0	40,7	2,06	0,78	38,1	0,73	0,22	29,7
4,9	36,3	14,5	40,1	1,85	0,72	38,8	0,57	0,17	30,0
11,0	34,2	9,0	26,2	1,37	0,63	45,9	0,53	0,14	25,9
Тип лесорастительных условий C_2 , кв. 7 Городского лесничества									
3,7	51,0	26,2	51,2	3,09	1,52	49,0	1,60	0,60	37,3
16,0	51,8	22,5	43,4	2,27	1,10	48,4	1,18	0,38	32,3
50,0	53,0	18,9	35,7	2,19	0,78	35,5	0,85	0,26	30,9

* верхушечный побег в см, слои годичного кольца в мм.

Связь величины коэффициента временной вариации рядов значений всех структурных элементов ствола, кроме слоя поздней древесины, с густотой древостоя отображается в целом кривой оптимума. Для рядов значений верхушечного побега точка перегиба кривой (верхнего экстремума), соответствующая максимальной величине коэффициента временной вариации, отмечается во всех лесорастительных условиях при исходной густоте культур порядка 3-5 тыс. экз./ га. При этой густоте, вероятно, в максимальной степени проявляется положительное влияние эффекта группы, или эффекта Олли (Одум, 1975; Титов, 1978; Реймерс, 1994), и полностью реализуются потенциальные возможности роста деревьев, что приводит к увеличению временных различий годичного прироста. Снижение густоты древостоев ниже этого оптимума приводит к уменьшению положительного влияния эффекта группы, а ее увеличение, наоборот, вызывает раннюю задержку роста и последующую его стагнацию. Для временных рядов значений слоя поздней древесины точка перегиба кривой в типе лесорастительных условий C_2 отмечается при этой же густоте древостоя, а в ТЛУ A_1 – при значительно больше (порядка 20-25 тыс. экз./ га), что связано, как можно предположить, с меньшей интенсивностью роста деревьев здесь и более поздними сроками наступления его стагнации. На временную изменчивость ширины слоя поздней древесины ни густота древостоя, ни условия их произрастания влияния практически не оказывают. Она, таким образом, полностью определяется действием факторов, внешних по отношению к экосистеме.

Анализ факторов изменчивости величины значений годичной величины структурных элементов ствола деревьев в культурах сосны разной исходной густоты (ТЛУ А₁, кв. 20 Силикатного лесничества)

Дисперсия*	Сумма квадратов	Сила влияния, %	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера	
					$F_{факт.}$	$F_{0,05}$
Верхушечный побег						
Общая	15285	100	74			
Межвариантная	197	1,3	4	49,4	2,58	2,54
Временная	14016	91,7	14	1001,1	52,32	1,93
Остаточная	1072	7,0	56	19,1		
Годичный слой древесины						
Общая	46504	100	89			
Межвариантная	14070	30,3	4	3517,5	21,78	2,50
Временная	21454	46,1	17	1262,0	7,82	1,90
Остаточная	10980	23,6	68	161,5		
Слой ранней древесины						
Общая	29494	100	89			
Межвариантная	9122	30,9	4	2280,5	15,61	2,50
Временная	10435	35,4	17	613,8	4,20	1,90
Остаточная	9937	33,7	68	146,1		
Слой поздней древесины						
Общая	625,5	100	89			
Межвариантная	189,0	30,2	4	47,3	24,78	2,50
Временная	30,6,7	49,0	17	18,0	9,45	1,90
Остаточная	129,8	20,8	68	1,91		

* межвариантная дисперсия - густота древостоя, временная - возрастной тренд, погодные условия; остаточная - особенности структурно-функциональной организации экосистем, не связанные прямо с густотой древостоя и временными изменениями.

Большое влияние на детекторные свойства деревьев, выражающиеся в способности к отражению информации о происходящих изменениях, оказывает их ранговое положение в дендроценозе. Установлено, что лидирующие деревья отличаются не только высоким приростом, но и меньшим его варьированием на одном и том же временном отрезке (табл. 2.9, 2.10). К такому же выводу пришел Ф.В. Кишенков (1979), проводивший исследования в сосновых культурах Брянской области. Лидирующие деревья, таким образом, несут меньший объем информации об изменениях состояния экосистем, чем угнетенные, у которых величина временной вариации значений всех структурных элементов годичного кольца в 1,3-2,5 раза выше.

Таблица 2.9

**Среднее значение и временная изменчивость величины структурных элементов
годового кольца у деревьев разных классов развития в культурах сосны**

Класс развития деревя	Значение показателей у разных структурных элементов годового кольца					
	Годичный слой в целом		Слой ранней древесины		Слой поздней древесины	
	M_x , мм	C_x , %	M_x , мм	C_x , %	M_x , мм	C_x , %
ТЛУ А ₂ , возраст 18 лет, густота 10,6 тыс. экз./га						
I-II	2,06	53,9	1,61	64,8	0,45	25,6
III	1,70	63,2	1,34	72,5	0,36	43,1
IV	1,31	77,0	1,03	84,4	0,28	55,2
V	0,67	68,5	0,54	77,2	0,13	47,1
ТЛУ А ₂ , возраст 25 лет, густота 20,4 тыс. экз./га						
I-II	2,02	34,5	1,46	41,1	0,56	31,6
III	1,39	59,0	1,05	66,5	0,34	42,4
IV	1,27	74,3	0,99	81,5	0,28	57,9
ТЛУ В ₂ , возраст 40 лет, густота 7,9 тыс. экз./га						
I-II	2,94	31,4	2,10	43,2	0,84	26,0
III	2,32	57,3	1,74	73,3	0,58	25,0
IV	1,90	77,8	1,50	89,8	0,40	42,0

Таблица 2.10

**Анализ факторов изменчивости величины значений годичной величины
структурных элементов годового кольца деревьев разных классов
развития в 40-летних культурах сосны**

Дисперсия	Сумма квадратов	Сила влияния, %	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера	
					$F_{факт.}$	$F_{0,05}$
Годичный слой древесины						
Общая	17356	100	98			
Межклассовая	1832	10,6	2	916,2	41,44	3,16
Временная	14109	81,3	32	440,9	19,94	1,63
Остаточная	1415	8,1	64	22,1		
Слой ранней древесины						
Общая	14363	100	98			
Межклассовая	642	4,5	2	321,1	18,67	3,16
Временная	12620	87,9	32	394,4	22,93	1,63
Остаточная	1101	7,6	64	17,2		
Слой поздней древесины						
Общая	3923	100	98			
Межклассовая	403	10,3	2	201,7	33,45	3,16
Временная	3134	79,9	32	97,9	16,24	1,63
Остаточная	386	9,8	64	6,0		

О детекторных свойствах элементов можно судить по степени выраженности возрастных изменений их величины, которые количественно описывает коэффициент детерминации функции возрастного тренда, т.е. долговременной тенденции в ходе роста дерева. Исследования показали, что структурные элементы ствола несут разный объем информации об этом процессе. Дисперсионный анализ позволил установить достоверность различий значений коэффициента детерминации на 95%-ном уровне значимости как между структурными элементами ствола деревьев, так и между биотопами (табл. 2.11). Слабее всего возрастной тренд выражен в динамических рядах значений ширины слоя поздней древесины (табл. 2.12), которые в большей степени отражают информацию об изменениях состояния внешней среды и биоценоза. Динамические же ряды величин других структурных элементов отражают в основном информацию о возрастных изменениях состояния деревьев.

Таблица 2.11

Анализ факторов межбиотопической изменчивости величины коэффициента детерминации возрастного тренда рядов текущей годичной величины структурных элементов ствола деревьев в культурах сосны

Дисперсия	Сумма квадратов	Сила влияния, %	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера	
					$F_{факт.}$	$F_{0,05}$
Общая	4,105	100	67			
Межэлементная	1,138	27,7	3	0,379	13,57	2,80
Межбиотопическая	1,624	39,6	16	0,102	3,63	1,93
Остаточная	1,342	32,7	48	0,028		

Таблица 2.12

Межбиотопическая изменчивость величины коэффициента детерминации возрастного тренда рядов годичных значений разных структурных элементов ствола у господствующих деревьев в культурах сосны

Структурный элемент ствола	Значение статистик коэффициента детерминации				
	M_x	S_x	Max	Min	C_x
Верхушечный побег	0,772	0,167	0,942	0,439	21,6
Годичный слой древесины	0,795	0,155	0,964	0,448	19,4
Слой ранней древесины	0,786	0,148	0,975	0,466	18,9
Слой поздней древесины	0,486	0,334	0,892	0,007	68,8

У всех структурных элементов ствола возрастной тренд слабее всего выражен в экстремальных условиях роста - в сухих или же заболоченных борах. В последнем из них возрастной тренд чаще всего отсутствует - временная динамика прироста деревьев обусловлена здесь исключительно изменениями состояния биоценозов и условий внешней среды. В редкостойных древостоях, как

было установлено, возрастной тренд выражен сильнее, чем в загущенных (табл. 2.13), где он в ряде случаев может полностью отсутствовать (рис. 2.11). Отмечено, что возрастной тренд более выражен у угнетенных деревьев, особенно в динамических рядах слоя поздней древесины (табл. 2.14).

Таблица 2.13

Влияние густоты и условий произрастания древостоев на величину коэффициента детерминации возрастного тренда рядов значений разных структурных элементов ствола у господствующих деревьев в 15-летних опытных культурах сосны

Исходная густота древостоя, тыс. экз./ га	Значение коэффициента детерминации возрастного тренда в рядах разных структурных элементов ствола дерева			
	Верхушечный побег	Годичный слой древесины	Слой ранней древесины	Слой поздней древесины
Тип лесорастительных условий А ₁ , кв. 20 Силикатного лесничества				
0,5	0,898	0,804	0,800	0,660
1,0	0,888	0,916	0,850	0,717
2,9	0,830	0,878	0,829	0,619
4,9	0,836	0,868	0,786	0,618
11,0	0,641	0,689	0,643	0,007
Тип лесорастительных условий С ₂ , кв. 7 Городского лесничества				
3,7	0,942	0,933	0,966	0,783
15,6	0,923	0,932	0,951	0,631
50,0	0,898	0,671	0,715	0,833

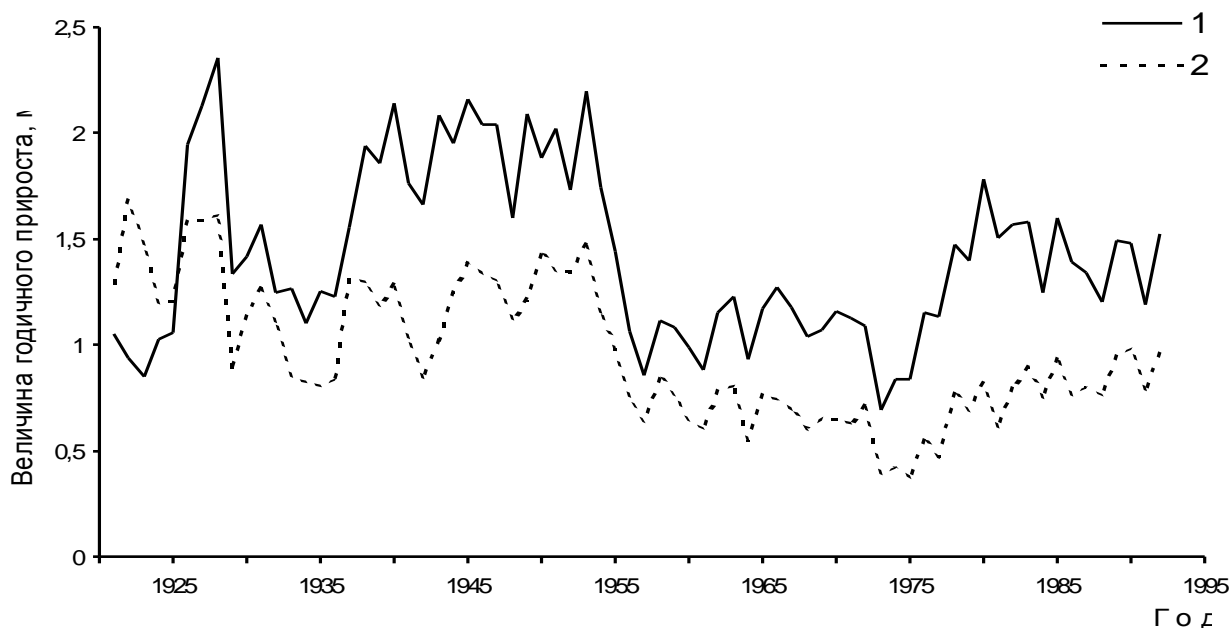


Рис. 2.11. Динамика радиального прироста деревьев в культуре сосны исходной густоты 6,6 тыс. экз./ га в ТЛУ А₂ (1- деревья I-II классов развития, 2 - деревья III класса).

Влияние рангового положения дерева на степень выраженности возрастного тренда в рядах значений разных структурных элементов годичного кольца

Структурный элемент годичного кольца	Значение коэффициента детерминации возрастного тренда у деревьев разных классов развития по Г. Крафту		
	I-II	III	IV
Тип лесорастительных условий А ₂ , возраст 23 года, кв. 38 Старожильского л-ва			
Годичный слой древесины	0,531	0,866	0,943
Слой ранней древесины	0,653	0,870	0,958
Слой поздней древесины	0,208	0,613	0,713
Тип лесорастительных условий В ₂ , возраст 40 лет, кв. 42 Старожильского л-ва			
Годичный слой древесины	0,867	0,898	0,895
Слой ранней древесины	0,888	0,894	0,899
Слой поздней древесины	0,012	0,117	0,736

Форма кривых возрастного тренда динамики значений всех структурных элементов ствола деревьев довольно разнообразна, что выражается в изменчивости значений констант и характерных точек описывающих их математических моделей. Кривые возрастного тренда рядов величины верхушечного побега во всех случаях имеют четко выраженную куполообразную форму (рис. 2.12) с точкой перегиба в возрасте от 10 до 26 лет, соответствующей максимальному значению текущего годичного прироста. У кривых возрастного тренда динамики ширины годичного кольца (рис. 2.13) точка перегиба может отмечаться у деревьев в возрасте 53 года, но чаще всего она приходится на возраст не более 6-10 лет. На высоте 1,3 м от корневой шейки дерева эти кривые, как правило, вообще не имеют точки перегиба, однако степень их крутизны и уровень стабилизации, выражаемые константами a и m математической модели $Y = K \cdot \exp(-a \cdot t) + m$, сильно варьируют.

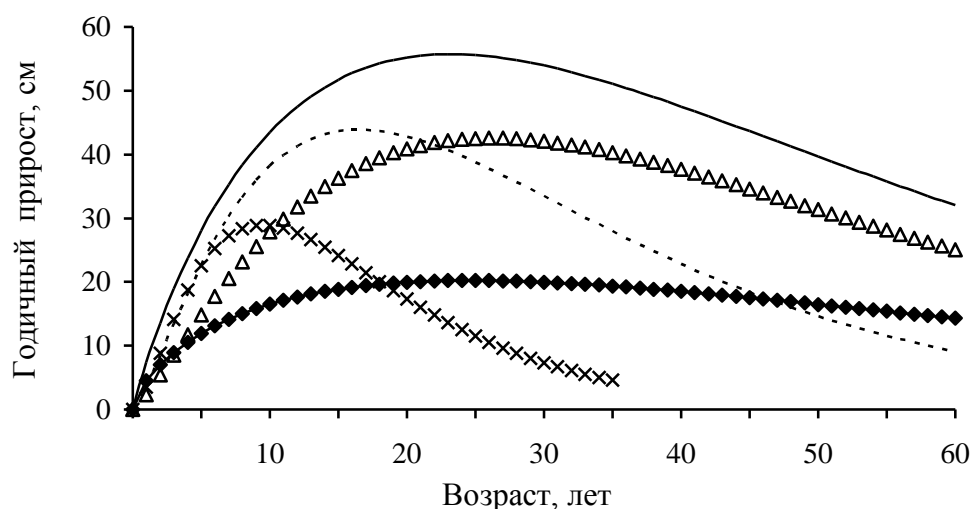


Рис. 2.12. Разнообразие форм кривых возрастного тренда динамики годичной величины верхушечного побега деревьев в сосняках Республики Марий Эл.

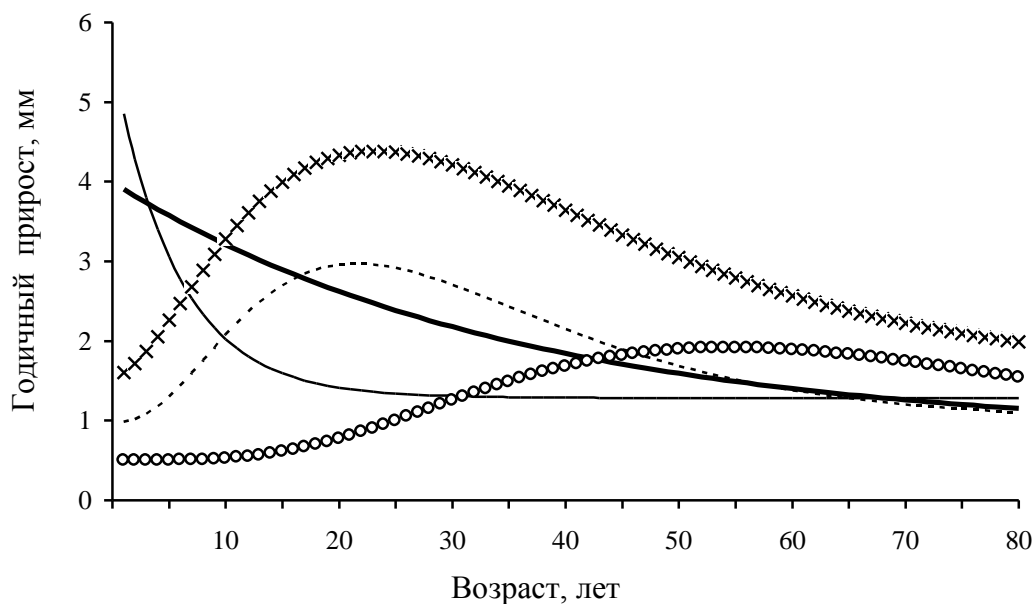


Рис. 2.13. Разнообразие форм кривых возрастного тренда динамики ширины годичного кольца деревьев в сосняках Республики Марий Эл.

Анализ собственного материала и литературных данных показал, что форма кривых возрастного тренда связана, в первую очередь, с производительностью древостоев - чем выше класс бонитета и экспрессивнее ход роста, тем раньше, как правило, наступает кульминация и стабилизация текущего годичного прироста у всех структурных элементов ствола (рис. 2.14). Так, к примеру, в сосняках Ib класса бонитета кульминация текущего годичного прироста по высоте наступает, согласно данным ТХР ВНИИЛМ, в возрасте 10 лет, а в сосняках Vb класса - в возрасте 33 года. Кульминация величины текущего годичного прироста по диаметру, а особенно по площади поперечного сечения ствола, наступает значительно позднее. С производительностью древостоев связан и возраст достижения деревьями половины своих предельных размеров по тому или иному таксационному параметру. Эти зависимости описывают следующие математические модели:

- зависимость времени наступления кульминации текущего годичного прироста от класса бонитета (Б) по шкале ВНИИЛМ или предельной высоты древостоя ($H_{пред.}$):

$$\begin{aligned}
 T_{max\ zh} &= 161,5 \cdot [1 - \exp(-0,10 \cdot Б)]^{4,179} + 9,5; \\
 T_{max\ zh} &= 25,93 \cdot \exp[-27,97 \cdot (H_{пред.} / 100)^{2,201}] + 9,39; \\
 T_{max\ zd} &= 68,75 \cdot [1 - \exp(-0,126 \cdot Б)]^{1,333} + 18,53; \\
 T_{max\ zd} &= 63,8 \cdot \exp[-5,569 \cdot (H_{пред.} / 100)^{2,272}]; \\
 T_{max\ zg} &= 57,7 \cdot Б^{0,301}; \\
 T_{max\ zg} &= 118,3 \cdot \exp[-2,372 \cdot (H_{пред.} / 100)^{1,905}];
 \end{aligned}$$

- зависимость времени достижения деревьями половины своих предельных размеров от класса бонитета или предельной высоты древостоя:

$$T_{H/2} = 29,9 \cdot [1 - \exp(-0,325 \cdot B)]^{7,003} + 39,7;$$

$$T_{H/2} = 24,38 \cdot \exp[-31,62 \cdot (H_{пред} / 100)^{2,825}] + 38,25;$$

$$T_{D/2} = 135,2 \cdot [1 - \exp(-0,0193 \cdot B)]^{0,553} + 51,0;$$

$$T_{D/2} = 103,4 \cdot \exp[-1,891 \cdot (H_{пред} / 100)^{2,027}];$$

$$T_{G/2} = 99,0 \cdot B^{0,175};$$

$$T_{G/2} = 151,1 \cdot \exp[-1,304 \cdot (H_{пред} / 100)^{1,818}];$$

В реальных древостоях эти сроки, однако, значительно сдвигаются в ту или иную сторону под влиянием различных факторов. Большое влияние оказывают, прежде всего, текущие погодные условия - из-за них кульминация прироста в худших лесорастительных условиях может наступать в ряде случаев раньше, чем в лучших, и, наоборот. Отмечено, что в разновозрастных древостоях кульминация наступает намного позднее, чем в одновозрастных (Верхунов, 1979). Это связано с длительным угнетением подроста материнским древостоем, после распада которого условия роста молодого поколения леса значительно улучшаются.

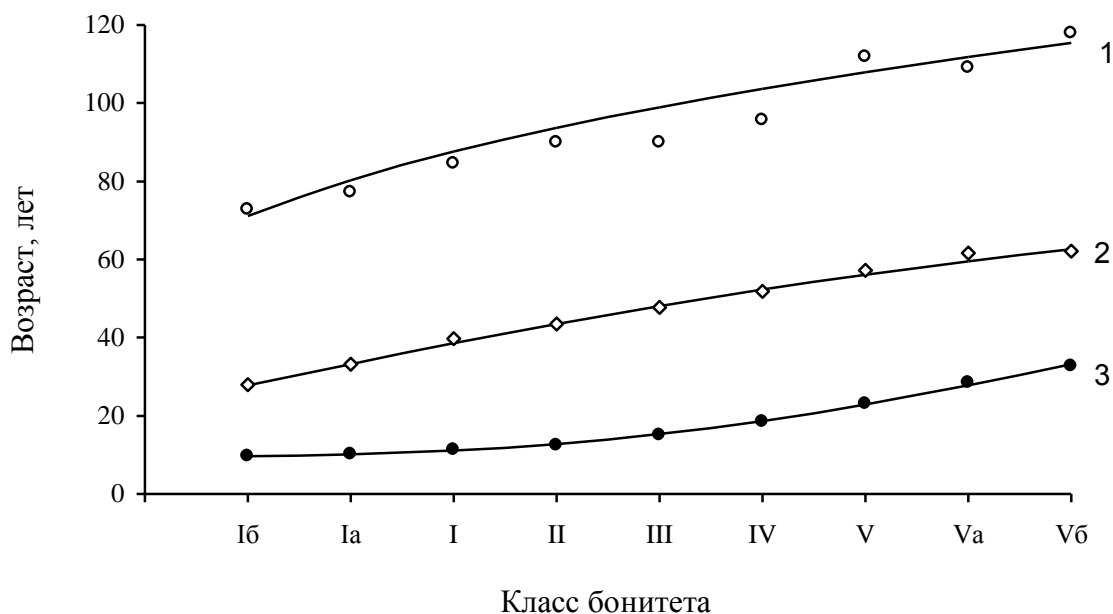


Рис. 2.14. Возраст древостоев сосны различных классов бонитета в момент наступления кульминации текущего годичного прироста по данным ТХР ВНИИЛМ (1 - прирост по площади сечения ствола среднего дерева, 2 - прирост по диаметру, 3 - прирост по высоте).

В одновозрастных древостоях определенное влияние на значения параметров и характерных точек функции возрастного тренда хода роста оказывает их густота. Исследования показали, что в густых культурах кульминация текущего годичного прироста деревьев наступает раньше, чем в редких (табл. 2.15).

Наиболее сильно влияние густоты отражается на возрастном тренде величины слоя ранней древесины - чем ниже исходная густота древостоев и лучше условия произрастания, тем экспрессивнее ход роста деревьев и выше уровень стабилизации величины текущего годичного прироста (рис. 2.15). На абсциссу точки перегиба кривой динамики величины верхушечного побега и слоя поздней древесины густота древостоя влияет незначительно. В типе лесорастительных условий С₂, как свидетельствуют приведенные данные, кульминация роста в высоту наступает при густоте посадки 3,7 тыс. экз./га в возрасте 17 лет, а при густоте 50 тыс. экз./га - в 14 лет. В сухом бору кульминация в культурах этого же года создания наступает в более поздние сроки, однако это не отражается на величине разницы между крайними вариантами густоты, составляющей всего три года. Подобная картина наблюдается, как показывает анализ литературы (Кондратьев, 1959; Нестеров, 1961; Итоги ..., 1964; Сухов, 1993), и на опытных объектах, созданных исследователями в иных условиях. Так, в культурах сосны на суглинке, созданных Н.С. Нестеровым в 1901 году в ЛОД ТСХА, кульминация текущего годичного прироста в высоту, согласно проведенных нами расчетов, наступила при густоте посадки 2640 экз./га в возрасте 20 лет, а при густоте 22,8 тыс. экз./га – в возрасте 19 лет. В опыте В.И. Рубцова, поставленного в учебно-опытном лесхозе ВЛТИ в условиях свежего бора, кульминация наступила при густоте посадки 5 тыс. экз./га в возрасте 14 лет, а при густоте 40 тыс. экз./га – в 12 лет.

Таблица 2.15

Влияние условий произрастания и густоты культур на время достижения древостоями сосны кульминации текущего годичного прироста у разных структурных элементов ствола

Исходная густота древостоя, тыс. экз./га	Возраст наступления кульминации текущего годичного прироста у разных структурных элементов ствола деревьев, лет			
	Верхушечный побег	Годичный слой древесины	Слой ранней древесины	Слой поздней древесины
Тип лесорастительных условий А ₁ , кв. 20 Силикатного лесничества				
0,5	23,4	11,8	11,8	10,0
1,0	22,7	9,8	8,3	10,0
2,9	21,7	8,9	7,4	10,0
4,9	22,6	8,8	7,2	10,0
11,0	19,7	4,5	3,2	10,0
Тип лесорастительных условий С ₂ , кв. 7 Городского лесничества				
3,7	16,6	6,7	6,3	7,8
15,6	15,2	5,5	5,3	6,4
50,0	14,3	4,9	4,0	7,4

Исследования показали, что исходная густота древостоев оказывает значительное влияние на общие размеры деревьев в *i*-тый момент времени – чем выше густота, тем меньше средний размер деревьев и ниже класс бонитета древо-

стоя. Излишняя густота, по данным многих исследователей (Тимофеев, 1959; Кондратьев, 1959; Разин, 1979; Шинкаренко, Дзедзюля, 1983; Белов, 1983; Маслаков, 1984), вызывает общее ослабление роста всех деревьев и снижение производительности древостоев. Хорошей иллюстрацией этого являются данные Л.С. Пшеничниковой (1989), приведенные на рис. 2.16, а также В.И. Рубцова, В.В. Рубцова (1975) и И.В. Сухова (1993). Последние, как показали расчеты, могут быть описаны следующими математическими моделями:

$$H_{cp.} = 0,854 \cdot A^{0,883} \cdot (N + 1)^{-0,153}; R^2 = 0,990;$$

$$D_{cp.} = 3,29 \cdot A^{0,569} \cdot (N + 1)^{-0,385}; R^2 = 0,979.$$

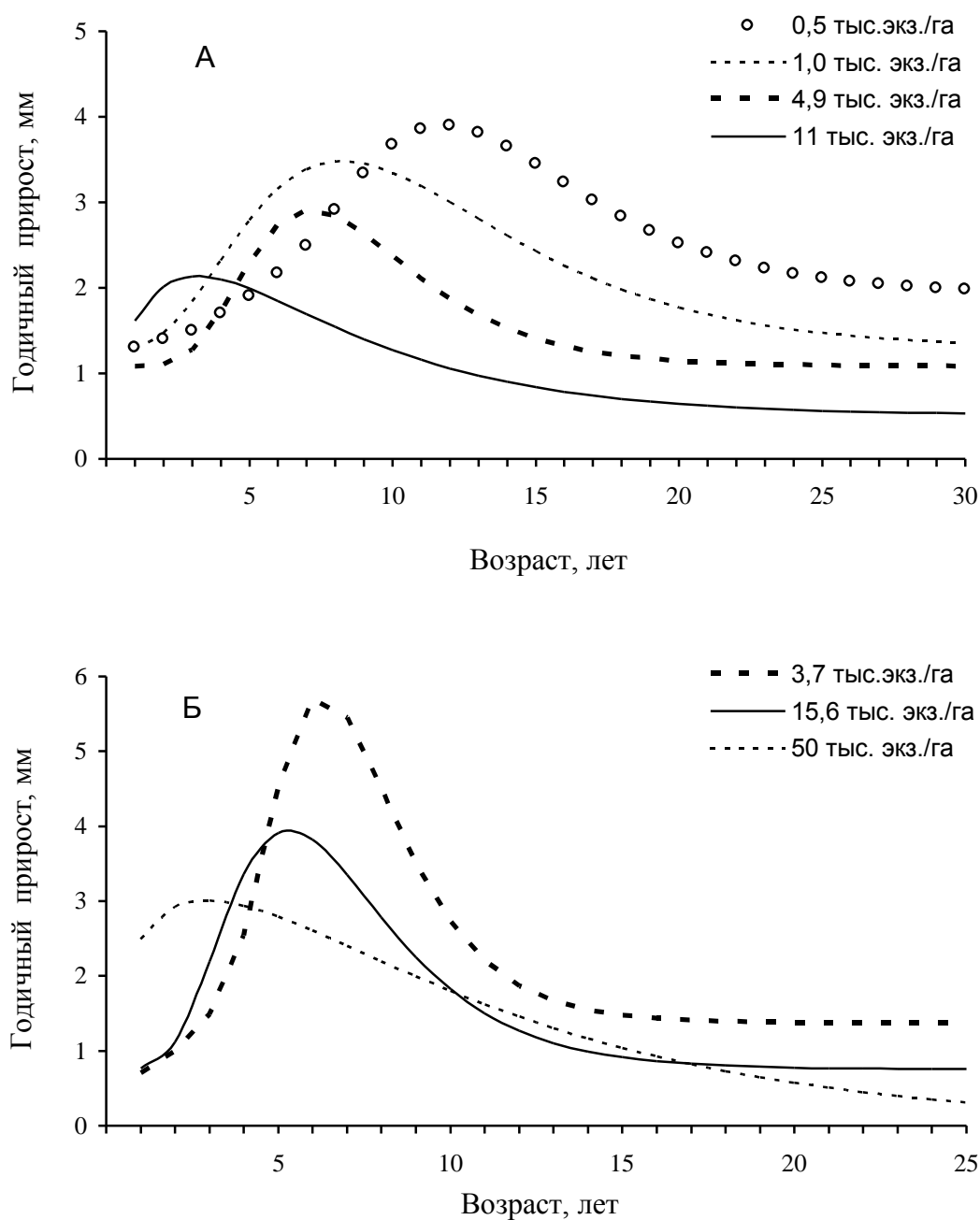


Рис. 2.15. Возрастной тренд динамики ширины слоя ранней древесины в культуре сосны разной исходной густоты (А - ТЛУ А₁, Б - ТЛУ С₂).

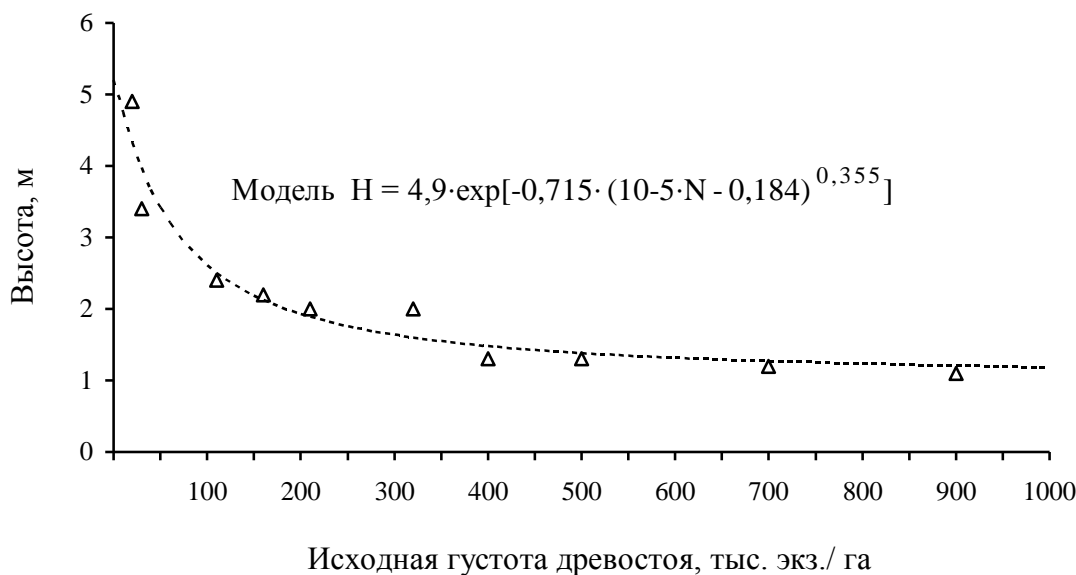


Рис. 2.16. Влияние густоты древостоев сосны на высоту среднего дерева (исходные данные Л.С. Пшеничниковой (1989) по 34-летнему сосняку естественного происхождения в Забайкалье).

До настоящего времени, как это ни странно, не получено математической модели, описывающей возрастную динамику таксационных и биометрических показателей даже одновозрастных древостоев различной исходной густоты (Корзухин, Тер-Микаэлян, 1986). Нам удалось более или менее успешно справиться с этой задачей (Демаков, 1999). Расчеты, проведенные по материалам 43 пробных площадей, показали, что изменения значений таксационных параметров древостоя в зависимости от исходной густоты культур сосны и их собственного возраста для условий сухих и свежих боров Республики Марий Эл описывают следующие множественно-мультипликативные нелинейные уравнения регрессии:

$$H_{cp.} = K \cdot [1 - \exp(-0,03411 \cdot A)]^{1,865} \cdot \exp(-62,1 \cdot 10^{-5} \cdot N^{1,302}),$$

$$K = 25,3 \text{ для сухих боров и } K = 27,5 \text{ для свежих боров; } R^2 = 0,961;$$

$$D_{cp.} = 0,797 \cdot A^{0,902} \cdot (N + 1)^{-0,292}; R^2 = 0,939;$$

$$D_{cp.} = 2,219 \cdot H^{0,940} \cdot (N + 1)^{-0,335}; R^2 = 0,952;$$

$$D_{max.} = 1,385 \cdot A^{0,846} \cdot (N + 1)^{-0,168}; R^2 = 0,947;$$

$$D_{max.} = 2,06 \cdot A^{0,601} \cdot (N + 1)^{-0,173} \cdot (H - 1,3)^{0,217}; R^2 = 0,954;$$

$$\sigma_D = 0,644 \cdot D^{0,645}; R^2 = 0,799;$$

$$\sigma_D = 0,612 \cdot D^{0,683} \cdot L^{-0,082}; R^2 = 0,819;$$

$$\sigma_D = 0,449 \cdot D^{0,512} \cdot A^{0,208}; R^2 = 0,830;$$

$$S_{кр.} = 0,108 \cdot D_{ств.}^{1,838}; R^2 = 0,970 \text{ (от густоты и возраста не зависит);}$$

$$Z_{кр.} = 2,002 \cdot A^{[0,233 \cdot \exp(-0,308 \cdot N) + 0,479]}; R^2 = 0,923;$$

$$Z_{кр.} = 0,336 \cdot A^{[0,394 \cdot \exp(-0,314 \cdot N) + 1,034]} \cdot \exp(-2,027 \cdot H/A) + 4,5 \cdot [1 - \exp(-2,916 \cdot A)];$$

$$Z_{кр.} = 19,36 \cdot A \cdot (H_{cp}/D_{cp})^{-0,8053}; R^2 = 0,889;$$

$$l_{нозд.} = 1,2 \cdot \exp(-0,969 \cdot N^{0,631}) + 0,5; R^2 = 0,963 \text{ (от возраста не зависит);}$$

где A - возраст культур, считая от года их закладки, лет; H_{cp} - средняя высота древостоя, м; D_{cp} - средний диаметр древостоя, см; N - исходная густота, тыс. экз./га; L - среднее расстояние между деревьями ($L=10/N$)^{0,5}, м; D_{max} , D_{min} - максимальный и минимальный диаметры деревьев в древостое, см; σ_D - стандартное отклонение значений диаметра деревьев в древостое, см; $S_{кр.}$ - площадь проекции кроны дерева, м²; $D_{ств.}$ - диаметр ствола дерева, см; $Z_{кр.}$ - число мутовок с живыми ветвями в кроне среднего дерева, шт; $l_{нозд.}$ - ширина слоя поздней древесины, мм; R^2 - коэффициент детерминации уравнения.

Установлено, что совокупности деревьев разных классов развития, несмотря на значительную внутриклассовую изменчивость параметров функций тренда (табл. 2.16), существенно отличаются друг от друга по степени экспрессивности возрастных изменений, а особенно по уровню стабилизации величины структурных элементов годичного кольца (рис. 2.17). Кульминация же прироста наступает у них в пределах одного варианта опыта в среднем практически одновременно.

Таблица 2.16

Показатели изменчивости параметров функции возрастного тренда роста в высоту господствующих деревьев в культурах сосны

Параметр тренда*	Значение статистик параметра**					
	M_x	min	max	S_x	m_x	C_x , %
ТЛУ А ₂ , возраст 25 лет, исходная густота культур 20,4 тыс. экз./га						
$T_{кп}$, год	14,3	12	19	1,7	0,34	11,9
zh _{кп} , см	45,5	38	58	4,7	0,98	10,4
$H_{кп}$, см	384	287	556	73	15,0	19,0
ТЛУ В ₂ , возраст 40 лет, исходная густота культур 7,9 тыс. экз./га						
$T_{кп}$, год	23,0	17	34	5,0	1,25	21,6
zh _{кп} , см	60,2	52	66	4,8	1,23	7,9
$H_{кп}$, см	884	698	1182	151	39,0	16,9

* $T_{кп}$ - возраст в момент кульминации текущего прироста; zh_{кп} - расчетная величина верхушечного побега в момент кульминации текущего прироста; $H_{кп}$ - расчетная высота дерева в этот же момент;

** M_x - среднее арифметическое; min, max - минимальное и максимальное значения в выборке; S_x - стандартное отклонение; m_x - ошибка среднего арифметического; C_x - коэффициент вариации.

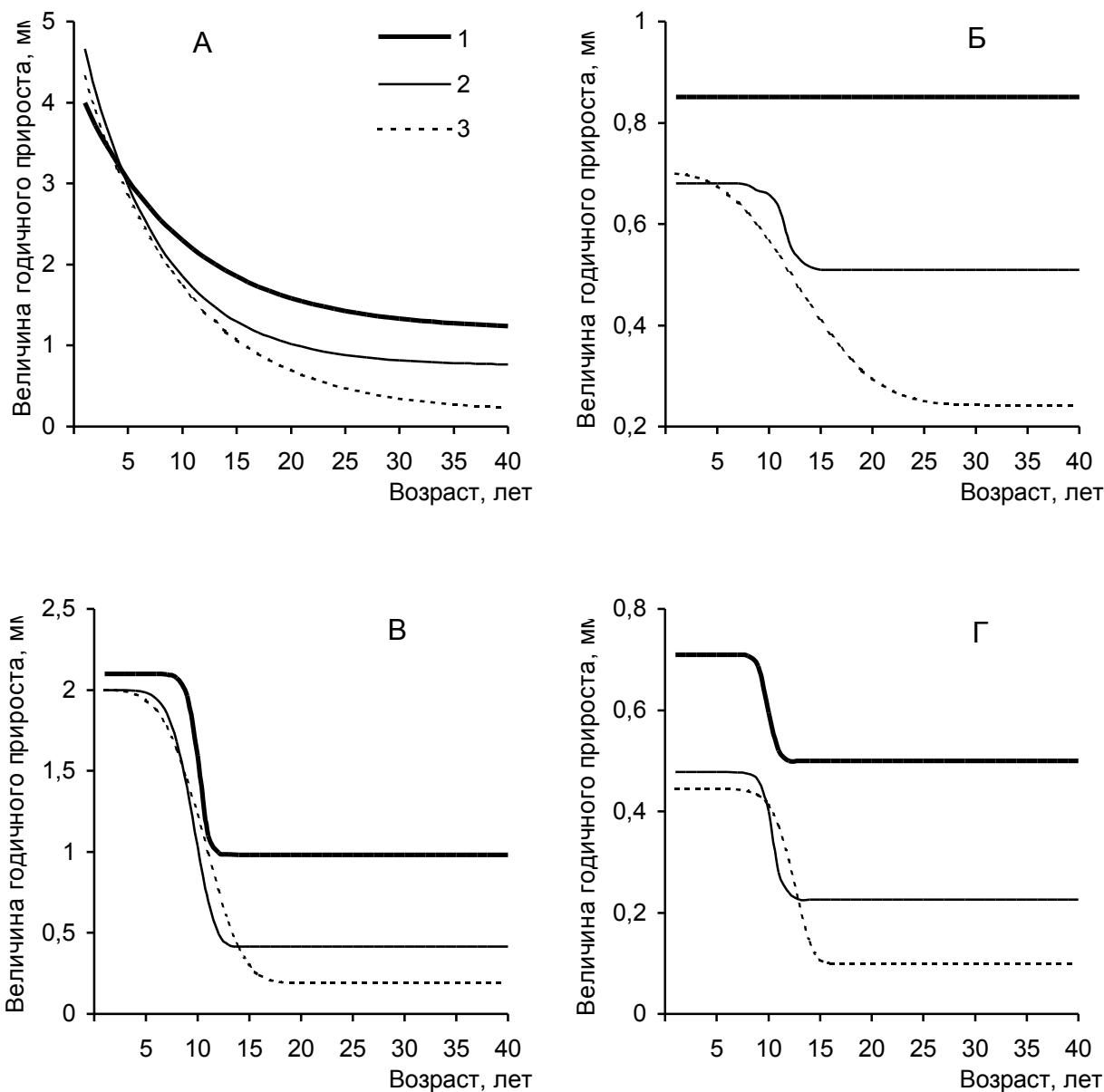


Рис. 2.17 Возрастной тренд динамики величины элементов макроструктуры годичного кольца у деревьев разных классов развития в культурах сосны (А - слой ранней древесины в ТЛУ В₂; Б - слой поздней древесины в ТЛУ В₂; В - слой ранней древесины в ТЛУ А₂; Г - слой поздней древесины в ТЛУ А₂; 1 - деревья I-II классов развития; 2 - деревья III класса развития; 3 - деревья IV класса развития).

Приведенные данные подтверждают вывод Е.Л. Маслакова (1984) о том, что дифференциация деревьев по величине прироста начинается в очень раннем возрасте (12-15 лет). Происходит она порой довольно резко в течение одного-двух лет путем скачкообразного перехода с одного режима роста на другой, что характерно для критических уровней развития экосистем (Жирмунский, Кузьмин, 1990). Наиболее жизнеспособные деревья отличаются от других большими величинами слоя поздней древесины и уровня стабилизации текущего годичного прироста, характеризуемой константой m математической модели ро-

ста. По этим критериям, которые отражают степень конкурентоспособности дерева (образно говоря, его «ширококостность»), в древостоях старше 15 лет возможно проводить как отбор перспективных особей, так и оценку состояния их жизнеспособности (табл. 2.17). Отмечено, что угнетенные деревья продолжают расти в высоту до последнего года жизни, расходуя запас наличных питательных веществ и энергии в основном на образование ассимиляционного аппарата. Образование же у них структурных элементов годичного кольца прекращается в случае сильного конкурентного угнетения уже за 5-7 лет до окончательной гибели. Иммобилизация жизненных сил организма на рост в высоту за счет ослабления роста в толщину является, по мнению Е.Л. Маслакова (1984), адаптивной реакцией на усиление конкурентных отношений в дендроценозе и недостаток света, свойственной всем древесным растениям.

Таблица 2.17

Шкала оценки успешности роста деревьев в толщину в сосняках брусничной группы типов леса по значениям параметров функции $Y = K \cdot \exp[-a \cdot (t - t_{кп})] + m$ возрастного тренда макроэлементов структуры годичного кольца

Балл успешности роста*	Значение константы падения роста, $a \cdot 10^{-2}$	Значение константы m уровня стабилизации прироста разных элементов макроструктуры годичного кольца, мм		
		годовой слой древесины	слой ранней древесины	слой поздней древесины
1	более 14,2	менее 0,40	менее 0,25	менее 0,15
2	9,22 ... 14,2	0,40 ... 0,79	0,25 ... 0,49	0,15 ... 0,29
3	5,97 ... 9,21	0,80 ... 1,19	0,50 ... 0,74	0,30 ... 0,44
4	3,86 ... 5,96	1,20 ... 1,60	0,75 ... 1,00	0,45 ... 0,60
5	менее 3,86	более 1,60	более 1,00	более 0,60

* 1 - рост очень плохой, действие подавляющих факторов очень высокое; 2 - рост плохой, угнетение высокое; 3 - рост удовлетворительный, угнетение среднее; 4 - рост хороший, угнетение слабое; 5 - рост очень хороший, угнетение практически отсутствует.

Величина текущего годичного прироста дерева, выраженная в абсолютных единицах измерения (в м, см, мм), не отражает в полной мере состояния его жизнеспособности (жизнестойкости, устойчивости), поскольку зависит не только от комплекса условий среды обитания, но и собственного размера особи, достигнутого ею в i -тый момент времени. Рост деревьев – это высоко детерминированный процесс, протекающий на основе сформулированного Е.Л. Маслаковым (1984) **закона рангового роста**, согласно которому прирост дерева пропорционален его размеру, т.е. является функцией его рангового положения в древостое. Для сравнительной оценки роста и жизнеспособности организмов разных видов и размеров, обитающих в различных биотопах, а также роста разных органов или элементов структуры организма величину текущего прироста, как показано исследователями (Шмальгаузен, 1935, 1984; Карманова, 1976), целесообразно выражать в относительных единицах измерения – в % или

долях от достигнутого размера. В лесной таксации (Анучин, 1982) используют обычно соотношение не между величиной текущего прироста и размером дерева в i -тый момент времени, а между величинами текущего и среднего приростов по высоте, диаметру, площади сечения ствола и его объему, которое П.В. Воропановым (1956, 1961, 1973) было названо *жизненным потенциалом* дерева (древостоя). При этом наиболее простым и удобным в измерении, что немаловажно для практического использования, является отношение текущего и среднего прироста дерева по диаметру и площади сечения ствола на высоте 1,3 м. Расчеты, проведенные по данным ТХР ВНИИЛМ для сосняков (Лесотаксационный справочник, 1980), показали, что кривые временной динамики соотношения $100 \cdot zD / \Delta D_i$ в «идеальных» древостоях имеют асимметрично-куполообразную форму (рис. 2.18). Для их аппроксимации наилучшим образом подходит функция оптимума, параметры которой представлены в табл. 2.18. Кривые динамики отношения текущего годовичного прироста ствола деревьев в толщину к среднему периодическому в реальных древостоях, как показали исследования, значительно отличаются от идеала. Они часто волнообразны, имеют слабо выраженный или полностью отсутствующий возрастной тренд (рис. 2.19, 2.20).

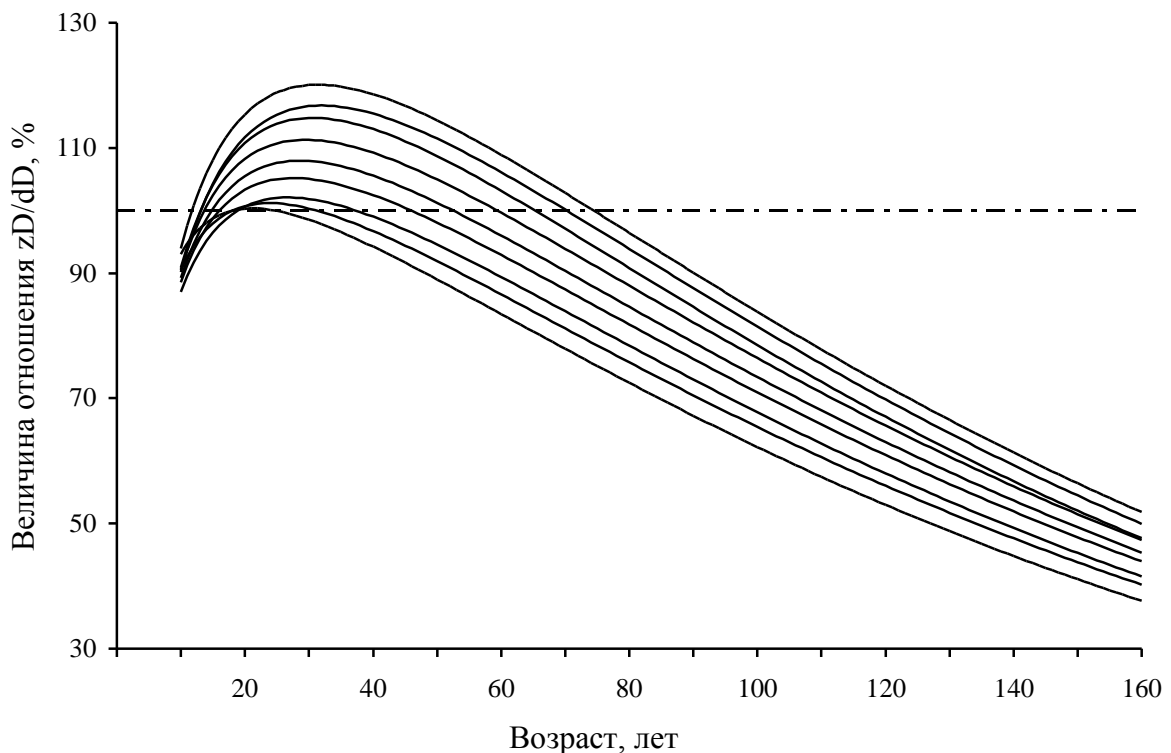


Рис. 2.18. Кривые динамики величины отношения $100 \cdot zD / \Delta D$ в «идеальных» сосновых древостоях различных классов бонитета (исходные данные для расчетов: Лесотаксационный справочник, 1980; ТХР ВНИИЛМ; классы бонитетов от Ib до Vb идут снизу вверх).

Таблица 2.18

Значения параметров функции возрастной динамики величины отношения $100 \cdot zD/\Delta D_i$ в «идеальных» сосновых древостоях различных классов бонитета (исходные данные для расчетов: Лесотаксационный справочник, 1980; ТХР ВНИИЛМ)

Класс бонитета	Значение параметров функции $Y=K \cdot \{1-\exp[-a \cdot (A-c)]\}^b \cdot \exp[-a \cdot (A-c)]$			
	K	$a \cdot 10^{-3}$	b	c
Iб	159,1	8,96	0,158	4,76
Iа	166,7	8,82	0,178	5,28
I	179,1	9,04	0,213	5,44
II	186,2	8,92	0,218	5,53
III	195,2	9,01	0,232	5,52
IV	205,3	9,04	0,243	5,53
V	221,2	9,45	0,271	5,36
Vа	229,8	9,37	0,284	5,38
Vб	231,8	9,20	0,271	5,47

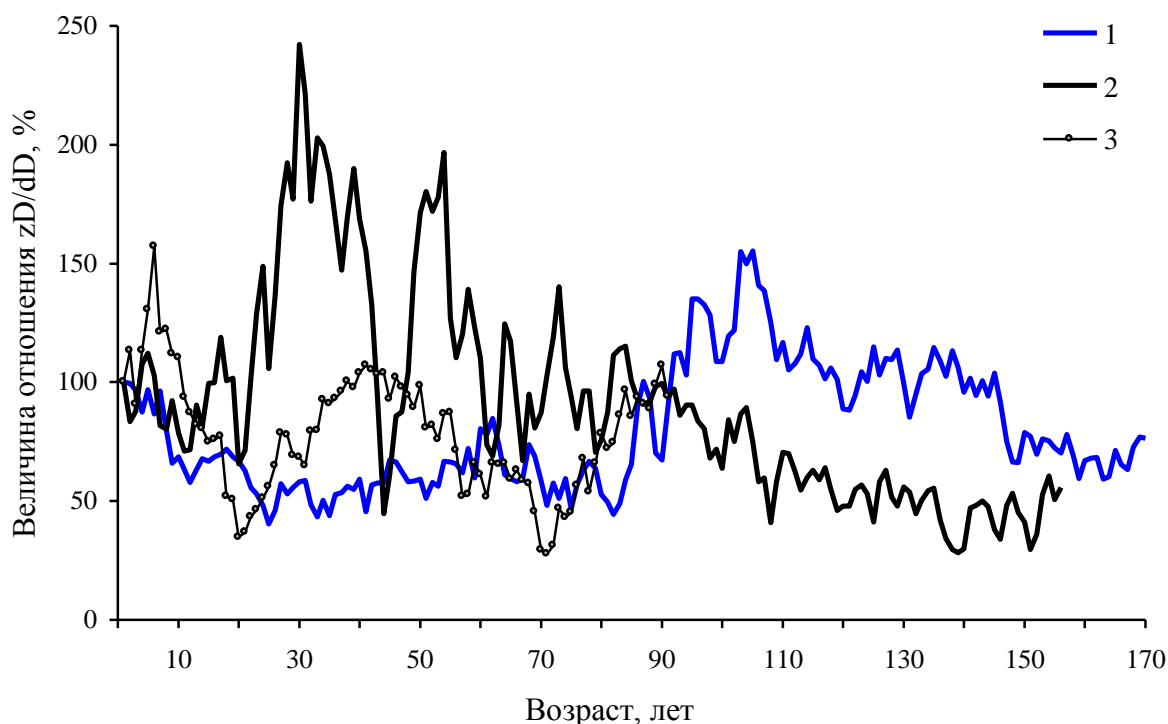


Рис. 2.19. Варианты кривых динамики величины отношения текущего годового радиального прироста к среднему периодическому в сосняках Марий Эл (1 – сосняк сфагновый, 2 – сосняк брусничниковый естественного происхождения, 3 – куль туры в ТЛЮ А₂).

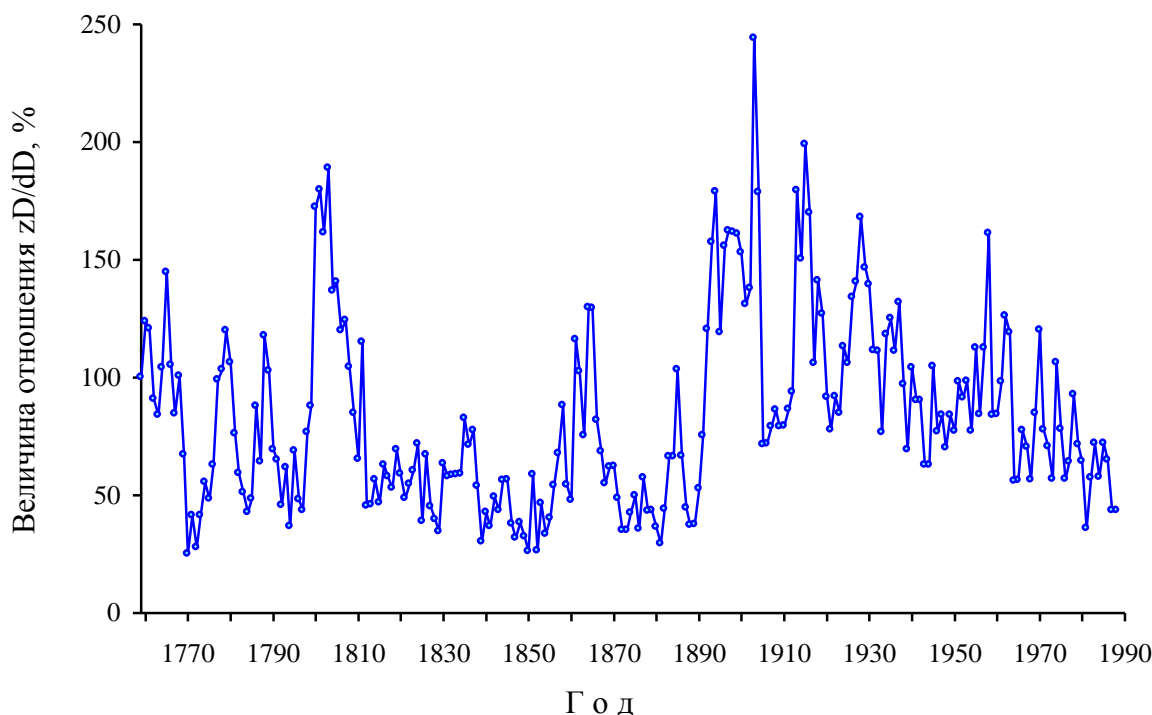


Рис. 2.20. Динамика величины жизненного потенциала у модельного дерева М-4 в сосняке сфагновом (кв. 39 Старожильского лесничества)

Установлено, что величина отношения $100 \cdot zD/\Delta D_i$ как отдельных деревьев, так и их совокупностей очень изменчива (рис. 2.21, 2.22, табл. 2.19). Это является свидетельством их большой адаптационной гибкости, позволяющей им даже в зрелом возрасте полностью или частично восстанавливать свою жизнеспособность после значительных и продолжительных депрессий, во время которых величина отношения $100 \cdot zD/\Delta D_i$ опускается иногда до 6-10%. Данное свойство деревьев и древостоев необходимо принимать во внимание при назначении лесоводственно-оздоровительных мероприятий. Установлено также, что деревья разных классов роста уже в раннем возрасте различаются по величине $100 \cdot zD/\Delta D_i$ (рис. 2.23). По мере увеличения возраста деревьев степень различия, в соответствии с законом рангового роста (Маслаков, 1984), становится все более значительной.

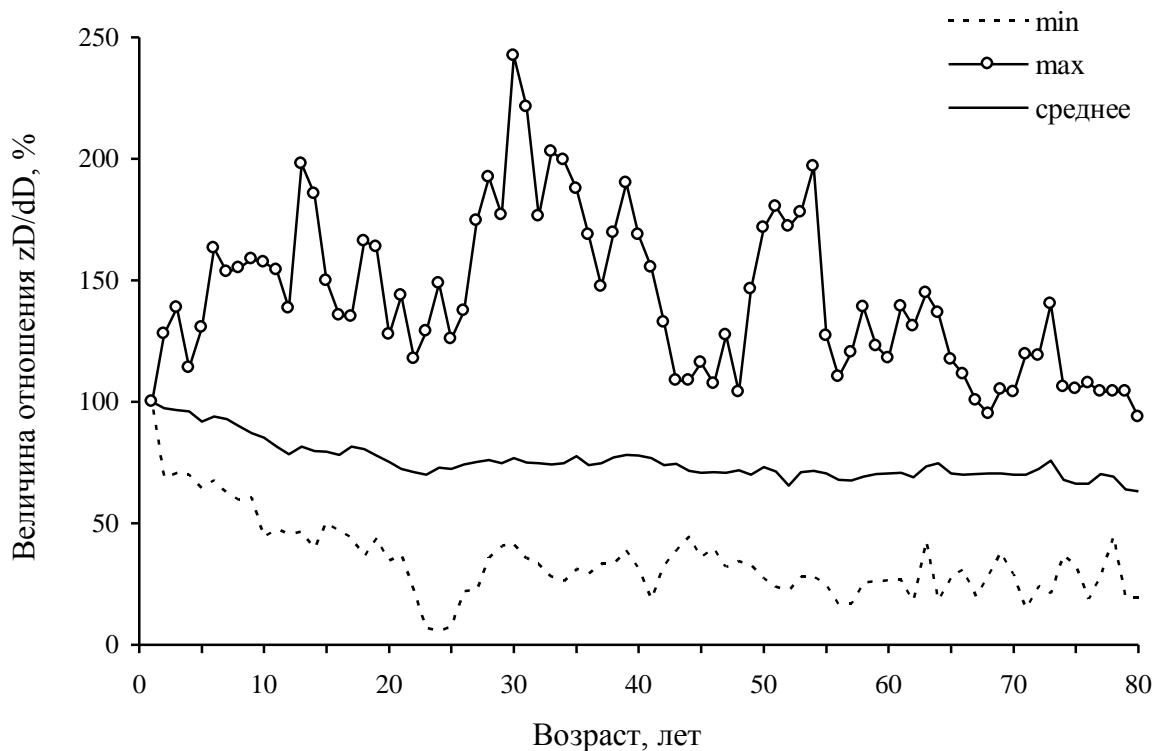


Рис. 2. 21. Динамика величины отношения текущего годового радиального прироста к среднему периодическому в сосняках Республики Марий Эл (по данным 29 пробных площадей).

Таблица 2.19

Показатели временной изменчивости величины $100 \cdot zD/\Delta D_i$ у деревьев в 230-летнем сосняке сфагновом (кв. 39 Старожильского лесничества)

Номер дерева	Диаметр в 1988 г., см	Значение параметров изменчивости				
		M_x	S_x	Min	Max	Размах
1	33,0	80,3	39,3	21,5	224,1	202,6
2	29,0	67,6	43,1	16,4	360,1	343,6
3	29,4	107,1	64,3	24,2	330,1	305,9
4	33,0	83,3	39,8	25,1	244,1	219,0
5	30,8	62,8	47,3	5,8	205,0	199,2
6	26,4	67,5	43,9	10,0	249,7	239,7
7	26,6	71,9	47,9	10,5	286,4	275,9
8	22,2	62,7	33,5	15,0	219,0	204,0
9	21,0	79,4	43,3	22,5	282,8	260,3
10	20,0	75,0	41,6	16,5	300,9	284,4
11	20,8	114,3	70,0	23,6	452,5	428,9
12	24,0	76,7	49,4	12,0	280,5	268,5

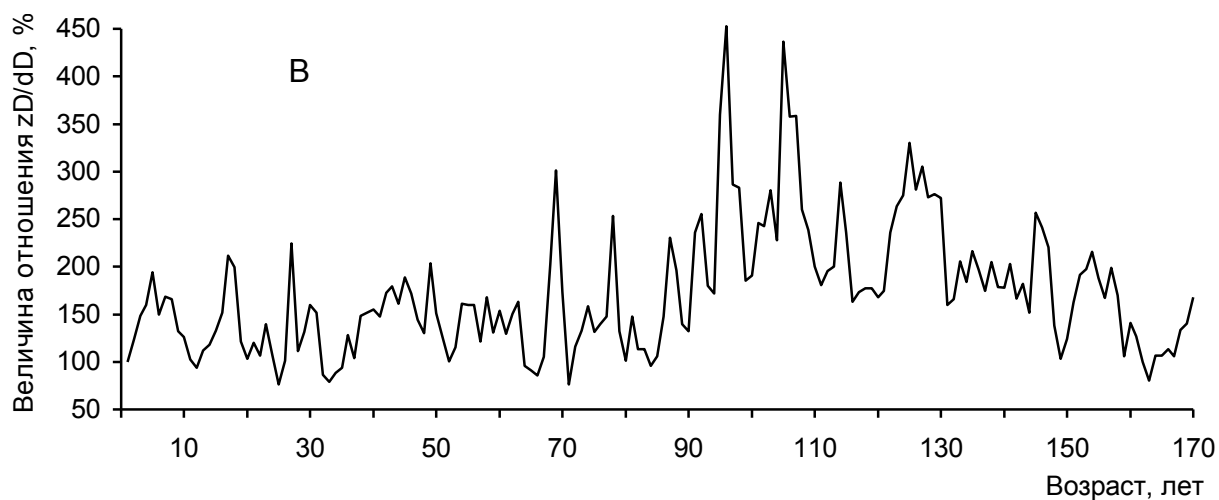
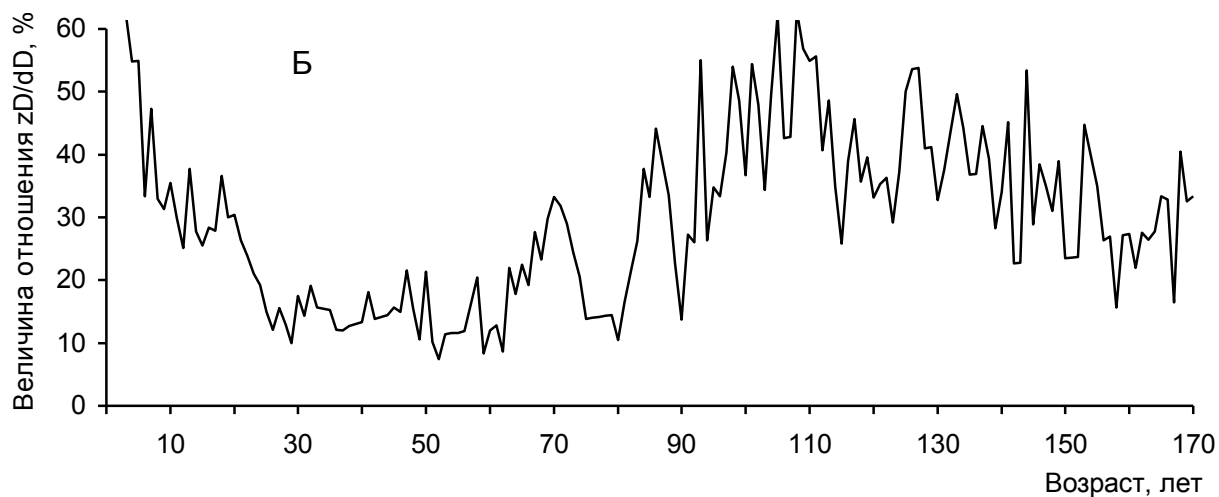
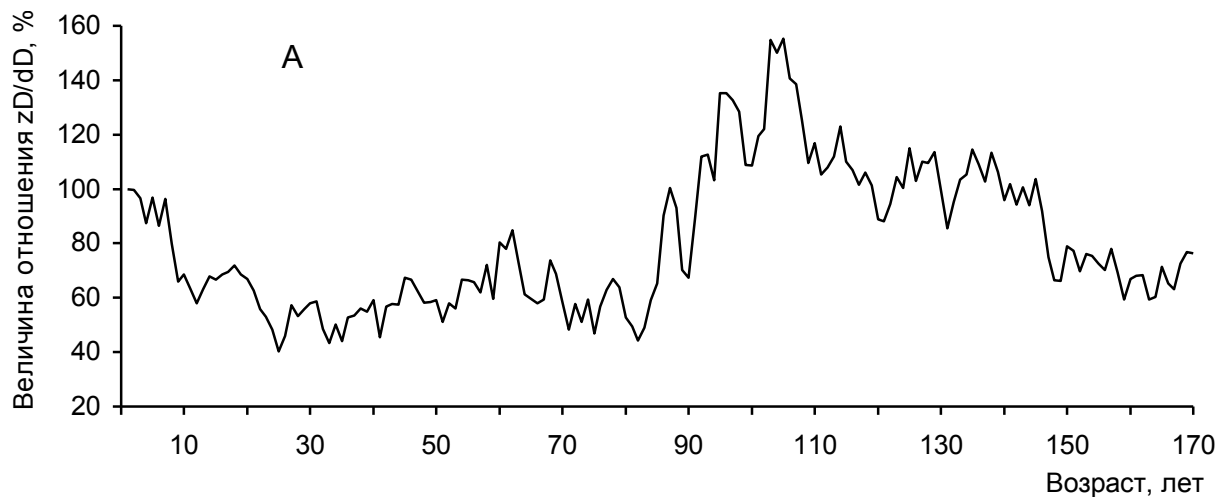


Рис. 2.22. Динамика величины отношения текущего годовичного радиального прироста к среднему периодическому у господствующих деревьев в сосняке сфагновом (А – среднее по 12 моделям; Б и В – соответственно минимальные и максимальные значения в выборке).

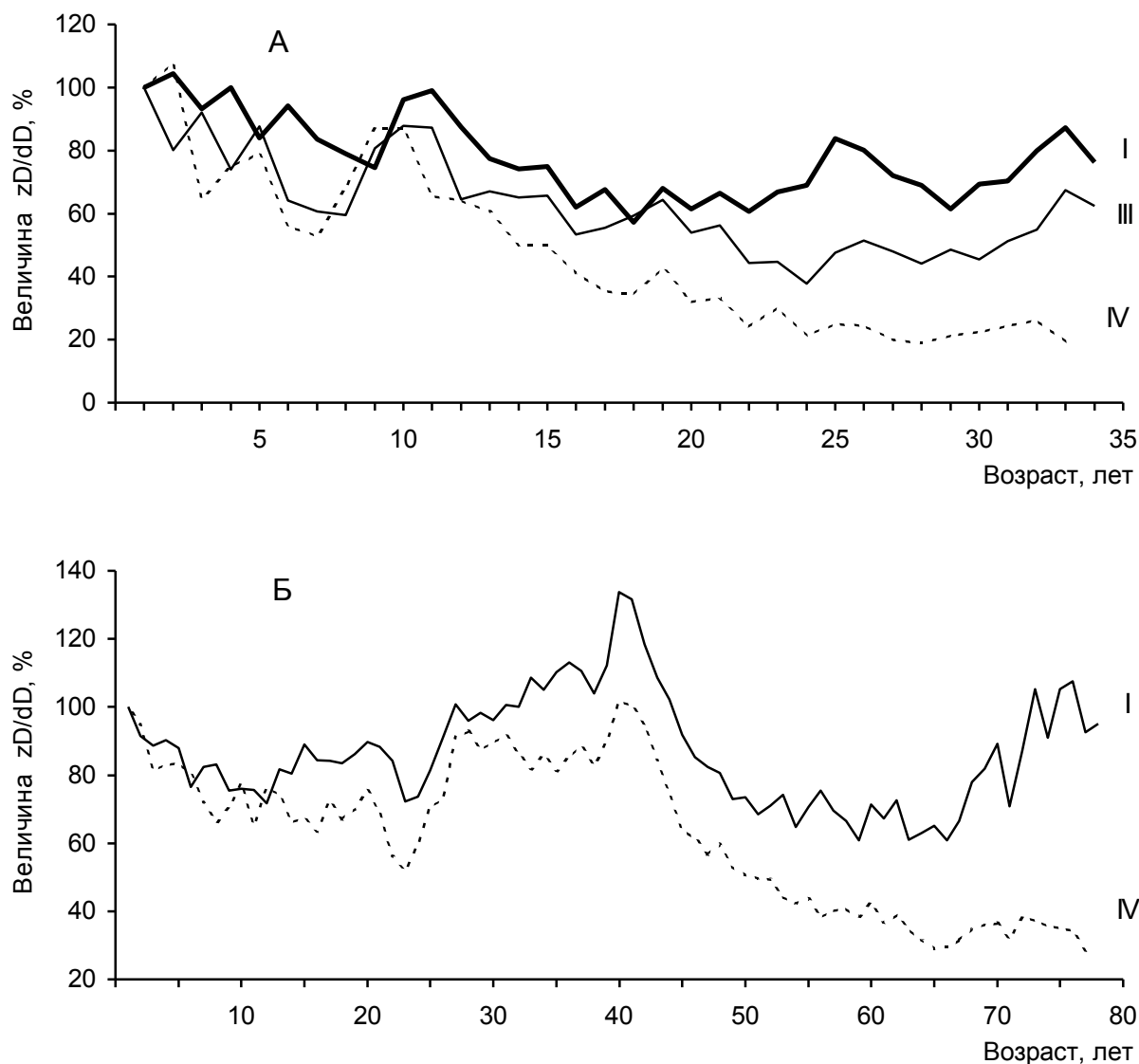


Рис. 2. 23. Динамика отношения величины текущего годичного радиального прироста к среднему периодическому у деревьев разных классов роста в сосняках Республики Марий Эл (А - культура в ТЛУ В₂; Б - древостой естественного происхождения в ТЛУ А₂; I, III, IV - классы роста деревьев).

Зоной транзита физиологических растворов от корней к кроне у сосны обыкновенной является, как показано исследователями (Крамер, Козловский, 1963; Иванов, Дубинин, 1992), внешнее кольцо заболони, состоящее из 3-5 годичных слоев древесины. В связи с этим величина жизненного потенциала деревьев будет иметь реальный физиологический смысл в том случае, если будет выражаться через отношение среднего годичного прироста по площади сечения ствола за последнее пятилетие к среднему за весь предшествующий период их жизни. Расчеты, проведенные по ТХР ВНИИЛМ для сосняков, показали, что кривые динамики величины $100 \cdot zG_5 / \Delta G_i$ имеют ту же асимметрично-куполообразную форму (рис. 2.24), как и величины $100 \cdot zD / \Delta D_i$, а математической моделью является та же функция оптимума, параметры которой представлены в

табл. 2.20. Кривые динамики величины $100 \cdot zG_5/\Delta G_i$ в реальных древостоях во многих случаях волнообразны, но имеют меньшую амплитуду колебаний, нежели величины $100 \cdot zD/\Delta D_i$ (рис. 2.25). У господствующих деревьев величина $100 \cdot zG_5/\Delta G_i$ в сосняках брусничниковых редко опускается ниже 60%, а в сосняках сфагновых – 25%. Падение ее ниже этого уровня является свидетельством необратимого ослабления дерева и предвестником его скорой гибели (рис. 2.26).

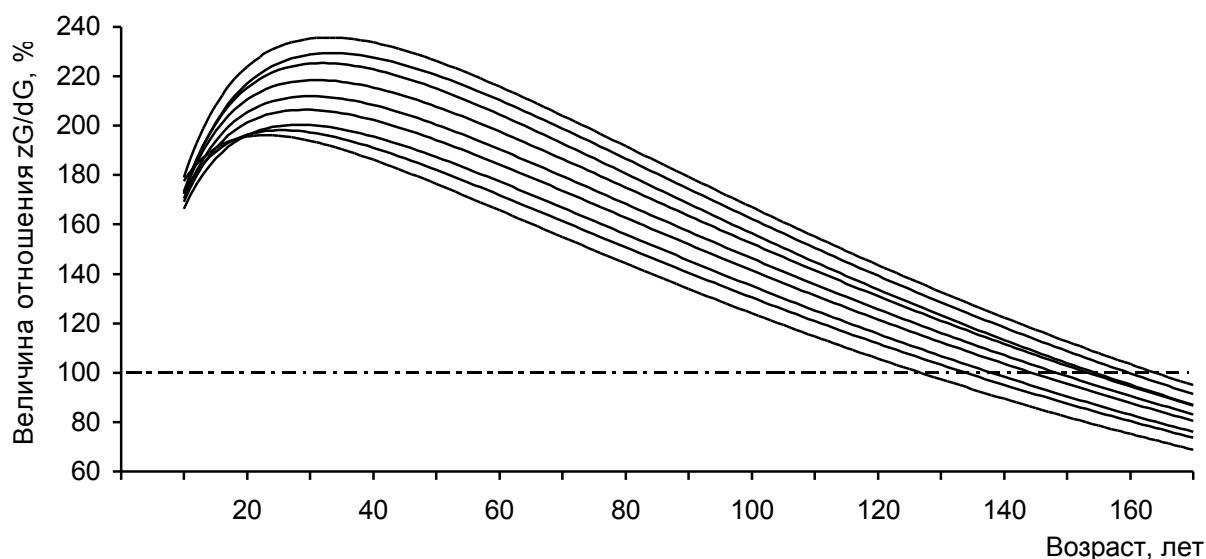


Рис. 2.24. Кривые динамики величины отношения $100 \cdot zG/\Delta G_i$ в «идеальных» сосновых древостоях различных классов бонитета (исходные данные для расчетов: Лесотаксационный справочник, 1980; ТХР ВНИИЛМ; классы бонитетов от Iб до Vб идут снизу вверх).

Таблица 2.20

Значения параметров функции возрастной динамики величины отношения $100 \cdot zG_5/\Delta G_i$ в «идеальных» сосновых древостоях различных классов бонитета (данные для расчетов: ТХР ВНИИЛМ)

Класс бонитета	Значение параметров функции $Y=K \cdot \{1-\exp[-a \cdot (A-c)]\}^b \cdot \exp[-a \cdot (A-c)]$			
	K	$a \cdot 10^{-3}$	b	c
Iб	320,5	9,01	0,174	5,13
Iа	336,5	8,88	0,194	5,46
I	361,7	9,09	0,230	5,51
II	376,0	8,97	0,235	5,58
III	395,1	9,07	0,249	5,55
IV	414,8	9,09	0,261	5,55
V	447,5	9,51	0,290	5,35
Vа	464,3	9,42	0,303	5,36
Vб	468,1	9,25	0,290	5,45

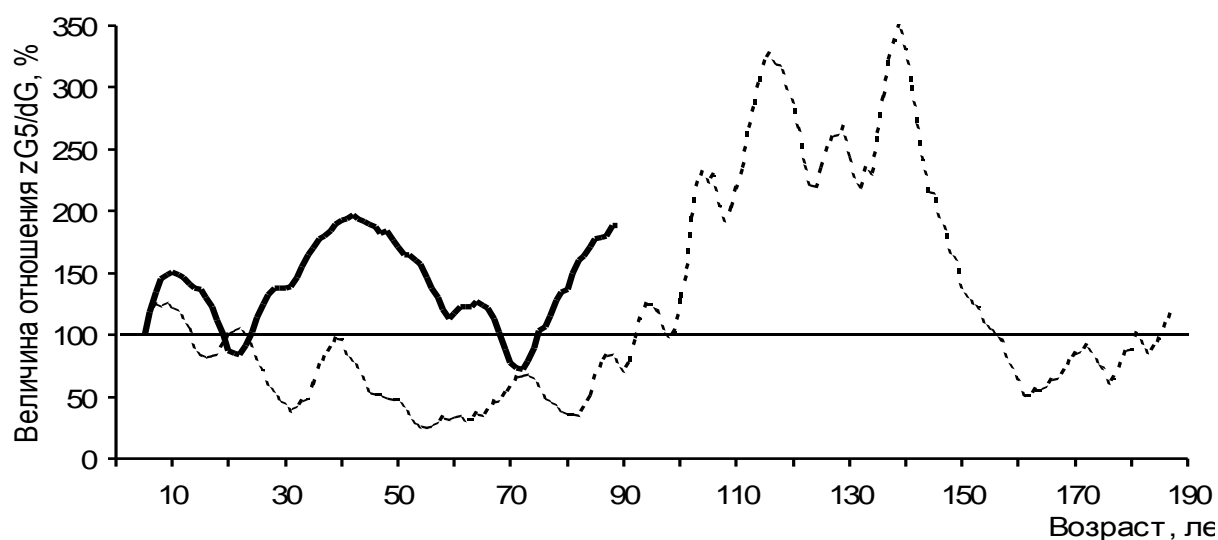


Рис. 2.25. Динамика величины жизненного потенциала у деревьев в сосняках Марий Эл (сплошная линия - культуры 1901 года в ТЛУ А₂, пунктирная линия - модельное дерево М-5 в сосняке сфагновом).

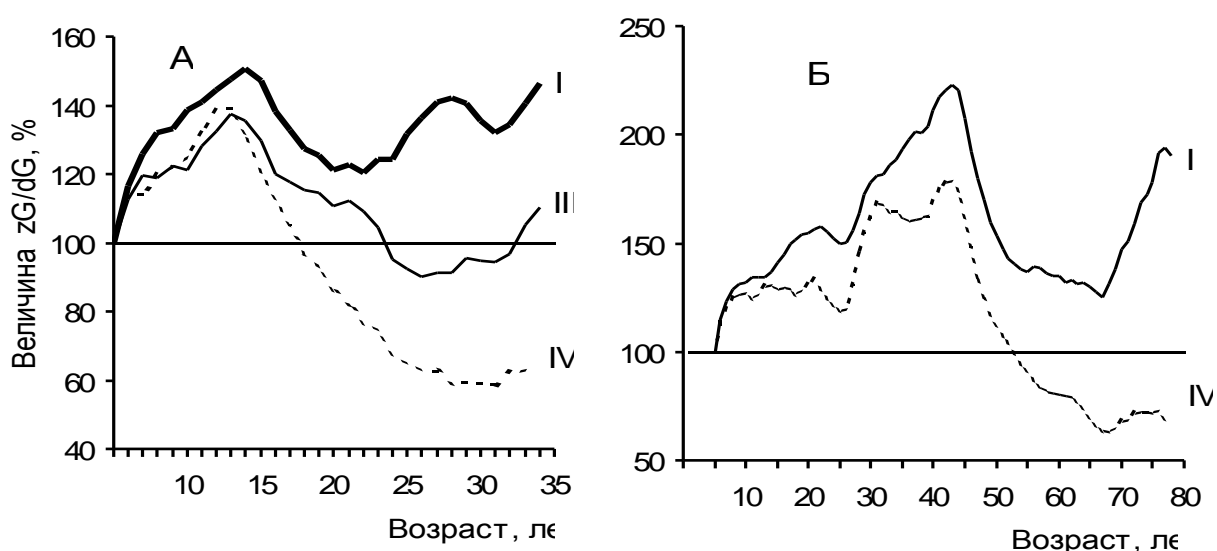


Рис. 2.26. Динамика величины отношения $100 \cdot zG_5/\Delta G_i$ у деревьев разных классов роста в сосняках Марий Эл (А – культура в ТЛУ В₂; Б – древостой естественного происхождения в ТЛУ А₂; I, III, IV – классы роста деревьев по Г. Крафту).

Использование относительных показателей позволяет проводить сравнительную оценку хода роста и динамики жизненного потенциала не только разных видов деревьев, но и разных видов структурных элементов их ствола. Исследования показали, что ряды показателей $zG/\Delta G_i$ и $zH/\Delta H_i$ не идентичны друг другу и содержат различную информацию о жизненном состоянии деревьев – величина жизненного потенциала роста деревьев сосны по площади сече-

ния ствола во многих случаях превосходит таковую по их высоте даже в загущенных насаждениях и имеет несколько иную динамику (рис. 2.27).

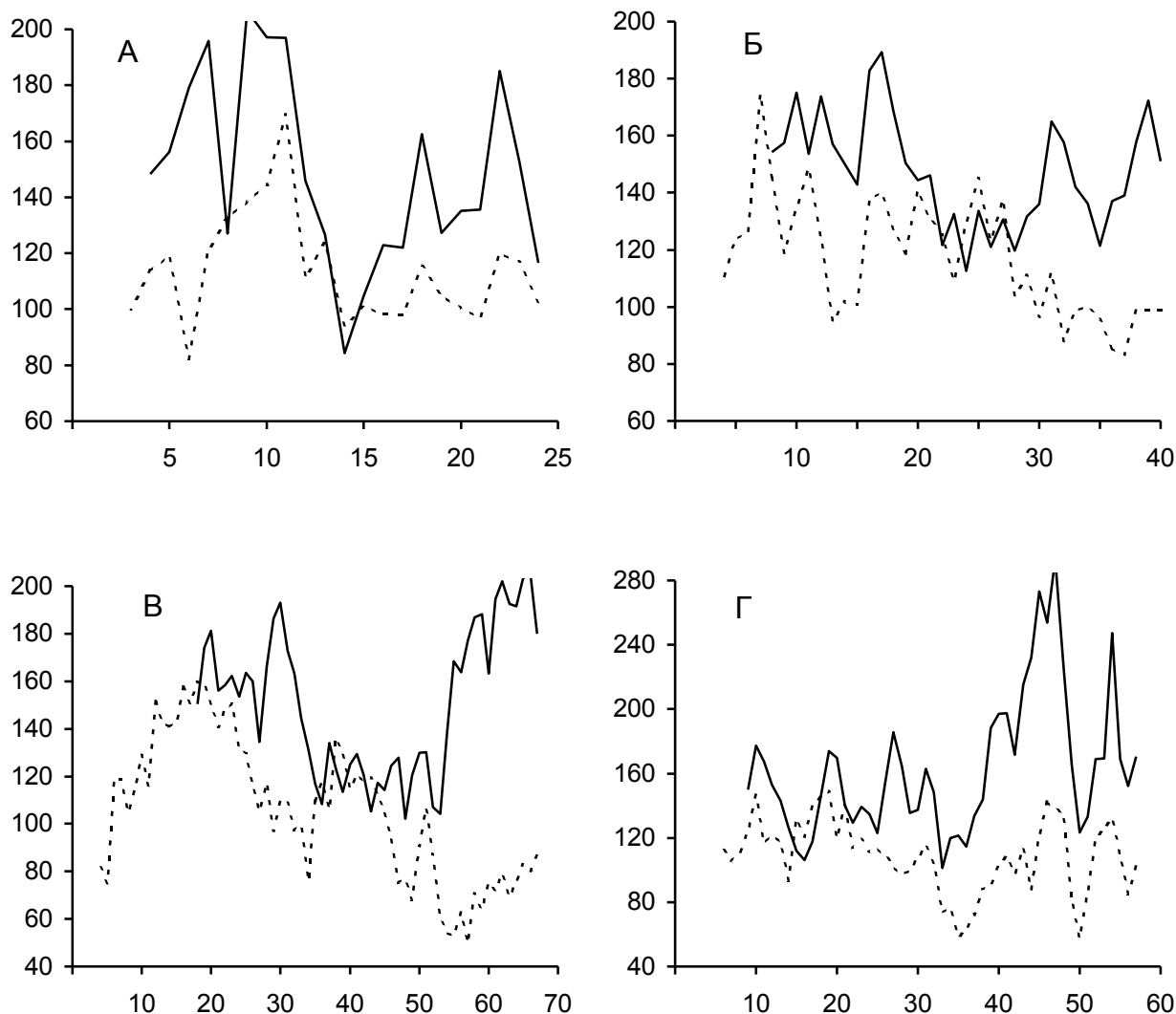


Рис. 2.27. Динамика значений показателей $100 \cdot zG/\Delta G_i$ (сплошная линия) и $100 \cdot zH/\Delta H_i$ (пунктир) в сосняках Марий Эл (А - культуры в ТЛУ А₂; Б - культуры в ТЛУ В₂; В и Г - древостои естественного происхождения соответственно в ТЛУ А₂ и А₅; по оси ординат – значение величины жизненного потенциала деревьев; по оси абсцисс – возраст древостоя, лет).

Полученные результаты позволяют дать некоторые придержки для диагностики жизненного состояния деревьев старше 25 лет в сосняках брусничниковой группы типов леса по величине отношения $100 \cdot zG_5/\Delta G_i$:

Значение величины
 $100 \cdot zG_5/\Delta G_i$, %:
 менее 50
 51 - 70
 71 - 90

Жизнеспособность
 дерева:
 очень низкая (1 балл)
 низкая (2 балла)
 средняя (3 балла)

91 - 110
более 110

высокая (4 балла)
очень высокая (5 баллов)

Ряды остатков, т.е. отклонений от возрастного тренда, выраженные в долях или % от расчетных для каждой точки и называемые обычно индексами, несут в себе большой объем полезной информации об изменениях состояния деревьев под воздействием природных или антропогенных возмущений условий среды. Для анализа динамики дендроценозов и погодных условий исследователи используют в основном ряды индексов общего радиального прироста деревьев. Динамические же ряды индексов верхушечного побега, слоев ранней и поздней древесины применяются крайне редко, хотя они в принципе должны информативно существенно дополнять друг друга, отражая специфику условий среды и состояния деревьев в период формирования соответствующего элемента морфоструктуры их ствола. Имеющиеся в литературе сведения об информативной значимости, разрешающей способности и путях использования на практике рядов индексов разных структурных элементов ствола крайне скудны и противоречивы, что свидетельствует о нерешенности данной задачи.

Информативность рядов индексов разных структурных элементов ствола отражают прежде всего параметры их общей изменчивости. Исследования, проведенные в 13 биотопах, представленных культурами сосны разного возраста, исходной густоты и условий произрастания, показали, что наибольшей изменчивостью обладают ряды индексов слоя поздней древесины, которые несут в себе основной объем информации о динамике состояния деревьев и условий внешней среды (табл. 2.21). Этот факт подтверждают и данные других исследователей (Гортинский и др., 1986). Наименее изменчивыми в сопряженных выборках оказались ряды индексов верхушечного побега. По степени изменчивости ряды индексов прироста разных структурных элементов ствола биотопически не связаны между собой (табл. 2.22), что свидетельствует об отражении ими качественно различной информации. Распределение вероятности встреч значений индексов прироста всех структурных элементов ствола, несколько отличающегося от нормального ($As = 0,104 \dots 0,478$; $E = 0,649 \dots 0,983$), лучше всего, как показали расчеты, описывает функция Вейбулла (рис. 2.28).

Таблица 2.21

Параметры изменчивости рядов индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев в культурах сосны Республики Марий Эл

Структурный элемент ствола	Значение параметров изменчивости* (N = 236)							
	S_x	min	max	As	E	a	b	c
Верхушечный побег	18,1	51,3	156,1	0,104	0,720	8,611	3,907	46,2
Слой ранней древесины	18,7	47,7	168,2	0,199	0,983	5,456	4,285	38,1
Слой поздней древесины	24,8	44,7	189,0	0,478	0,649	2,137	3,708	26,6

* - S_x - среднее квадратическое отклонение; min, max - минимальное и максимальное значения в выборке; As - коэффициент асимметрии; E - коэффициент эксцесса; a, b - параметры функции Вейбулла $Y=100 \cdot \langle 1 - \exp\{-a \cdot [(X_i - c)/100]^b\}$, описывающей интегральную ве-

роятность рассеивания значений индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев в генеральной совокупности.

Таблица 2.22

Оценка сопряженности изменения величины среднего квадратического отклонения индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев в культурах сосны

Структурный элемент ствола	Значение коэффициента корреляции между величинами S_x разных структурных элементов ствола деревьев	
	Верхушечный побег	Слой ранней древесины
Верхушечный побег	1,000	-0,039
Слой ранней древесины	-0,128	1,000
Слой поздней древесины	-0,039	-0,070

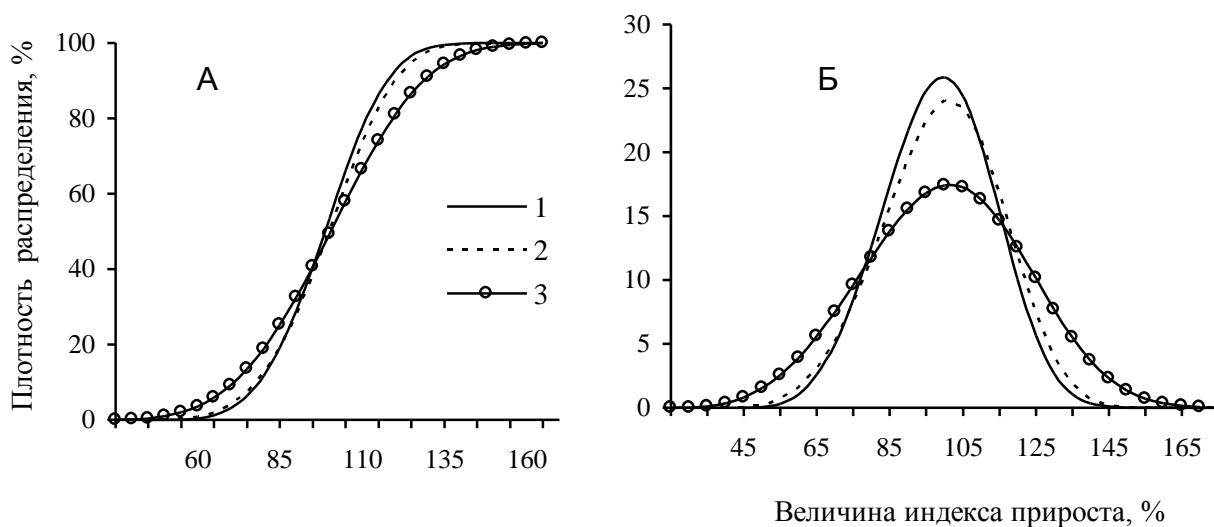


Рис. 2.28. Интегральное (А) и частотное (Б) распределение вероятности рассеивания значений индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев в культурах сосны (1 - верхушечный побег, 2 - слой ранней древесины; 3 - слой поздней древесины).

Определенное влияние на степень изменчивости рядов индексов прироста различных структурных элементов ствола оказывает, как показали исследования, тип лесорастительных условий. Установлено, что в сухих и заболоченных борах, являющихся экстремальными по произрастанию сосны биотопами, степень изменчивости рядов индексов прироста верхушечного побега и слоя ранней древесины несколько выше, чем в средних по увлажнению типах лесорастительных условий, соответствующих зоне экологического оптимума (табл. 2.23). Это, в общем-то, подтверждает выводы исследователей по этому вопросу (Вихров, Протасевич, 1965; Битвинскас, 1974). Изменчивость же индексов прироста слоя поздней древесины практически не связана с типом леса, а определяется действием других факторов. Возраст деревьев, как было установлено, не оказывает существенного влияния на изменчивость рядов индексов прироста в сосняках брусничниковых (табл. 2.24). В сосняках сфагновых молодые деревья более чутко реагируют на флуктуации климата, что свидетельствует о продолжительном периоде их адаптации к жестким условиям среды. В сосняке поймен-

ном дубово-липовом (ТЛУ С₃), наоборот, прирост у старых деревьев в результате ослабления их жизненных функций более изменчив, чем у молодых.

Таблица 2.23

Влияние условий произрастания древостоев на изменчивость величины индексов прироста различных структурных элементов ствола деревьев

ТЛУ	Значение параметров изменчивости, %			
	S _x	min	max	размах
Верхушечный побег, отрезок времени с 1965 по 1988 гг.				
A ₁	17,0	62,0	129,9	67,9
A ₂	12,9	78,4	133,6	55,2
B ₂	12,0	74,2	125,6	51,4
A ₅	29,9	54,2	150,4	96,2
Слой ранней древесины, отрезок времени с 1965 по 1990 гг.				
A ₁	30,3	52,5	167,4	114,9
A ₂	18,9	70,6	149,8	79,2
A ₂	17,6	62,3	141,6	79,3
B ₂	15,7	74,1	135,6	61,5
C ₃	11,8	70,7	122,9	52,2
Слой поздней древесины, отрезок времени с 1965 по 1990 гг.				
A ₁	28,5	51,8	155,5	103,7
A ₂	17,6	48,1	123,2	75,1
A ₂	17,6	62,3	141,6	79,3
B ₂	24,2	65,9	175,0	109,1
C ₃	17,7	73,9	137,2	63,3

Таблица 2.24

Влияние возраста деревьев на изменчивость величины индексов их общего радиального прироста в различных типах лесорастительных условий

Возраст, лет*	Временной интервал, гг.	ТЛУ	Значения параметров изменчивости, %			
			S _x	min	max	размах
32	1920-1992	A ₂	16,8	57,1	160,6	103,5
93	1920-1992	Тот же	18,9	53,8	134,5	80,7
32	1920-1955	- «-	14,3	51,1	126,8	75,7
93	1920-1955	- «-	15,4	63,7	134,5	70,8
67	1955-1992	- «-	18,8	69,2	160,6	91,4
128	1955-1992	- «-	16,8	53,8	119,8	66,0
15	1965-1985	C ₃	8,9	84,8	120,8	36,0
105	1965-1985	C ₃	13,0	67,5	112,9	45,4
15	1945-1985	A ₅	28,1	54,5	174,8	120,3

185		1945-1985		A ₅		12,2		49,9		96,4		46,5
-----	--	-----------	--	----------------	--	------	--	------	--	------	--	------

* - на начало анализируемого временного интервала.

Степень изменчивости индексов годичного прироста деревьев зависит также от густоты насаждений (табл. 2.25) – по мере увеличения исходной густоты культур и увеличения напряженности конкурентной борьбы между деревьями за жизненное пространство изменчивость значений индексов прироста верхушечного побега и слоя ранней древесины возрастает, а слоя поздней древесины, наоборот, падает. Особенно четко это проявляется в богатых лесорастительных условиях. Это явление связано с продолжительностью сезонного роста структурных элементов ствола деревьев и особенностями температурного режима под пологом древостоев. Исследователями (Иванов, 1934; Тимофеев, 1959; Савина, Журавлева, 1978; Лобжанидзе, 1969; Нехайчук, Брянцева, 1984) показано, что в густых древостоях, за счет снижения температуры стволов деревьев, продолжительность сезонного роста верхушечного побега и слоя ранней древесины более короткая, чем в редких. Уменьшение периода роста приводит, в свою очередь, к увеличению в его пределах межсезонных флуктуаций метеоусловий, отражающихся на величине прироста этих структурных элементов ствола. Снижение степени изменчивости индексов прироста слоя поздней древесины в густых древостоях объясняется более стабильным, в пределах каждого года, температурным режимом стволов в результате уменьшения доступа прямых солнечных лучей. В опытах Л.А. Иванова (1934) и Г.Р. Эйтингена (1962) было установлено, что искусственное затенение стволов деревьев приводит к ослаблению деятельности камбия, уменьшению общей ширины годичного кольца и снижению степени изменчивости слоя поздней древесины, абсолютная величина которого в опыте и на контроле существенно не различалась между собой. Подобный эффект вызывает в сосняках густой подлесок и второй ярус из ели (Остроумов, Остроумова, 1956). Проявление влияния густоты насаждений на степень изменчивости индексов текущего годичного прироста деревьев усиливается по мере увеличения их возраста и продолжительности наблюдений, охватывающих больший диапазон колебаний климата (табл. 2.26).

На изменчивость величины индексов прироста определенное влияние, как можно предположить априори, должно оказывать ранговое положение деревьев в дендроценозе. Литературные данные по этому вопросу довольно противоречивы. Господствующие деревья, по данным одних авторов (Гортинский, 1969; Колин, 1970; Шиятов, 1973; Битвинскас, 1974), сильнее, чем угнетенные, реагируют на колебания абиотических факторов. Другие же авторы приходят к выводу о том, что господствующие деревья, наоборот, слабее реагируют на внешние воздействия (Кишенков, 1979). Существует и третья точка зрения, согласно которой относительная величина прироста не зависит от ценотического положения деревьев (Тарасов, 1968). Проведенные нами исследования не дали однозначного ответа на данный вопрос. Было установлено, что в одних насаждениях изменчивость индексов прироста у угнетенных деревьев в различные

периоды их жизни выше, чем у господствующих; в других зависимость менялась на противоположную или вообще отсутствовала (табл. 2.27). В древостоях, таким образом, встречаются все три возможных варианта данной зависимости.

Таблица 2.25

Влияние исходной густоты культур сосны 1977 года создания на изменчивость величины индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев на отрезке времени с 1980 по 1990 гг.

Исходная густота, экз./га	ТЛУ	Значение параметров изменчивости, %			
		S_x	min	max	размах
Верхушечный побег					
500	A ₁	17,2	64,7	122,5	57,8
1000	тот же	17,4	68,3	127,6	59,3
2900	- «-	20,9	62,8	137,2	74,4
4900	- «-	19,6	67,4	139,4	72,0
11000	- «-	23,4	55,8	136,6	80,8
3700	C ₂	11,5	80,9	125,3	44,4
15600	тот же	15,5	72,6	123,4	50,8
50000	- «-	18,6	69,4	131,3	61,9
Слой ранней древесины					
500	A ₁	11,4	83,9	116,3	32,4
1000	тот же	13,3	73,7	123,3	49,6
2900	- «-	23,1	60,4	137,3	76,9
4900	- «-	19,7	69,0	126,1	57,1
11000	- «-	27,7	47,7	125,6	77,9
3700	C ₂	9,8	82,5	118,6	36,1
15600	тот же	11,7	81,9	117,1	35,2
50000	- «-	16,8	66,0	119,1	53,1
Слой поздней древесины					
500	A ₁	32,7	58,7	189,0	130,3
1000	тот же	33,5	59,4	171,0	111,6
2900	- «-	31,5	59,9	165,0	105,1
4900	- «-	27,8	67,8	150,4	82,6
11000	- «-	24,7	63,7	148,4	84,7
3700	C ₂	22,3	55,3	142,0	86,7
15600	тот же	17,4	72,2	126,1	53,9
50000	- «-	7,8	84,5	112,9	28,4

Таблица 2.26

Влияние густоты насаждений на изменчивость величины индексов прироста годичного кольца деревьев в двух смежных выделах сосняка брусничникового (заповедник «Большая Кокшага», отрезок времени с 1950 по 1993 гг.)

Параметр изменчивости	Значение параметра изменчивости в различных биотопах, %	
	60-летний древостой естественного происхождения густотой 634 дер./га	90-летние культуры густотой 1230 дер./га
S_x	15,8	27,5
Min	63,1	35,1

Мах	134,7	141,5
Размах	71,6	106,4

Таблица 2.27

Изменчивость величины индексов прироста у деревьев разных классов развития в сосняках Республики Марий Эл

Класс роста	Структурный элемент*	Возрастной интервал, годы	Значение параметров изменчивости			
			S _x	min	max	размах
Сосняк естественного происхождения в ТЛУ А ₂						
I-II	ГС	1913-1988	20,1	65,2	158,2	93,0
IV	ГС	1913-1988	28,8	56,1	173,5	117,4
I-II	ГС	1913-1950	14,6	85,3	158,2	72,9
IV	ГС	1913-1950	22,2	70,5	149,8	79,4
I-II	ГС	1951-1988	21,2	65,2	157,0	91,8
IV	ГС	1951-1988	32,0	56,1	173,5	117,4
Культуры 1911 года в ТЛУ А ₂						
I-II	ГС	1921-1992	28,7	48,5	165,4	116,9
III	ГС	1921-1992	32,8	38,7	171,0	132,3
I-II	ГС	1921-1956	30,2	59,7	165,4	105,7
III	ГС	1921-1956	25,2	76,9	171,0	94,1
I-II	ГС	1957-1992	17,9	48,5	125,0	76,5
III	ГС	1957-1992	15,5	38,7	100,3	61,6
Культуры 1968 года в ТЛУ А ₂						
I-II	РД	1970-1990	26,0	52,1	150,8	98,7
III	РД	То же	31,2	43,5	180,0	136,5
IV	РД	- « -	24,8	47,0	141,1	94,1
I-II	ПД	- « -	24,8	51,5	161,1	109,6
III	ПД	- « -	24,5	55,7	170,2	114,5
IV	ПД	- « -	26,0	53,2	129,6	76,4
Культуры 1952 года в ТЛУ В ₂						
I-II	РД	1960-1990	14,9	74,1	135,6	61,5
III	РД	То же	21,7	60,9	158,6	97,7
IV	РД	- « -	20,4	68,9	145,1	76,2
I-II	ПД	- « -	28,1	65,9	175,0	109,1
III	ПД	- « -	22,2	61,2	137,6	76,4
IV	ПД	- « -	20,4	70,3	152,4	82,1

* - ГС - годичный слой, РД - ранняя древесина, ПД - поздняя древесина.

Полученные результаты позволяют дать некоторые придержки для диагностики жизненного состояния деревьев старше 25 лет в сосняках брусничниковой группы типов леса по величине индексов их годичного прироста :

Значение индекса прироста, %:

менее 55

56 - 85

Жизнеспособность дерева:

очень низкая (1 балл)

низкая (2 балла)

86 - 115	средняя (3 балла)
116 - 145	высокая (4 балла)
более 145	очень высокая (5 баллов)

Главной целью дендроклиматохронологических исследований является поиск закономерностей и причинно-следственных связей динамики роста древостоев. Сведения об общей изменчивости величины индексов прироста различных структурных элементов ствола позволяют дать ответы лишь на некоторые вопросы. Для полного решения поставленных задач эти сведения необходимо дополнить данными традиционных статистических методов анализа временных рядов: автокорреляционного, спектрального и гармонического, которые дают представление о характере ритмики процесса и наличии волновых составляющих (Мерсер, 1964; Серебренников, Первозванский, 1965; Бриллинджер, 1980; Журбенко, 1982; Юкнис, Шипените, Жилявичус, 1985; Мазепа, 1986).

Есть ли общие закономерности в ритмике роста деревьев, присутствуют ли в ней строго детерминированные волновые компоненты и какова их природа, насколько синхронны колебания индексов прироста древостоев в разных биотопах и природных зонах? Ответ на эти вопросы давно пытаются получить исследователи во всех лесных державах мира. Причем больший интерес к проблеме проявляют не столько лесоводы, сколько специалисты в области природопользования, экологии, климатологии, гео- и астрофизики, археологии. В настоящее время по данной проблеме опубликовано более тысячи работ, однако окончательного ответа на поставленные вопросы пока не получено.

Многими исследователями (Douglass, 1919, 1928, 1936; Schulman, 1956; Комин, 1968; Радиоуглерод ..., 1971; Дендроклиматохронология и радиоуглерод..., 1972; Битвинскас, 1974; Оленин, 1974, 1976; Ловелиус, 1979, 1997; Берри, Либерман, Шиятов, 1979; Юкнис, Шипените, Жилявичус, 1985; Феклистов, Барзут, 1985; Дендрохронология и дендроклиматология ..., 1986; Таранков, 1993; и др.) хотя и выявлено наличие в дендрохронологических рядах различных волновых компонент, однако их частотно-амплитудные характеристики настолько широки и изменчивы, что, во-первых, практически исключает всякие попытки выделения общих закономерностей и, во-вторых, позволяет связать их генезис со всеми известными земными и космическими ритмами (Шнитников, 1966, 1969, 1970; Молчанов, 1972; Сазонов, 1972; Владимирский, Норманский, Темурьянц, 1994; Васильева, 1996). Следует к тому же отметить, что до недавнего времени исследователи выделяли волновые компоненты во временных рядах исходных данных в большинстве случаев чисто визуально по графикам кривых. Сделать это часто бывает довольно сложно, т.к. эти графики напоминают, образно выражаясь, бушующее море - на большие волны, период которых, как правило, не постоянен, накладываются средние, на них - маленькие и т.д. У исследователей, естественно, возникало стремление к выделению какого-то порядка, что неизбежно приводило к субъективным оценкам и суждениям, т.к. желаемое часто выдавалось за действительное. Поэтому полученные ими

результаты не могут не вызывать вполне понятного и оправданного сомнения (Розенберг, Феклистов, 1982).

Для удаления некоторых «шероховатостей», представляющих, по мнению исследователей, случайные шумы, часто использовалась процедура сглаживания исходных рядов с помощью скользящей средней с шагом разной размерности (от 3-5 до 31-летней). Данная процедура, невинная на первый взгляд, не исправляла картины, а, наоборот, искажала ее, порождая так называемый эффект Слуцкого-Юла (Слуцкий, 1927; Мерсер, 1964; Розенберг, 1980). Вообще любая фильтрация исходных данных обязательно приводит, как показывают специалисты (Хемминг, 1980), к искажению исходной информации и поэтому должна применяться обоснованно. Способ обработки информации не должен сколь-нибудь значительно влиять на интерпретацию результата. При выделении волновых составляющих необходимо, в первую очередь, искать их биофизический смысл (Адаменко, Масанова, Четвериков, 1982).

Вопрос о выделении волновых компонент во временных рядах исходных данных представляется достаточно сложным даже при использовании современных компьютеров и соответствующего программного обеспечения, требующим корректного и творческого подхода. Трудность задачи выделения сложных волновых сигналов, замаскированных значительными шумами, заключается в недостаточном совершенстве математических методов анализа временных рядов (Мерсер, 1964; Мазепа, 1986; Катинас, 1996). Так, в частности, ограничением для применения автокорреляционного анализа является наличие в ряду лишь одной замаскированной случайными шумами волновой компоненты, которая может быть хотя и сложной по структуре, но обязательно строго периодической. Классический метод Фурье разложения ряда на отдельные гармоники обладает более высокой разрешающей способностью, однако полученные результаты в очень сильной степени зависят от длины анализируемого ряда. Проведенная нами обработка модельных рядов, состоящих из небольшого числа (2-5) синусоидальных функций разного периода и амплитуды, показала, что этот метод выделяет, наряду с реально существующими гармониками, большое число фантомных (табл. 2.28). Не свободен от недостатков и метод «слепого» сканирования временных рядов с помощью гармонической функции-резонатора и последовательным выделением наиболее мощных гармоник (Серебренников, Первозванский, 1965), хотя при творческом подходе он позволяет более достоверно выделять скрытые в дендрохронологических рядах волновые компоненты.

Существенным недостатком традиционных методов выделения скрытых волновых процессов является то, что они не распознают прерывистого и затухающего характера циклов (Мазепа, 1986). Большинство же волновых процессов, протекающих в биологических системах, не являются строго периодическими (Абакумов, 1975). Волны в биосистемах представляют собой, по мнению некоторых исследователей (Свирижев, 1987), переходные процессы из одного их состояния в другое, более устойчивое, и, по самой своей природе, *не могут*

быть регулярными. Любой биоритм – это не расписание движения поездов или воинский устав, а отражение сложного взаимодействия биологической системы со средой ее обитания (Детари, Карцаги, 1984), изменения состояния которой не отличаются особой регулярностью (Рубинштейн, Полозова, 1966; Шнитников, 1969; Дроздов, Григорьева, 1971; Дроздов, Полозова, Сазонов, 1972; Гедеонов, 1973; Будыко, 1974; Адаменко, 1976; Монин, Шишков, 1979; Дроздов, 1980). Жестко детерминированная система была бы беспомощной, неустойчивой и не способной к развитию в нашем бесконечно разнообразном мире, где хотя все и протекает закономерно, но ничего не повторяется вновь. Только постоянно подстраиваясь к конкретным условиям среды, регулируя ход своих внутренних часов, биосистема сохраняет свою устойчивость, т.е. жизнеспособность.

Таблица 2.28

Результаты разложения модельного временного ряда на гармонические составляющие с помощью стандартного метода Фурье

Номер гармоники	Параметры десяти наиболее мощных гармоник в модельном ряду* (числитель – при длине ряда 100 лет, знаменатель – при 50 годах)			
	Период гармоники	Амплитуда гармоники	Коэффициенты при ...	
			косинусе	синусе
1	6,67 / 6,25	15,37 / 16,79	14,31 / -13,58	5,63 / 9,88
2	6,25 / 12,5	9,76 / 7,85	-9,18 / -2,57	-3,31 / 7,41
3	12,5 / 7,14	7,83 / 7,75	-6,02 / 6,63	5,00 / -4,01
4	25,0 / 5,56	4,76 / 3,75	1,40 / -2,85	4,54 / 2,43
5	14,3 / 16,7	4,52 / 3,65	4,03 / 2,51	-2,03 / -2,65
6	7,14 / 50,0	4,18 / 3,53	3,82 / 1,79	1,69 / -3,03
7	5,88 / 25,0	3,76 / 3,51	-3,56 / 1,96	-1,20 / 2,92
8	7,70 / 8,33	2,36 / 3,16	2,09 / 2,88	1,09 / -1,31
9	5,56 / 5,00	2,34 / 2,00	-2,23 / -1,42	-0,71 / 1,41
10	16,7 / 10,0	2,29 / 1,70	2,14 / 1,69	-0,81 / -0,18

* модель $Y = 20 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 6,5) + 10 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 13) + 5 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 25)$; гармоники расположены в порядке убывания их мощности.

Для того, чтобы отличить закономерные строго периодические циклы от однократных волн стрессового возбуждения и квазиупорядоченных колебаний, обусловленных марковскими процессами и представляющих собой «красный шум», нужна большая протяженность временных рядов. Показано, к примеру, что за короткие промежутки времени колебания осадков и температуры воздуха близки к периодическим (Дроздов, Григорьева, 1971; Дроздов, Малкова, 1972). Их частота и амплитуда, однако, не остаются стабильными. С течением времени они сильно изменяются, причем часто довольно резко и через несколько десятилетий волновой спектр временных рядов становится совершенно иным - отмечено как затухание многих волн, так и появление новых, что является сви-

детельством достижения системой критических уровней своего развития (Жирмунский, Кузьмин, 1990). Этот эффект подтверждают и результаты наших дендрохронологических исследований, показавших, что с 1948 года период и амплитуда колебаний индексов прироста деревьев в сосняках Марий Эл увеличились скачкообразно в 2-3 раза по сравнению с предшествующим периодом (рис. 2.29). В этом случае выделение гармоник и построение спектрограмм для очень длинных временных рядов становится практически бессмысленным, т.к. при этом, в лучшем случае, могут проявиться все имевшиеся волновые колебания, однако их мощность и статистическая достоверность будут низкими. Часть же циклов может вовсе не проявиться, зато возникнет масса фантомных. Следует также отметить, что далеко не все волновые процессы могут быть описаны обычными синусоидами (Катинас, 1996). В некоторых случаях весьма удачны для их аппроксимации, как показали проведенные нами расчеты, импульсные функции вида $Y = a \cdot [\sin(2 \cdot \pi \cdot t / T + \varphi) + 1]^b + m$.

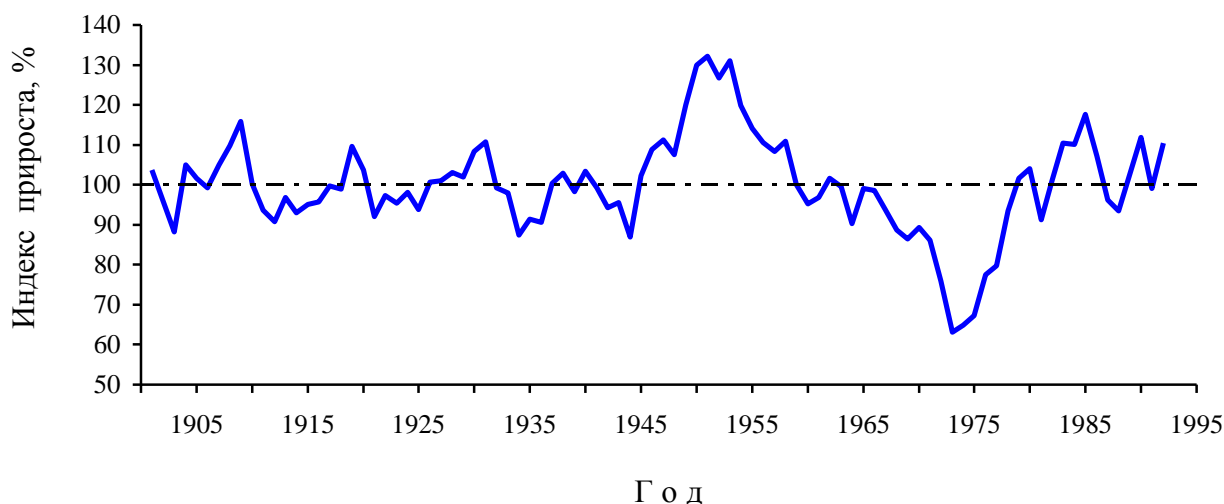


Рис. 2.29. Динамика индексов общего радиального прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых и брусничных Марий Эл (по данным 13 пробных площадей).

Если к всему вышеизложенному добавить возможные случаи резонанса или погашения колебаний прироста, вызванные различными факторами, а также обязательное наличие нерегулярных (аперiodических) волн стрессового возбуждения, обусловленных воздействием сильных внешних природных и антропогенных возмущений, то ограниченность чисто математического подхода становится очевидной, а вопрос о реальности существования периодических составляющих в дендрохронологических рядах – *открытым*. Несмотря на отмеченные трудности теоретического характера, которые полностью не устранены до настоящего времени, изучение ритмики роста деревьев необходимо продолжать, используя для расшифровки скрытой информации одновременно не-

сколько методов, как это предусматривает принцип дополнительности Бора, и обращая особое внимание на биофизическое обоснование выделяемых циклов.

Анализ материала, собранного в сосняках различного возраста, происхождения, густоты, условий произрастания и физиологического состояния, показал, что ритмика роста древостоев в каждом биотопе довольно специфична (рис. 2.30, 2.31, 2.32, табл. 2.29, 2.30), характеризуясь большим варьированием коэффициентов парной межбиотопической корреляции, внутренней автокорреляции и периодов встречающихся гармоник. Это является свидетельством не только большого разнообразия сосновых лесов Марий Эл, но и гетерогенности в Республике популяции деревьев сосны обыкновенной, по-разному реагирующих на колебания гидротермического режима и напряженности конкурентной борьбы в дендроценозе (Демаков, 1997, 1998; Демаков, Полевщиков, 1997).

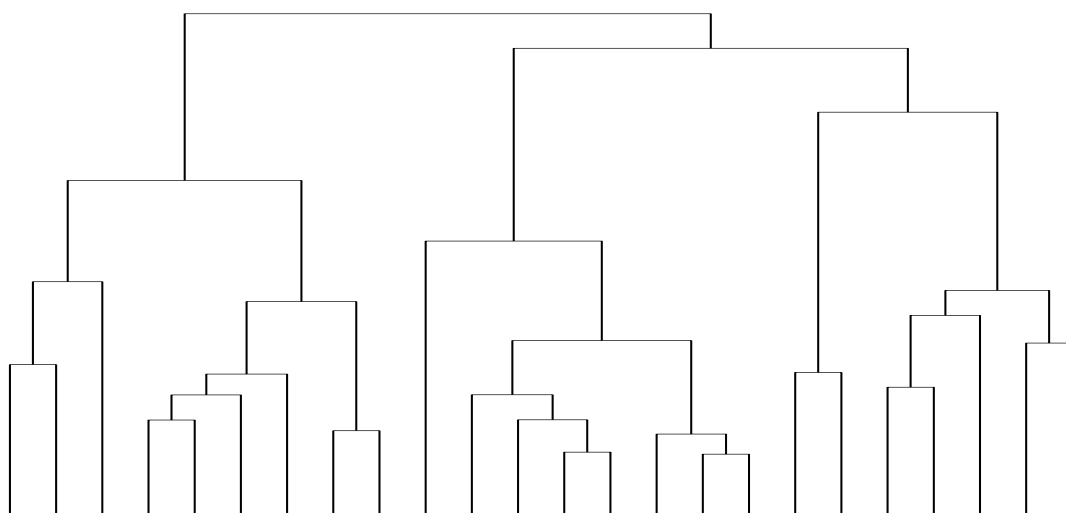


Рис. 2.30. Дендрограмма сходства рядов индексов общего радиального прироста деревьев в сосняках Республики Марий Эл на временном отрезке с 1951 по 1988 гг.

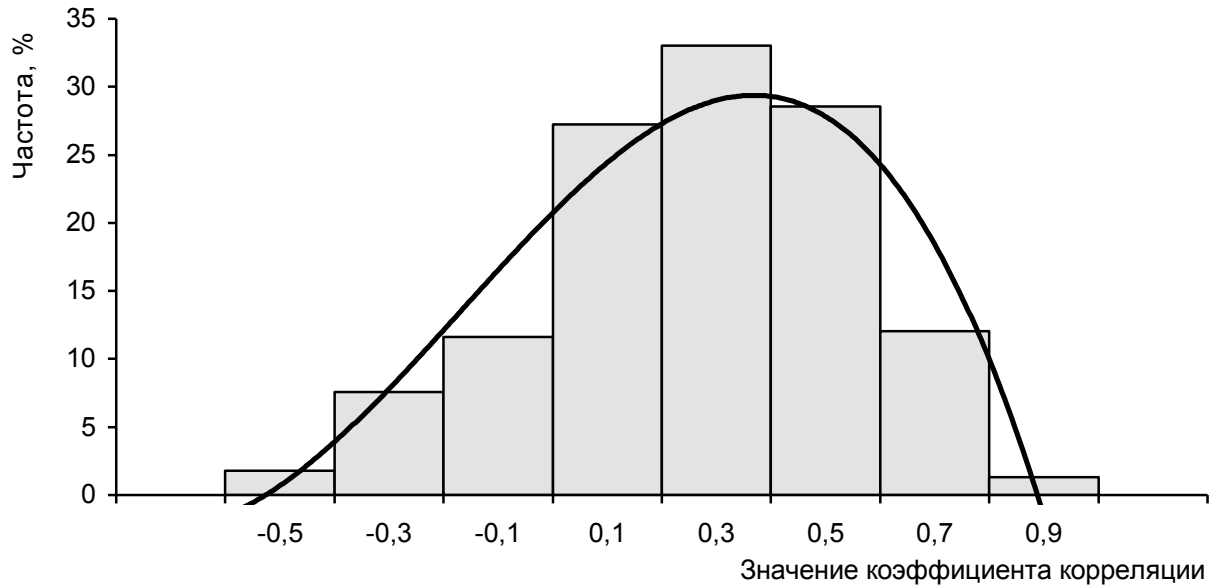


Рис. 2.31. Частотное распределение вероятности рассеивания значений коэффициентов парной корреляции между рядами индексов общего радиального прироста сосновых древостоев Марий Эл на временном отрезке с 1951 по 1988 гг. (по данным 25 биотопов; $n=224$; $M_r=0,332$; $r_{\min}=-0,532$; $r_{\max}=-0,819$; $S_r=0,285$; $A_s=-0,361$; $E=-0,295$; модель интегрального распределения $Y=100 \cdot \{1 - \exp[-0,191 \cdot (r+1)^{5,030}]\}$; $R^2=0,999$).

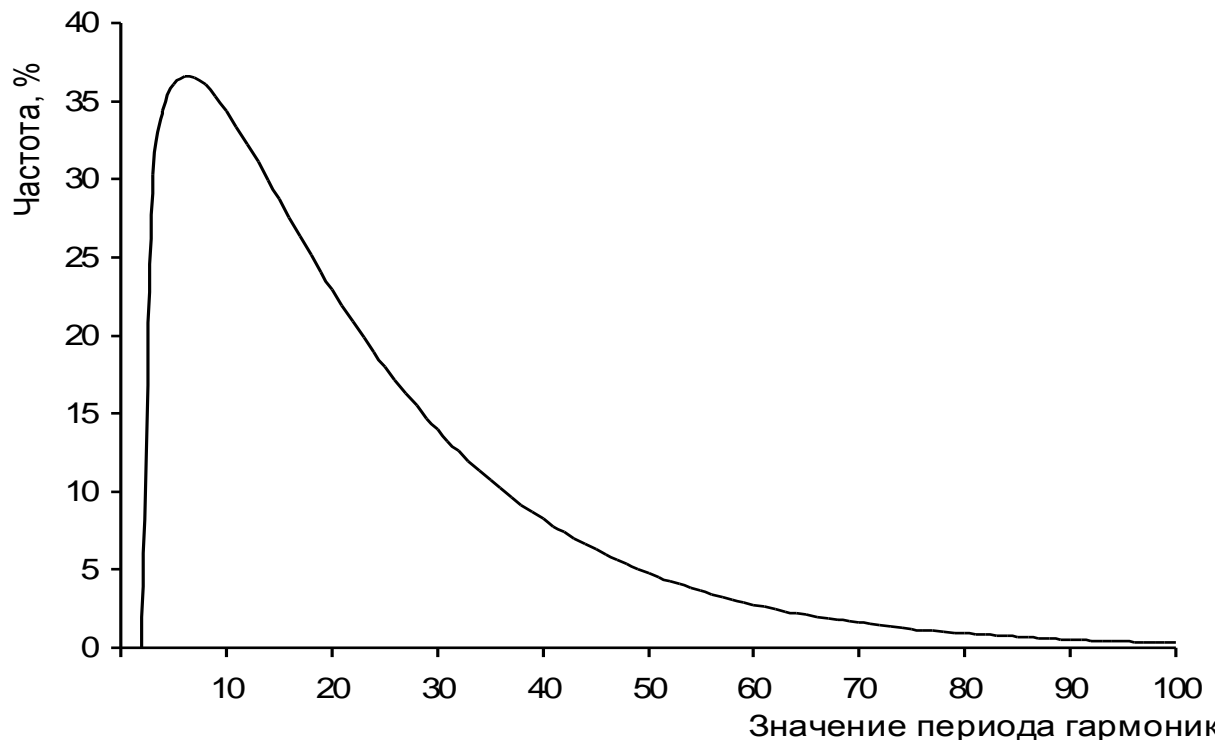


Рис. 2.32. Частотное распределение вероятности рассеивания значений периодов пяти наиболее мощных гармоник в рядах индексов общего радиального прироста сосняков Марий Эл

Эл (по данным 34 биотопов; $M_T=25,3$ года; $S_T=25,8$ года; $T_{\min}=2$; $T_{\max}=172$; интегральная функция распределения $Y=100 \cdot \{1 - \exp[-5,583 \cdot 10^{-2} \cdot (T - 2)]\}^{1,138}$; $R^2=0,993$).

Таблица 2.29

Параметры изменчивости значений коэффициента автокорреляции в рядах индексов текущего годовичного радиального прироста сосновых древостоев Марий Эл

Параметр изменчивости	Значение параметра изменчивости коэффициента автокорреляции при различном временном сдвиге рядов				
	1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
M_x	0,646	0,474	0,316	0,226	0,154
m_x	0,111	0,081	0,054	0,039	0,026
Min	0,000	-0,145	-0,427	-0,349	-0,395
Max	0,935	0,870	0,800	0,723	0,655
S_x	0,233	0,270	0,329	0,319	0,306
C_x	36,0	57,0	104,1	141,1	199,3
As	-1,059	-0,606	-0,476	-0,070	0,096
E	0,541	-0,313	-0,562	-1,083	-1,154

Таблица 2.30

Параметры изменчивости значений периодов пяти наиболее мощных гармоник в рядах индексов текущего годовичного радиального прироста сосновых древостоев Марий Эл

Параметр изменчивости*	Значение параметра изменчивости периода гармоник				
	первой	второй	третьей	четвертой	пятой
M_x	38,4	36,4	19,8	18,5	14,6
m_x	6,2	5,2	2,5	2,9	2,2
Min	2,8	2,0	2,2	2,0	2,1
Max	172,0	106,0	78,0	80,0	76,0
Размах	169,2	104,0	75,8	78,0	73,9
S_x	36,3	30,2	14,7	17,2	13,1
As	2,244	0,938	2,204	2,046	3,303
E	5,826	-0,488	6,696	4,824	14,78

* - единица измерения для M_x , m_x , S_x , min, max и размаха - год.

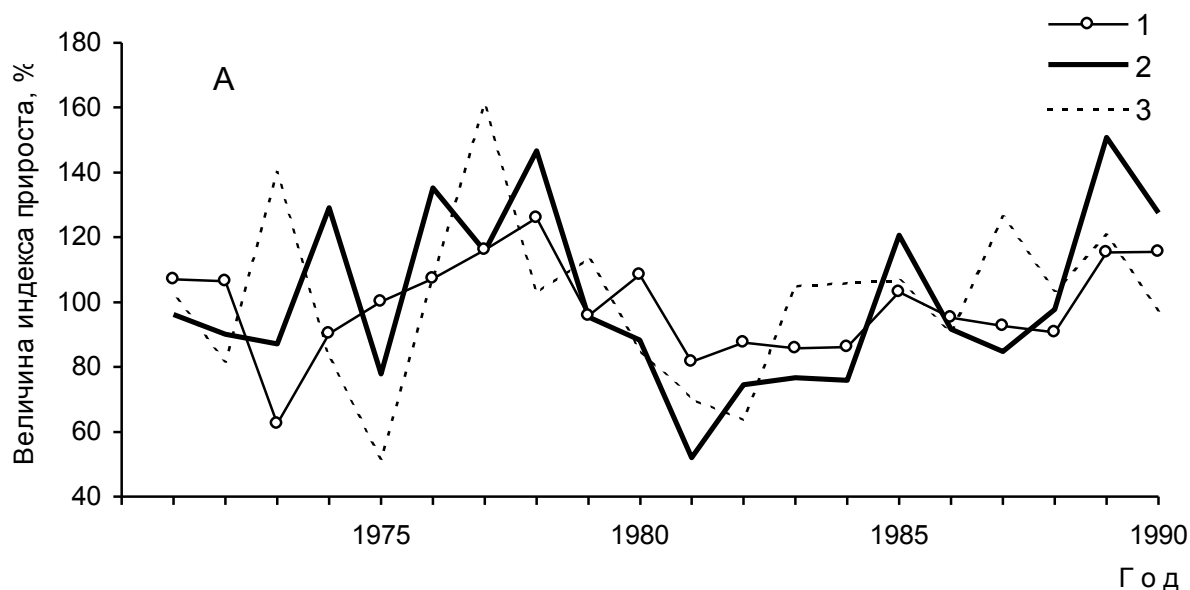
При анализе результатов проведенных расчетов было выявлено, прежде всего, что ритмика индексов прироста разных структурных элементов ствола слабо связана между собой (табл. 2.31, рис. 2.33, 2.34), отражая сугубо специфичную информацию о динамике состояния деревьев и условий среды. Степень син-

хронности ритмики, при этом, не остается постоянной в пределах всего временного ряда. Так, к примеру, в сосняке сфагновом (рис. 2.34) значения индексов прироста верхушечного побега и годичного кольца изменялись до 1965 года довольно асинхронно, а позднее очень слажено.

Таблица 2.31

Матрица коэффициентов парной корреляции между рядами индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев в сосняках Марий Эл

Структурный элемент ствола	Значение коэффициента корреляции между рядами индексов прироста разных структурных элементов ствола (min ... max)	
	Верхушечный побег	Слой ранней древесины
Верхушечный побег	1,000	
Слой ранней древесины	-0,204 ... 0,674	1,000
Слой поздней древесины	-0,316 ... 0,464	-0,409 ... 0,520



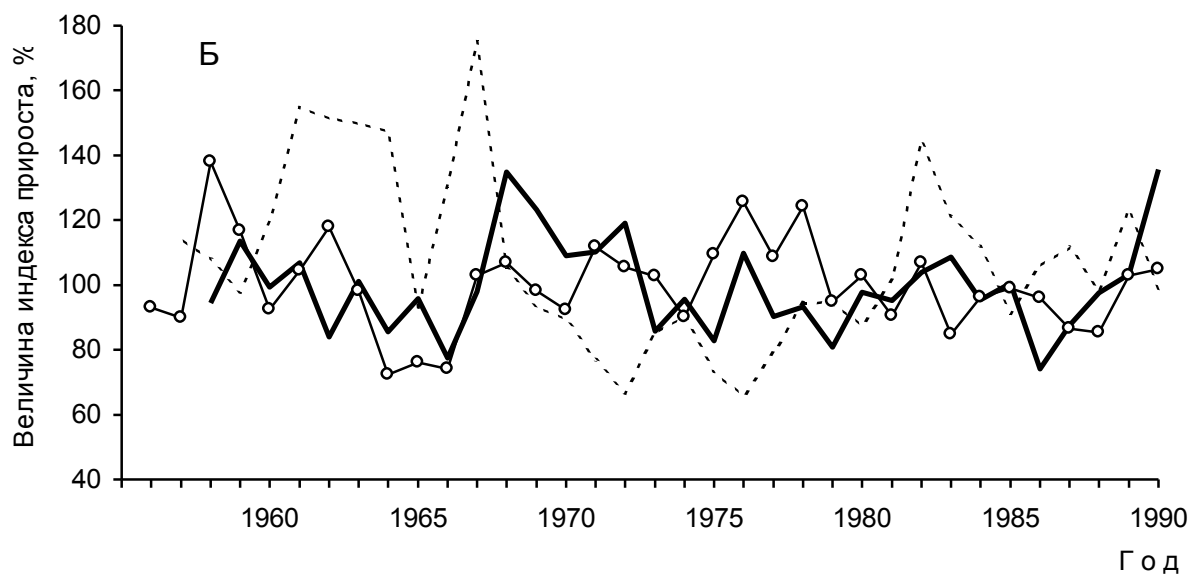


Рис. 2.33. Динамика индексов прироста деревьев основного полога в культурах сосны Республики Марий Эл (А - в ТЛУ А₂; Б - в ТЛУ В₂; 1 - верхушечный побег; 2 - слой ранней древесины; 3 - слой поздней древесины).

Априори можно предположить, что на характер ритмики индексов прироста могут влиять лесорастительные условия, возраст и густота древостоев, а также ценотическое положение деревьев и их генотип, определяющий специфику ответных реакций организма на воздействие внешних раздражителей. Проверка этих предположений являлась одной из задач наших исследований.

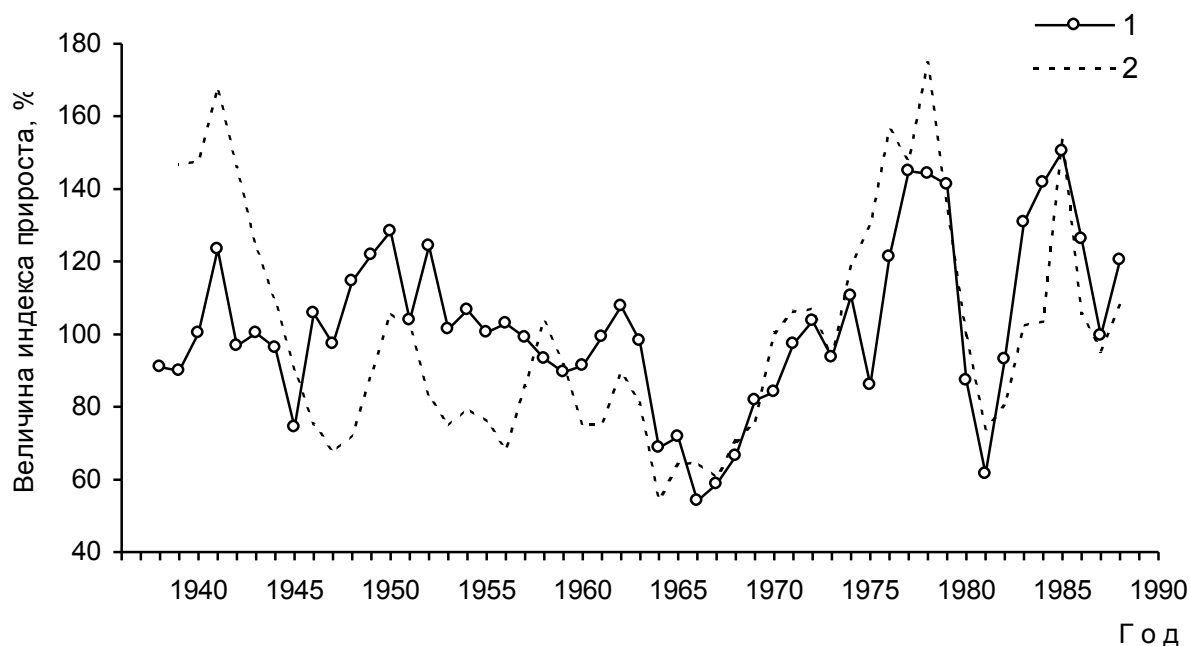


Рис. 2.34. Динамика индексов прироста деревьев в сосняке сфагновом (1 - верхушечный побег; 2 - общий радиальный прирост).

Предварительную информацию о характере ритмичности изменения величины во временных рядах и наличия в них волновых составляющих может дать автокорреляционный анализ, позволяющий статистически оценить степень инерционности системы и показать насколько текущее состояние исследуемого объекта зависит от предыстории (Мерсер, 1964; Серебренников, Первозванский, 1965; Бриллинджер, 1980). По коэффициенту автокорреляции первого порядка (временной сдвиг 1 год), согласно теореме Е.Е. Слуцкого (1927), можно ориентировочно установить период основного ритма колебаний, воспользовавшись формулой $T = 2 \cdot \pi / \arccos(r_1)$.

Проведенные нами расчеты показали, что влияние лесорастительных условий на величину коэффициентов автокорреляции рядов индексов верхушечного побега и общей ширины годичного кольца прослеживается, но весьма нечетко - наименьшие их значения, соответствующие коротковолновым колебаниям, чаще всего отмечаются в ТЛУ В₂ и С₃, т.е. в наиболее производительных биотопах (табл. 2.32). В рядах слоя поздней древесины картина обратная. Степень же инерционности годовых изменений индексов прироста ранней древесины практически не связана с лесорастительными условиями, а определяется действием иных факторов. К их числу относится, прежде всего, густота древостоев, повышение которой приводит к увеличению величины коэффициента автокорреляции первого порядка и, следовательно, периода главной волновой компоненты (табл. 2.33, 2.34).

Таблица 2.32

Влияние условий произрастания на величину коэффициента автокорреляции рядов индексов прироста разных структурных элементов ствола господствующих деревьев в сосняках Республики Марий Эл

ТЛУ	Возраст, лет*	Значение коэффициента автокорреляции при различном временном сдвиге рядов				
		1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
Верхушечный побег, временной интервал 1965-1988 гг.						
A ₁	29	0,293	0,000	-0,322	-0,488	-0,483
A ₂	27	0,057	0,112	-0,285	-0,382	-0,296
A ₂	65	0,630	0,356	0,049	0,016	0,017
A ₅	55	0,689	0,279	-0,021	-0,114	0,082
B ₂	37	0,284	0,118	-0,039	0,232	0,010
Годичный слой древесины, временной интервал 1965-1990 гг.						
A ₁	55	0,755	0,520	0,177	-0,095	-0,380
A ₂	60	0,624	0,265	-0,054	-0,129	-0,171
A ₂	95	0,528	0,152	0,077	-0,044	-0,167
A ₅	55	0,732	0,484	0,206	0,034	-0,035
C ₃	41	0,247	0,145	-0,223	-0,434	-0,438
C ₃	141	0,204	-0,103	-0,052	-0,081	-0,232
Слой ранней древесины, временной интервал 1965-1990 гг.						
A ₁	53	0,112	0,275	-0,015	0,179	-0,070
A ₂	53	0,102	0,244	-0,053	0,048	-0,042
A ₂	37	-0,060	-0,088	-0,025	-0,190	-0,069
B ₂	39	0,265	0,041	-0,204	-0,128	-0,149
C ₃	41	0,049	0,314	0,219	0,022	-0,095
Слой поздней древесины, временной интервал 1965-1990 гг.						
A ₁	53	-0,036	-0,384	-0,127	0,490	0,102
A ₂	53	0,193	-0,178	-0,102	-0,125	-0,267
A ₂	37	-0,258	-0,100	0,011	-0,033	-0,007
B ₂	39	0,500	0,135	0,082	0,032	-0,078
C ₃	41	0,495	0,295	0,038	-0,279	-0,257

* - на конец анализируемого отрезка времени.

Таблица 2.33

Характеристика инерционности изменений индексов общего радиального прироста господствующих деревьев в сосняках брусничниковых разной густоты на временном отрезке с 1945 по 1995 гг. (ГПЗ «Большая Кокшага»)

Возраст, лет	Полнота древостоя	Плотность древостоя	Значение коэффициента автокорреляции при различном временном сдвиге				
			1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
65	0,70	0,41	0,381	-0,117	-0,079	0,050	-0,094
95	0,98	1,60	0,892	0,795	0,729	0,667	0,576

Таблица 2.34

Параметры пяти наиболее мощных гармоник в рядах индексов общего радиального прироста деревьев в сосняках брусничниковых разной густоты на временном отрезке с 1945 по 1995 гг. (ГПЗ «Большая Кокшага»)

Параметр гармоника	Значение параметра у гармоник, расположенных в порядке убывания мощности: числитель - редкий древостой, знаменатель - густой				
	первой	второй	третьей	четвертой	пятой
Период, лет	17,3 / 52,0	4,72 / 26,0	13,0 / 13,0	4,33 / 17,3	6,50 / 4,33
Амплитуда, %	7,40 / 35,0	5,91 / 8,69	5,86 / 6,67	5,72 / 6,55	5,66 / 5,54

Появление длинноволновых колебаний является неизбежным следствием инерционности «работы» основного механизма саморегуляции биологических систем, действующего на основе принципа обратной связи (Петрушенко, 1967; Танский, 1975; Реймерс, 1994). Волны колебаний индексов прироста являются при этом ничем иным, как отражением колебаний плотности (относительной густоты) древостоев и степени напряженности конкурентных отношений в дендроценозах, связанных с процессом их самоизреживания (Джансеитов, Кузьмичев, Кибардин, 1976). Следует однако отметить, что эффект от действия этого механизма начинает проявляться в дендроценозах достаточно четко лишь через 20-30 лет после полного смыкания крон деревьев. В молодых древостоях, как показали наши исследования (табл. 2.35), обнаружить его либо очень трудно, либо вообще практически невозможно.

Таблица 2.35

Влияние исходной густоты культур сосны на величину коэффициентов автокорреляции рядов индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев

Исходная густота, тыс. экз./га	ТЛУ	Значение коэффициента автокорреляции при различном временном сдвиге				
		1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
Верхушечный побег						
0,5	A ₁	-0,050	-0,245	-0,166	0,145	-0,086
1,0	A ₁	0,167	-0,333	-0,151	-0,054	-0,300
2,9	A ₁	0,035	-0,051	-0,262	-0,019	-0,174
4,9	A ₁	0,285	-0,092	-0,370	-0,240	-0,328
11,0	A ₁	-0,220	0,057	-0,348	-0,078	0,097
3,7	C ₃	0,179	-0,164	-0,224	-0,111	-0,042
15,6	C ₃	-0,219	0,073	-0,138	-0,062	0,061
50,0	C ₃	0,205	-0,054	-0,307	-0,382	-0,278

Исходная густота, тыс. экз./га	ТЛУ	Значение коэффициента автокорреляции при различном временном сдвиге				
		1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
Слой ранней древесины						
0,5	A ₁	-0,078	-0,296	-0,349	0,343	0,042
1,0	A ₁	0,175	-0,352	-0,399	-0,297	0,051
2,9	A ₁	0,296	-0,179	-0,437	-0,491	-0,030
4,9	A ₁	0,084	-0,245	-0,528	-0,236	0,217
11,0	A ₁	-0,034	0,105	0,003	-0,214	0,004
3,7	C ₃	-0,167	0,125	-0,161	0,137	-0,098
15,6	C ₃	0,152	-0,632	-0,332	0,329	0,230
50,0	C ₃	0,136	-0,509	-0,451	-0,119	0,375
Слой поздней древесины						
0,5	A ₁	0,440	0,194	-0,179	-0,341	-0,212
1,0	A ₁	0,680	0,461	0,081	-0,094	-0,179
2,9	A ₁	0,665	0,309	0,040	-0,165	-0,229
4,9	A ₁	0,604	0,235	0,072	-0,026	-0,155
11,0	A ₁	0,354	0,059	-0,008	-0,245	-0,241
3,7	C ₃	-0,376	-0,232	0,132	-0,064	0,044
15,6	C ₃	0,050	-0,649	-0,340	0,357	0,366
50,0	C ₃	-0,296	0,190	-0,298	0,413	-0,330

Влияние возраста деревьев на степень инерционности изменения у них величины индексов радиального прироста проявляется отчетливо не во всех биотопах (табл. 2.36). Так, в ТЛУ A₂ колебания прироста у молодых деревьев затухают значительно быстрее, чем у старых. В других лесорастительных условиях этого не отмечается или наблюдается обратная картина, обусловленная, как можно предположить, различиями в густоте и структуре древостоев. Немаловажное значение имеет, в связи с нестационарностью процесса изменения индексов прироста (величина коэффициентов автокорреляции не остается постоянной в пределах всего временного ряда), и выбор временного интервала.

Влияние ценотического положения деревьев проявляется в большинстве случаев довольно четко (табл. 2.37) – отмечено, что у особей, занимающих низкое ранговое положение в дендроценозе, величина первого коэффициента автокорреляции временного ряда индексов прироста практически во все периоды времени выше, чем у господствующих. Этот факт можно расценивать как свидетельство увеличения у них периода стрессовой волны, обусловленной действием неблагоприятных условий погоды или конкурентного угнетения.

**Влияние возраста деревьев на степень инерционности изменений индексов
их общего радиального прироста в сосняках Марий Эл**

Возраст в 1990 г., лет	Временной интервал, годы	ТЛУ	Значение коэффициента автокорреляции при различном временном сдвиге				
			1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
165 ¹	1842-1992	A ₂	0,721	0,426	0,226	0,140	0,063
165 ¹	1842-1910	То же	0,743	0,464	0,258	0,131	-0,025
165 ¹	1910-1992	- « -	0,678	0,358	0,187	0,161	0,214
165 ¹	1910-1950	- « -	0,605	0,257	-0,042	-0,130	-0,075
165 ¹	1951-1992	- « -	0,540	0,044	-0,159	-0,142	-0,040
95 ²	1910-1992	- « -	0,481	0,222	0,011	-0,141	-0,219
95 ²	1910-1950	- « -	0,528	0,209	-0,109	-0,253	-0,251
95 ²	1951-1992	- « -	0,434	0,185	0,048	-0,095	-0,175
85	1917-1992	- « -	0,792	0,623	0,432	0,267	0,183
85	1917-1950	- « -	0,802	0,682	0,488	0,319	0,176
85	1951-1992	- « -	0,613	0,318	0,066	-0,112	-0,038
50	1951-1992	- « -	0,490	0,434	0,265	0,341	0,361
230 ³	1817-1988	A ₅	0,918	0,844	0,757	0,675	0,603
230 ³	1867-1988	То же	0,930	0,839	0,742	0,659	0,591
230 ³	1910-1999	- « -	0,930	0,845	0,744	0,650	0,563
230 ³	1939-1988	- « -	0,786	0,573	0,436	0,384	0,335
55 ⁴	1939-1988	- « -	0,775	0,533	0,280	0,115	0,026
110	1885-1990	C ₂	0,661	0,452	0,401	0,356	0,306
110	1885-1950	C ₂	0,407	0,206	0,145	-0,057	-0,075
110	1950-1990	C ₂	0,732	0,512	0,456	0,472	0,416
140 ⁵	1856-1990	C ₃	0,706	0,487	0,425	0,381	0,412
140 ⁵	1856-1910	То же	0,561	0,163	0,083	0,053	0,132
140 ⁵	1910-1990	- « -	0,769	0,636	0,576	0,525	0,530
140 ⁵	1910-1950	- « -	0,559	0,339	0,248	0,160	0,137
140 ⁵	1950-1990	- « -	0,368	-0,011	-0,060	-0,012	-0,048
140 ⁵	1965-1990	- « -	0,204	-0,103	-0,052	-0,081	-0,232
35 ⁶	1965-1990	- « -	0,495	0,295	0,038	-0,279	-0,257

Примечание: ¹ - первое возрастное поколение древостоя на пробной площади № 32; ² - второе возрастное поколение здесь же; ³ - среднеполнотный разновозрастный древостой; ⁴ - высокополнотный одновозрастный древостой в этом же урочище; ⁵ - смешанный сложный древостой естественного происхождения, в котором доля участия сосны составляет 2-3%; ⁶ - чистые культуры сосны в этих же условиях.

Таблица 2.37

Влияние ценогического положения дерева в сосняках брусничниковых Марий Эл на степень инерционности изменения индексов их общего радиального прироста

Класс роста	Временной интервал, годы	Значение коэффициента автокорреляции при различном временном сдвиге				
		1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
Культуры 1968 года (пробная площадь № 35)						
I-II	1970-1991	0,347	0,119	-0,151	-0,163	-0,242
III	1970-1991	0,395	-0,004	-0,153	-0,110	-0,154
IV	1970-1991	0,696	0,239	-0,122	-0,226	-0,290
Культуры 1911 года (пробная площадь № 31)						
I-II	1921-1992	0,751	0,620	0,422	0,334	0,221
III	1921-1992	0,816	0,668	0,591	0,579	0,544
I-II	1950-1992	0,656	0,542	0,276	0,119	-0,016
III	1950-1992	0,713	0,565	0,331	0,217	0,118
Одновозрастный древостой естественного происхождения (пробная площадь № 30)						
I-II	1915-1988	0,901	0,818	0,751	0,671	0,610
IV	1915-1988	0,938	0,873	0,802	0,725	0,660
I-II	1915-1953	0,688	0,532	0,468	0,409	0,347
IV	1915-1953	0,856	0,749	0,636	0,510	0,427
I-II	1954-1988	0,763	0,612	0,498	0,339	0,253
IV	1954-1988	0,866	0,725	0,579	0,462	0,377

Важным показателем степени жизнестойкости деревьев является величина их отклика на изменение условий среды. Знание особенностей ответных реакций древостоев разного возраста, густоты и типов леса на внешние раздражители и различного рода стрессы необходимо для научного обоснования мероприятий по повышению устойчивости лесов. Многими исследователями (Вихров, Протасевич, 1965; Краснобаева, 1972; Тарасов, 1972; Битвинскас, 1974; Афанасьев, 1978; Полюшкин, 1979; Гортинский и др., 1981, 1986; Терсков, Ваганов, Свидерская, 1981; Феклистов, Евдокимов, 1983; Глебов, Черкашин, Мацулева, 1986; Смоляк, Болтунов, Романов, 1986) показано, что древостои разных типов леса неодинаково реагируют на действие одних и тех же погодных аномалий. Установлено, в частности, что в экстремальных условиях произрастания (сухие и заболоченные типы леса) деревья наиболее остро реагируют на флуктуации климата. отмечены также и зональные особенности ответных реакций древостоев (Розанов, 1971; Lovelius, 1997). Вопросы же по специфике проявления

климатогенных стрессов в древостоях разного возраста, а особенно густоты не нашли пока должного отражения в научной литературе. Крайне скудны сведения и об отклике на внешние раздражители разных элементов структуры годичного прироста ствола (Рубцов, Ильин, 1956). В своих исследованиях мы попытались в какой-то мере решить эти вопросы.

Характер ответных реакций организмов и сообществ на флуктуации климата лучше всего можно выявить при анализе графиков динамики параметров их состояния. В процессе проведения исследований было установлено, что действие одних и тех же погодных аномалий неодинаково отражается на росте деревьев в разных типах лесорастительных условий (рис. 2.35, 2.36, 2.37). Неодинаков и отклик на колебания условий среды у разных структурных элементов ствола. Так, к примеру, действие засухи 1972 года сильнее всего отразилось, естественно, на росте и состоянии сосняков в сухих и свежих борах. По своим последствиям оно было сопоставимым с откликом дендроценозов в этих условиях на погодные аномалии 1955 года. В наибольшей степени снизилась при этом величина индекса слоя поздней древесины (рис. 2.38). Реакция этого структурного элемента годичного кольца на воздействие засухи, как свидетельствуют приведенные данные, была мгновенной - его величина снизилась уже в текущем году. Величина же индексов слоя ранней древесины и верхушечного побега понизилась лишь в последующие 1 ... 3 года. Слабее всего отреагировали на засуху древостои в ТЛУ В₂, а особенно С₃. В биотопах, расположенных в непосредственной близости от водоемов, где деревья практически не испытывали недостатка почвенной влаги, положительная температурная аномалия привела к увеличению общего радиального прироста ствола.

Действие засухи было в целом положительным в сосняках сфагновых. Индекс прироста деревьев в этих условиях неуклонно увеличивался с 1967 года, если не считать небольшого падения его величины в 1973 и 1975 гг., вплоть до 1977-1978 гг., достигнув 140 ... 170% от среднего уровня. Последовавшее за этим сильное падение величины прироста, продолжавшееся три года и сопоставимое по величине с откликом деревьев на погодные аномалии 1962-1965 гг., было обусловлено избытком осадков и недобором тепла в вегетационные периоды 1978 и 1980 гг. (Демаков, 1992). Отклик деревьев на данные погодные аномалии в других лесорастительных условиях, особенно в мезотопных, был небольшим.

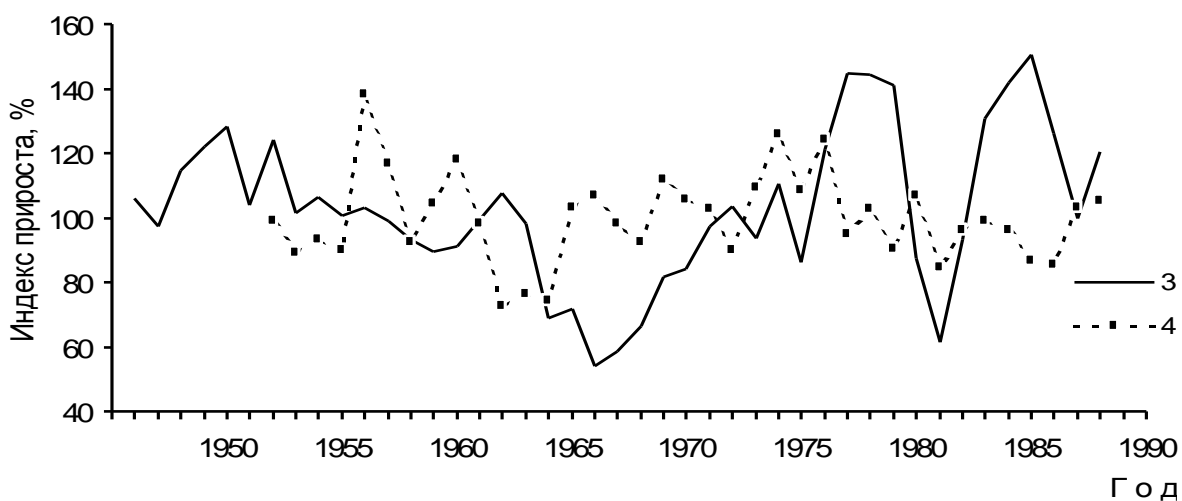
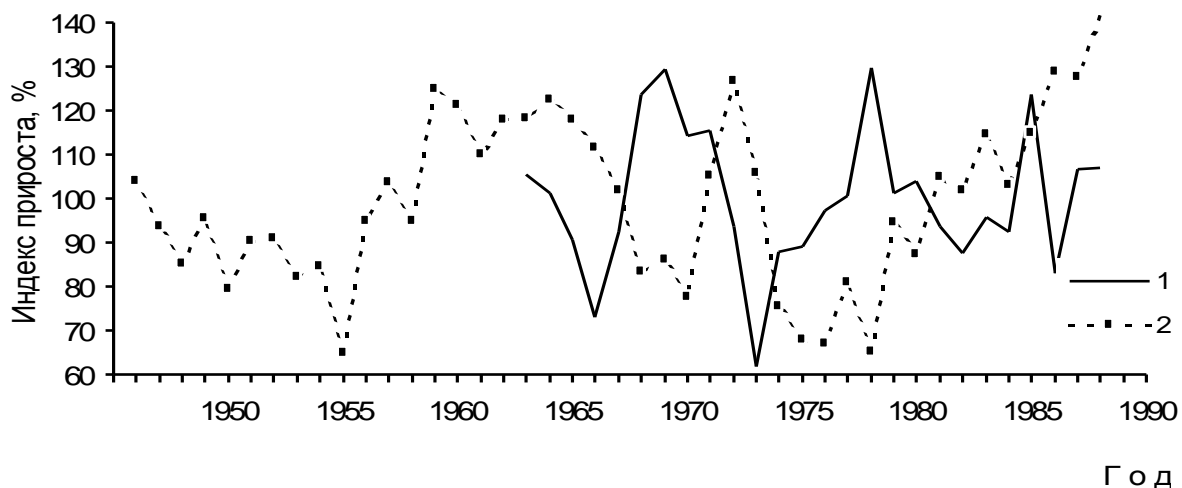


Рис. 2.35. Динамика индексов прироста в высоту сосновых древостоев Марий Эл в разных типах лесорастительных условий (1 - A₁; 2 - A₂; 3 - A₅; 4 - B₂).

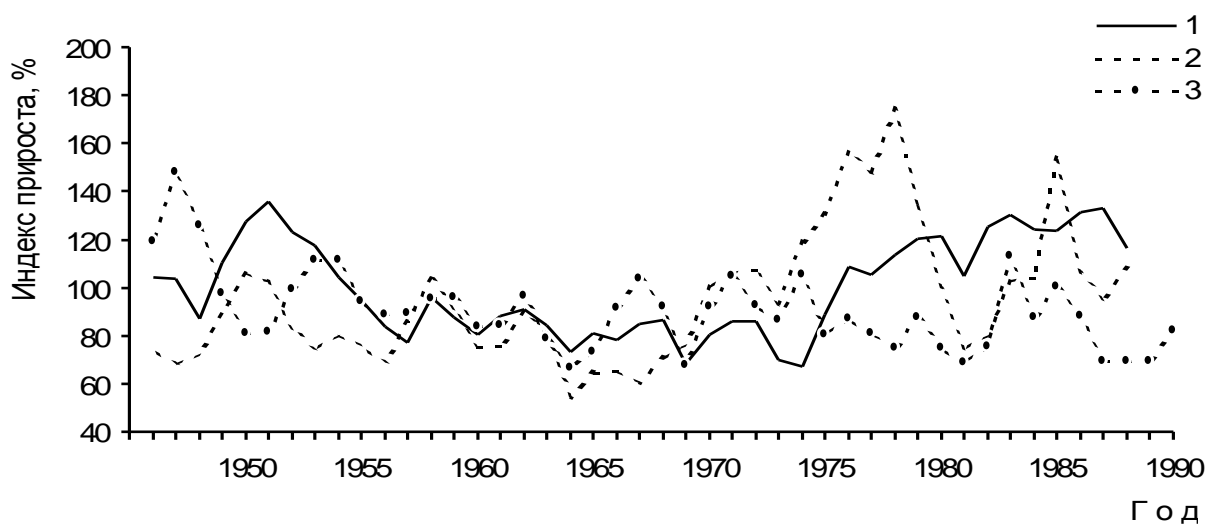


Рис. 2.36. Динамика индексов общего радиального прироста сосновых древостоев Марий Эл в различных типах лесорастительных условий (1 - A₂; 2 - A₅; 3 - C₃).

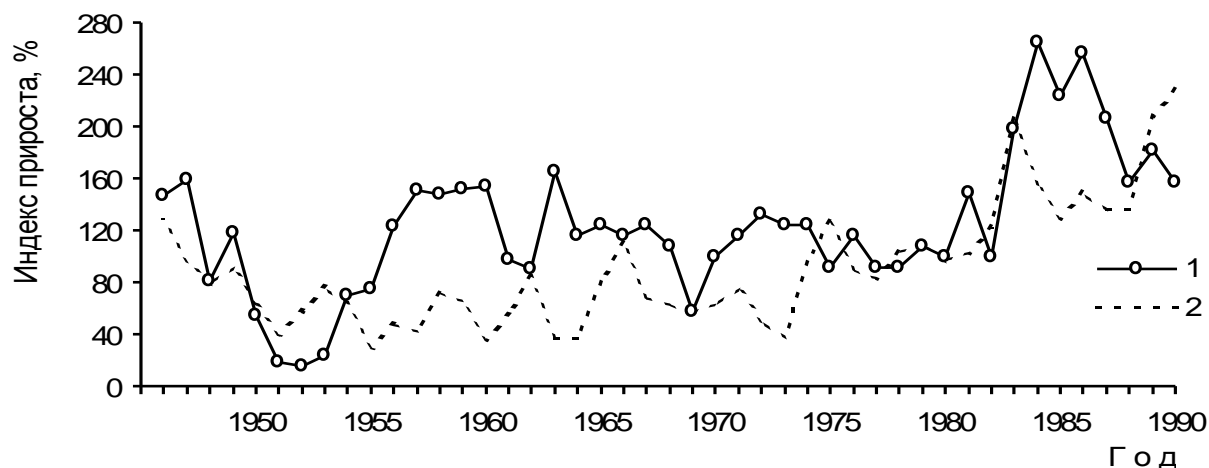


Рис. 2.37. Динамика индексов радиального прироста у одиночно растущих деревьев сосны в дер. Тойбеково Республики Марий Эл (1 - у пруда; 2 - на крестьянской усадьбе).

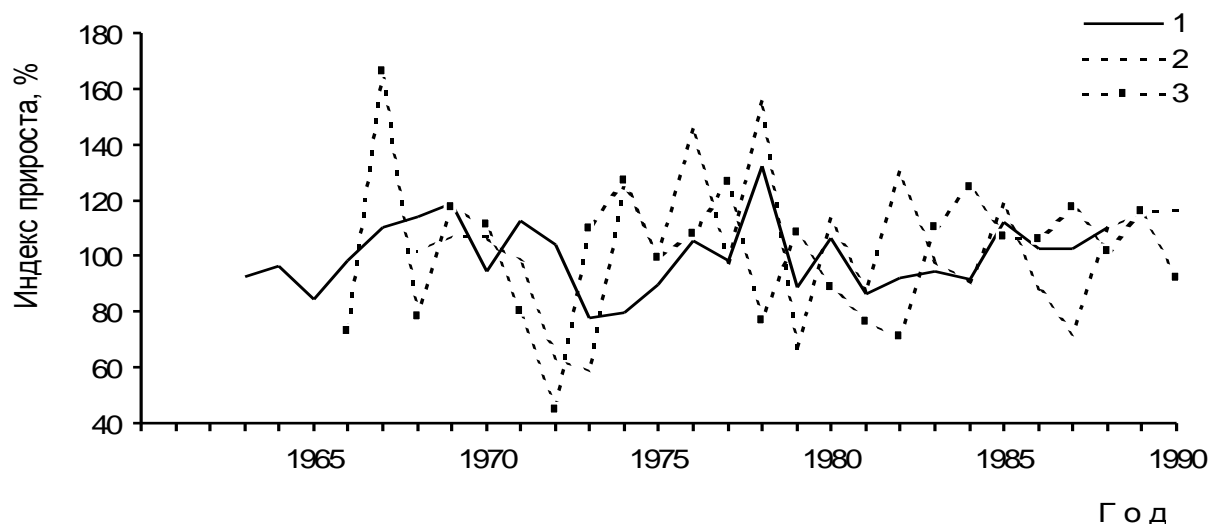


Рис. 2.38. Динамика индексов прироста разных структурных элементов ствола деревьев в культуре сосны 1962 года в ТЛУ А₂ (1 - верхушечный побег; 2 - слой ранней древесины; 3 - слой поздней древесины).

Значительная положительная температурная аномалия отмечалась и в 1984 году (Обзор ..., 1984), однако проходила она на фоне хорошей влагообеспеченности (ГТК=1,1...1,4). Большой положительный отклик, проявившийся только в течение одного 1985 года, она вызвала, как это ни странно, у деревьев, растущих не только в сухих борах, но и в местах достаточного или даже избыточного увлажнения (сфагновые болота, берега водоемов). В мезотопных же условиях отмечался небольшой либо положительный, либо отрицательный отклик. Характер отклика деревьев на погодные аномалии в определенной мере зависит от возраста и густоты древостоев. Во всех биотопах, как было установлено, перестойные деревья сильнее снижают прирост при неблагоприятных погодных

условиях и слабее увеличивают при благоприятных (рис. 2.39, 2.40, 2.41). Подобным же образом реагируют чрезмерно загущенные древостои (рис. 2.42). Влияние густоты отражается при этом в большей степени на величине отклика слоя ранней древесины, что проявляется уже в молодом возрасте (рис. 2.43).

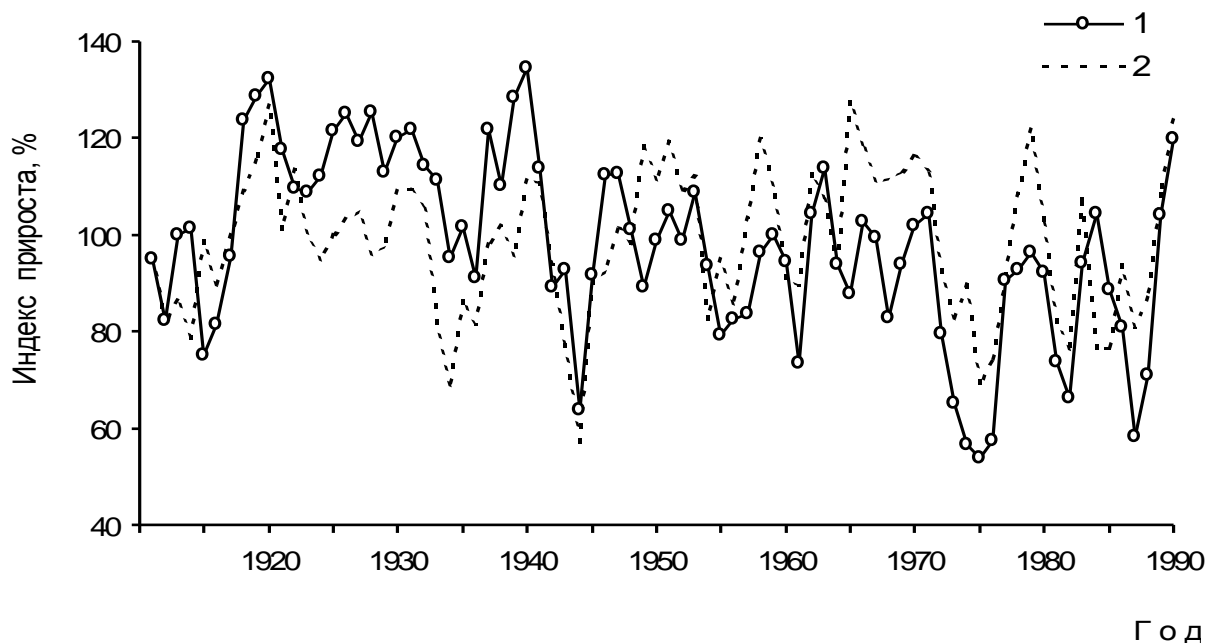


Рис. 2.39. Динамика индексов радиального прироста деревьев разных возрастных поколений в сосняке брусничниковом (пп. 32, Волжский лесхоз Марий Эл; 1 - первое поколение; 2 - второе поколение).

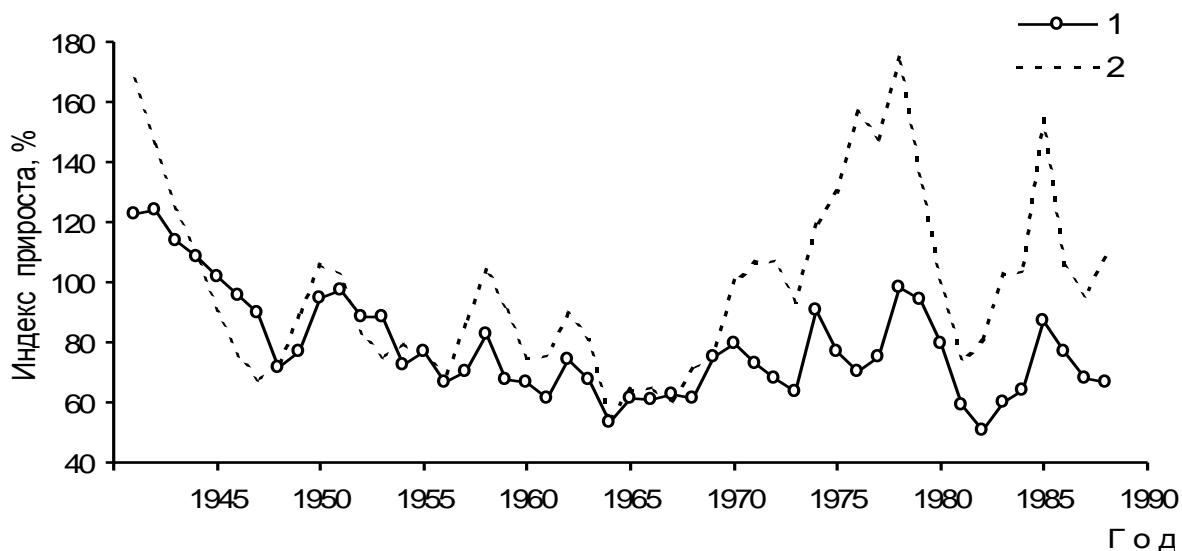


Рис. 2.40. Динамика индексов радиального прироста древостоев разного возраста в ТЛУ А₅ (пп. 28 и 33, кв. 39 Старожильского лесничества Марий Эл; тип леса сосняк кустарничково-сфагновый; 1 - 230 лет; 2 - 55 лет).

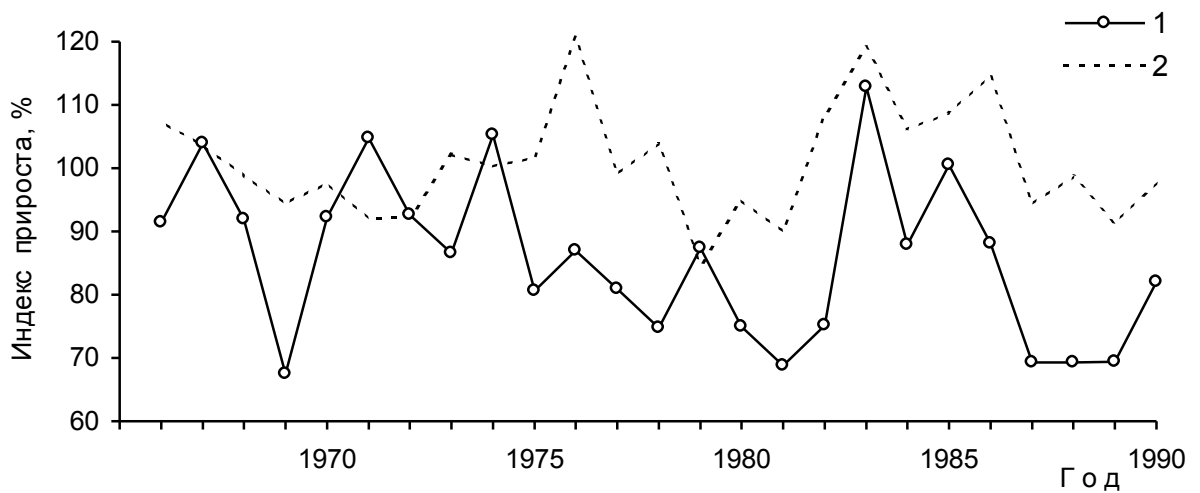


Рис. 2.41. Динамика индексов радиального прироста древостоев разного возраста в пойме р. Малая Кокшага (ТЛУ С₃; 1 - 140 лет; 2 - 40 лет).

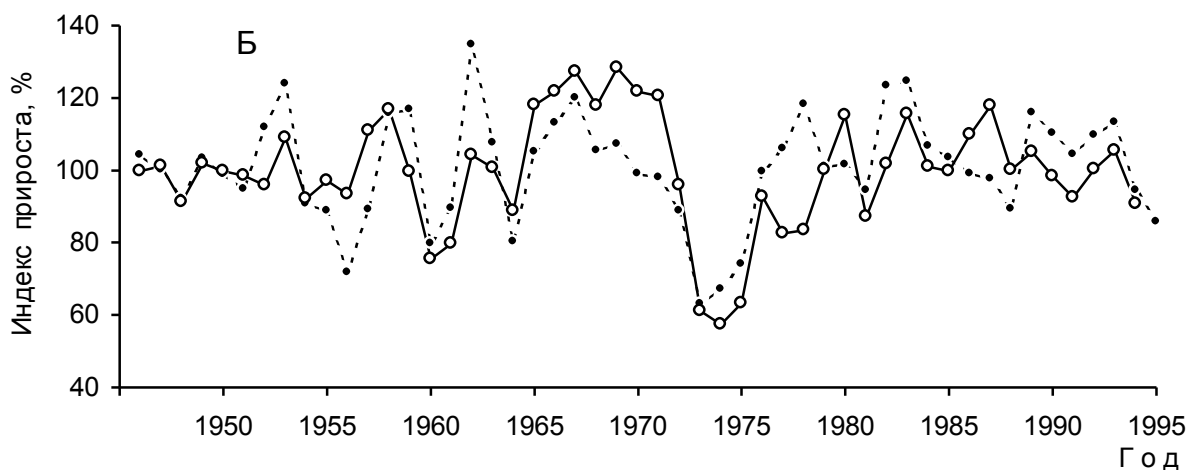
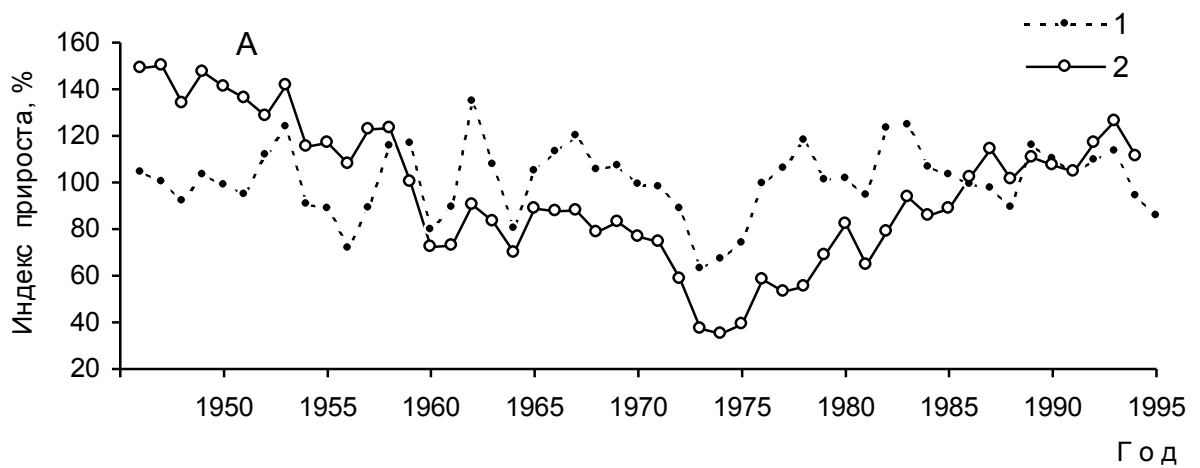


Рис. 2.42. Динамика индексов радиального прироста деревьев в древостоях разной густоты (ГПЗ «Большая Кокшага», сосняк брусничниковый; А - общая; Б - при исключении длинноволновой компоненты; 1 - редкий древостой; 2 - густой древостой).

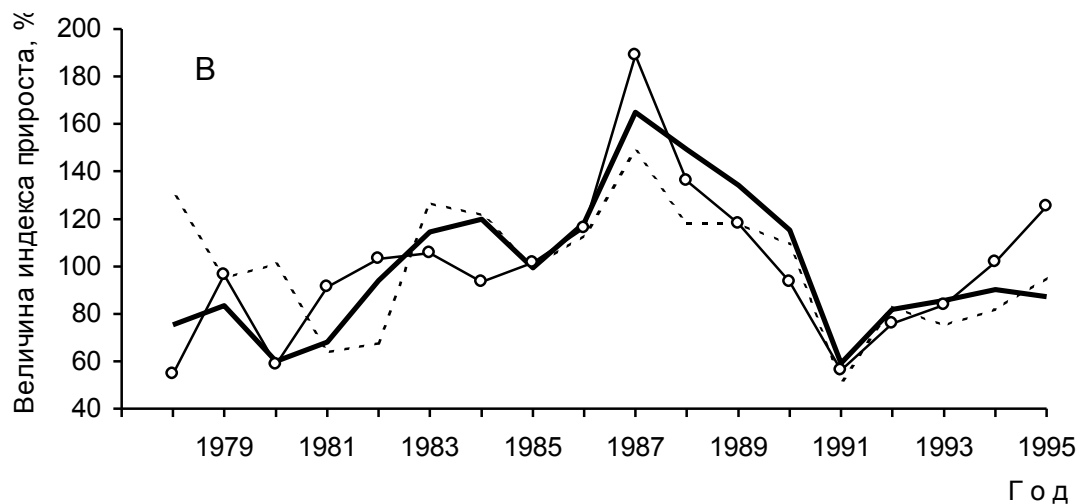
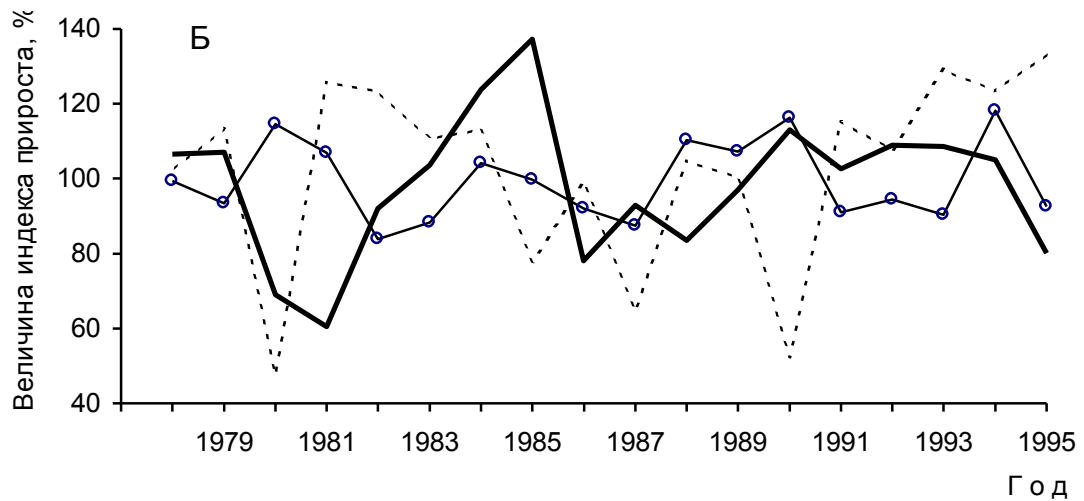
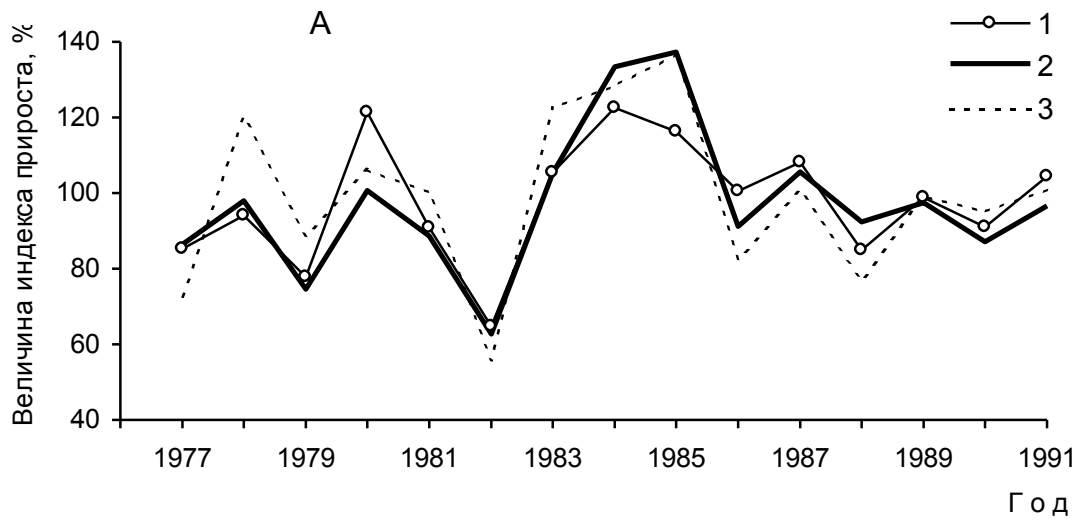


Рис. 2.43. Динамика прироста деревьев основного полога в опытных культурах сосны разной исходной густоты в ТЛЮ А₁ (А - верхушечный побег; Б - слой ранней древесины; В - слой поздней древесины; 1- 0,5 тыс. экз./га; 2- 2,9 тыс. экз./га; 3 - 11 тыс. экз./га).

При проведении дендроклиматологических исследований необходимо принимать во внимание и генетическую неоднородность популяции вида по специфике ответных реакций слагающих ее особей на внешние раздражители (Правдин, 1964; Кан-Ихи-Сакай, 1964; Розанов, 1971, 1972; Кравченко, 1972; Мамаев, 1973; Карпавичюс, 1986; Котов, 1988; Демитрова, 2000). Нами установлено, что в пределах одного биотопа даже среди деревьев одного размерного класса отмечается довольно широкая амплитуда колебаний величины текущего годового прироста всех структурных элементов ствола и большая асинхронность их многолетней ритмики (рис. 2.44). Это явление отмечено не только в сомкнутых древостоях, где оно в той или иной степени связано с элиминацией соседей-конкурентов. Оно четко проявляется, как показали проведенные нами исследования (Демаков, Полевщиков, 1997), и при отсутствии конкурентной борьбы между деревьями за жизненное пространство и высокой однородности почвенно-эдафических условий, что подтверждает его внутренне обусловленную природу. Гетерогенность популяции вида проявляется не только в специфике ритмики роста деревьев и характера ответных реакций на флуктуации климата (табл. 2.38, 2.39), но и возрастного тренда (табл. 2.40).

Таблица 2.38

Характеристика инерционности изменений индексов общего радиального прироста деревьев на сплавине оз. Кошеер (ГПЗ «Большая Кокшага», ТЛУ А₅)

Номер дерева	Значение коэффициента автокорреляции при временном сдвиге				
	1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет
1	0,782	0,728	0,609	0,555	0,465
2	0,664	0,449	0,322	0,204	0,135
3	0,789	0,596	0,440	0,362	0,416
4	0,689	0,592	0,436	0,410	0,379
5	0,403	0,325	0,290	-0,061	-0,094
6	0,597	0,485	0,247	0,314	0,292
7	0,563	0,268	0,055	-0,125	-0,121
8	0,669	0,599	0,584	0,500	0,461
9	0,736	0,570	0,378	0,307	0,244

Таблица 2.39

Анализ факторов изменчивости величины общего годового радиального прироста деревьев на сплавине оз. Кошеер (ГПЗ «Большая Кокшага», ТЛУ А₅)

Дисперсия	Сумма квадратов	Сила влияния, %	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера	
					$F_{факт.}$	$F_{0,05}$
Общая	15084	100	359	42,02		
Между деревьями	4977	33,0	8	622,2	25,12	1,64
Между годами	2378	15,8	39	60,98	2,46	2,00
Остаточная (генотипическая)	7729	51,2	312	24,77		

Параметры функций возрастного тренда общего годичного радиального прироста деревьев на сплавине оз. Кошеер (ГПЗ «Большая Кокшага», ТЛУ А₅)

Номер дерева	Вид функции возрастного тренда*	Коэффициент корреляции**
1	$Y = 7,1 + 0,035A$	0,229
2	$Y = 5,1 + 0,267A$	0,621
3	$Y = 32,4 - 1,41A + 0,023A^2$	0,761
4	$Y = 20,7 - 0,74A + 0,011A^2$	0,702
5	$Y = 24,0 - 0,162A$	0,436
6	$Y = 32,1 - 0,299A$	0,617
7	$Y = 14,3 - 0,001A$	0,004
8	$Y = 5,4 + 245,7/A$	0,638
9	$Y = 6,9 + 97,8/A$	0,281

* - величина радиального прироста дерева в *i*-том году (*Y*) выражена в единицах шкалы окуляр-микрометра; *A* - возраст дерева в *i*-том году;

** - между фактическими и расчетными данными.

Гетерогенность популяции способствует повышению эффективности использования индивидуумами энергетических и материальных ресурсов среды, которые всегда ограничены, и нивелированию прироста биомассы в экосистеме. По мнению Е.Н. Синской (1948), для вида в целом выгодно иметь в популяции особи с различными наследственными свойствами. Наличие в популяции особей с различной реакцией на изменение условий среды позволяет ценозу не только поддерживать высокую стабильность в широком диапазоне климатических условий благодаря тому, что одни особи лучше переносят засуху, вторые - переувлажнение, третьи - морозы, но и, согласно правилу Г.Ф. Гаузе (Реймерс, 1994), снизить напряженность конкурентных отношений. Асинхронность ритмики роста деревьев повышает в конечном итоге устойчивость биоценоза, позволяя свести к минимуму вероятность кризисных ситуаций, происходящих в результате взаимного наложения волновых процессов и возникновения биений, которые, как известно из механики, опасны для любой динамической системы.

В свете этого положения не могут вызывать сомнения в целесообразности предложений некоторых исследователей (Комин, 1981; Котов, 1988) по «улучшению» генетической структуры популяции путем целенаправленного отбора особей, устойчивых к действию какого-либо одного фактора среды. Эти действия, не учитывающие золотого правила природы (выигрыш в одном - обязательный проигрыш в другом) и способствующие обеднению генофонда, являются несостоятельными, т.к. рано или поздно приведут к вырождению популяции и ее неминуемой гибели.

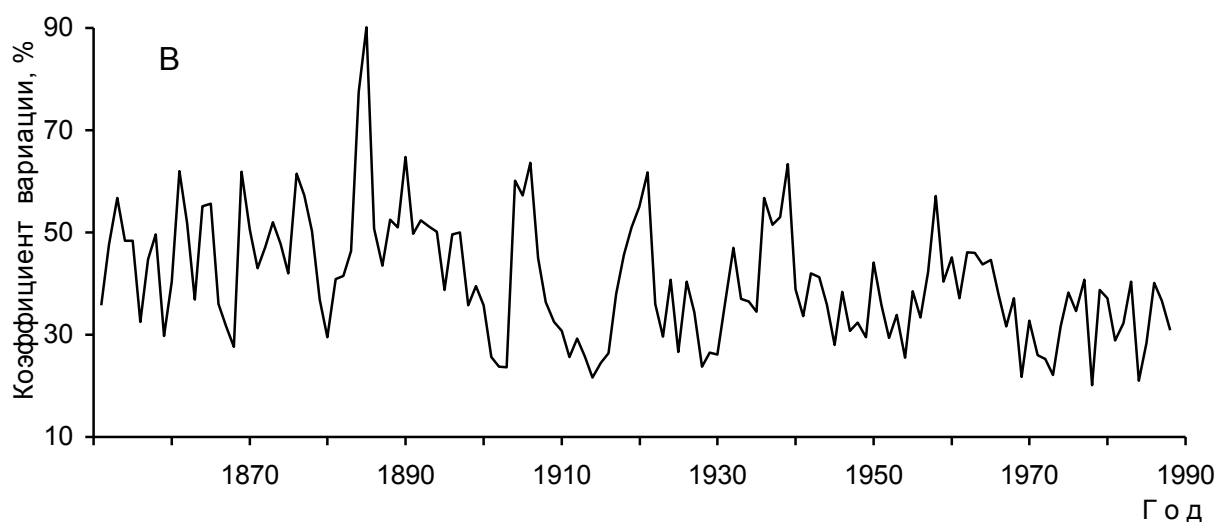
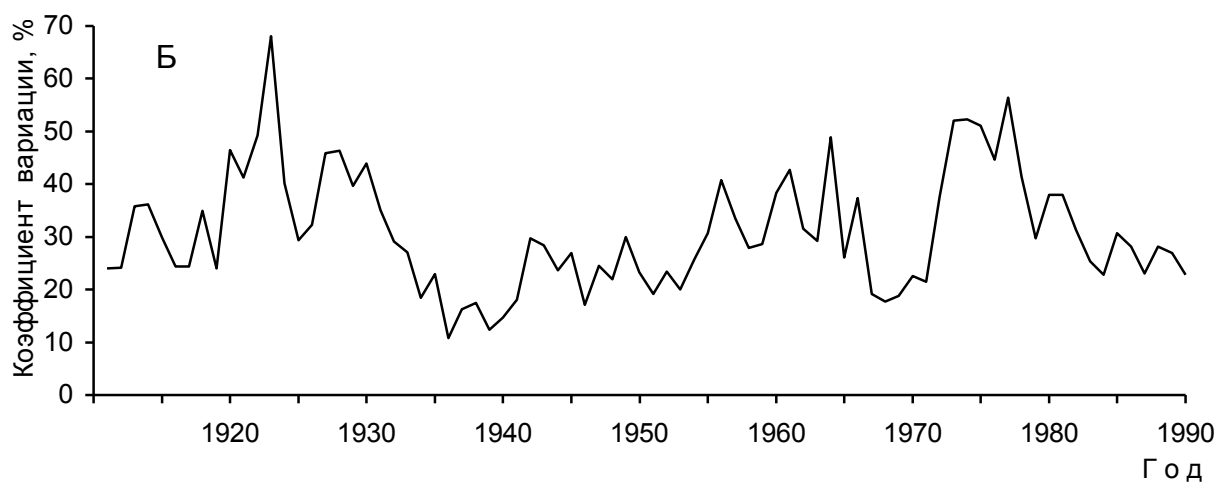
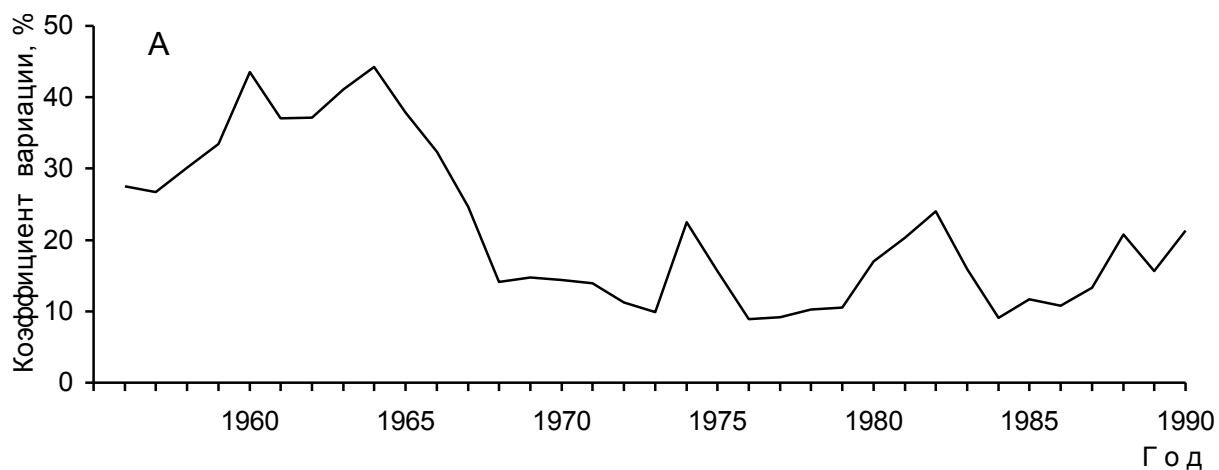


Рис. 2.44. Динамика значений коэффициента вариации величины текущего годичного прироста у господствующих деревьев в сосняках Марий Эл (А - верхушечный побег в культуре в ТЛУ В₂; Б - общий радиальный прирост в культуре в ТЛУ А₂; В - общий радиальный прирост древостоя естественного происхождения в ТЛУ А₅).

Несостоятельны, на наш взгляд, и попытки реконструкции, а особенно прогноза динамики климата по данным анализа рядов только общей ширины годовичных колец (Молчанов, 1976; Ловелиус, 1979, 1997; Шиятов, 1981; Адаменко, 1986) - для этого необходимо привлекать данные по динамике роста разных структурных элементов ствола, которые, как показано выше, по-разному отражают информацию об изменениях внешней среды. Для повышения точности реконструкции динамики климата необходимо также использовать широкий спектр биотопов, а не ограничиваться, как это принято сейчас, выбором древостоев, произрастающих лишь в экстремальных экологических условиях. Однако даже и при таком подходе разрешающая способность дендроиндикационного метода не позволит с высокой точностью воспроизвести значения метеопараметров конкретного года, не говоря уже об отдельно взятом месяце, как это пытаются сделать некоторые исследователи (Адаменко, 1986). Рост древесного растения – многопараметрический процесс. Накопленные наукой данные свидетельствуют о неоднозначности реакции прироста деревьев в ответ на одни и те же изменения внешних условий. И, наоборот, разные по природе воздействия могут отражаться сходным образом. Для большинства регионов лимитирующие факторы обычно сменяют один другой в течение одного или нескольких сезонов, поэтому однозначное соответствие между шириной годовичного кольца и динамикой какого-либо одного из них установить строго не удастся (Терсков, Ваганов, Свидерская, 1981; Демитрова, 2000). Поскольку лимитирующим ни в одном биотопе не может быть постоянно один и тот же фактор (речь может идти лишь о большей или меньшей вероятности воздействия того или иного фактора в качестве лимитирующего), то прогноз динамики климата, особенно долгосрочный, по данным дендрохронологических рядов в пределах лесной зоны **принципиально невозможен**. К тому же следует принимать во внимание и тот факт, что следствие всего лишь объясняет причину, но не предопределяет ее (по ходу отклика, обусловленного многими причинами, невозможно восстановить ход каждого отдельного фактора). Только в экстремальных условиях произрастания, где лимитирующим является лишь один фактор, можно надеяться на получение определенных результатов.

При поиске причинно-следственных связей и корреляционных зависимостей древесного прироста с параметрами внешней среды и разработке математических моделей необходимо учитывать, что деревья представляют собой так называемые «черные ящики», которые значительно преобразуют поступающие сигналы. Характер искажения сигнала может быть оценен в простейшем случае, если принять «черный ящик» за линейный дифференциальный оператор, по двум основным параметрам: времени задержки выхода сигнала из «ящика» (τ) и времени его затухания в нем (z). Результаты исследований показывают, что слой поздней древесины изменяется под действием факторов внешней среды практически без задержки. Величина же слоя ранней древесины и верхушечного побега изменяется при этом лишь на следующий год, а иногда и спустя 2-3 года.

Время затухания сигнала зависит от индивидуальных свойств деревьев и лесных экосистем. Старые деревья более инертны, т.е. обладают долгой «памятью», по сравнению с молодыми, которые быстрее перестраиваются к новому режиму. В густых древостоях сигнал затухает медленнее, чем в редких. Период затухания сигнала зависит и от величины импульса - чем он мощнее, тем дольше длится восстановление утраченного равновесия. Величина ответной реакции на внешнее раздражение и зависит также от текущего состояния дерева. Определяется она в конечном итоге не суммарным действием всех внутренних и внешних сил, а, согласно широко известному правилу Ю.Либиха (Одум, 1975; Реймерс, 1994), лишь одной из них, которая является в текущий момент времени лимитирующей. В густых насаждениях прирост деревьев отражает влияние в основном ценотического фактора, в редкостойных – климатического (Кузьмичев, 1986). Все эти моменты необходимо учитывать при разработке математических моделей отклика древостоев на флуктуации параметров климата.

Результаты проведенных исследований, таким образом, убедительно свидетельствуют о том, что ритмика роста древостоев отражает не только влияние внешних по отношению к ним факторов, но и внутренних их свойств, искажающих исходный сигнал и усложняющих выявление причинно-следственные связи. Дендроценозы, таким образом, ведут себя подобно триггерам, т.е. преобразователям поступающих сигналов, и автогенераторам волн, что свойственно вообще-то говоря многим, если не всем, биологическим системам (Алексеев, 1976; Пузаченко, 1986). Данный факт, давно описанный в литературе (Комин, 1971, 1973; Юкнис, Шипените, Жилявичус, 1985; Малоквасов, 1986), многими исследователями до сих пор не учитывается, что приводит к неверным выводам и ошибкам при подборе математических моделей, которые не могут адекватно описать реальную действительность. Этим, вероятно, объясняется и большинство имеющихся разногласий.

Лесные экосистемы, являясь термодинамически открытыми, чутко реагируют на внешние импульсы различной природы. Выведенные из некоторого устойчивого состояния, они за счет внутренних ресурсов и сил пытаются его восстановить. Чередование внешних толчков различной мощности, не отличающихся особой регулярностью, во взаимосвязи с внутренними свойствами экосистем формируют сложный волнообразный квазипериодический ход древесного прироста. Волновой спектр временных рядов индексов прироста деревьев, как показано было выше, состоит из самых разнообразных гармоник. Установлено, что длинноволновые довольно упорядоченные колебания с периодом выше 25-30 лет, характерные для высокосомкнутых древостоев, обусловлены в большей степени внутренними причинами, связанными с процессом изреживания леса и инерционностью механизма саморегуляции, действующего на основе обратных связей. В пределах одного биотопа они происходят довольно синхронно у всех деревьев, независимо от их рангового положения (рис. 2.45). Коротковолновые же колебания в некоторой степени асинхронны и обусловлены различиями ответных реакций индивидуумов на флуктуации метеопараметров.

Действие факторов внешней среды на динамику прироста деревьев проявляется сильнее в том случае, если их мощность, как это следует из принципа минимума Ю.Либиha, перекрывает лимитирующее влияние внутриценотических факторов. Это положение не ново и уже нашло в той или иной мере отражение в литературе (Попков, 1988).

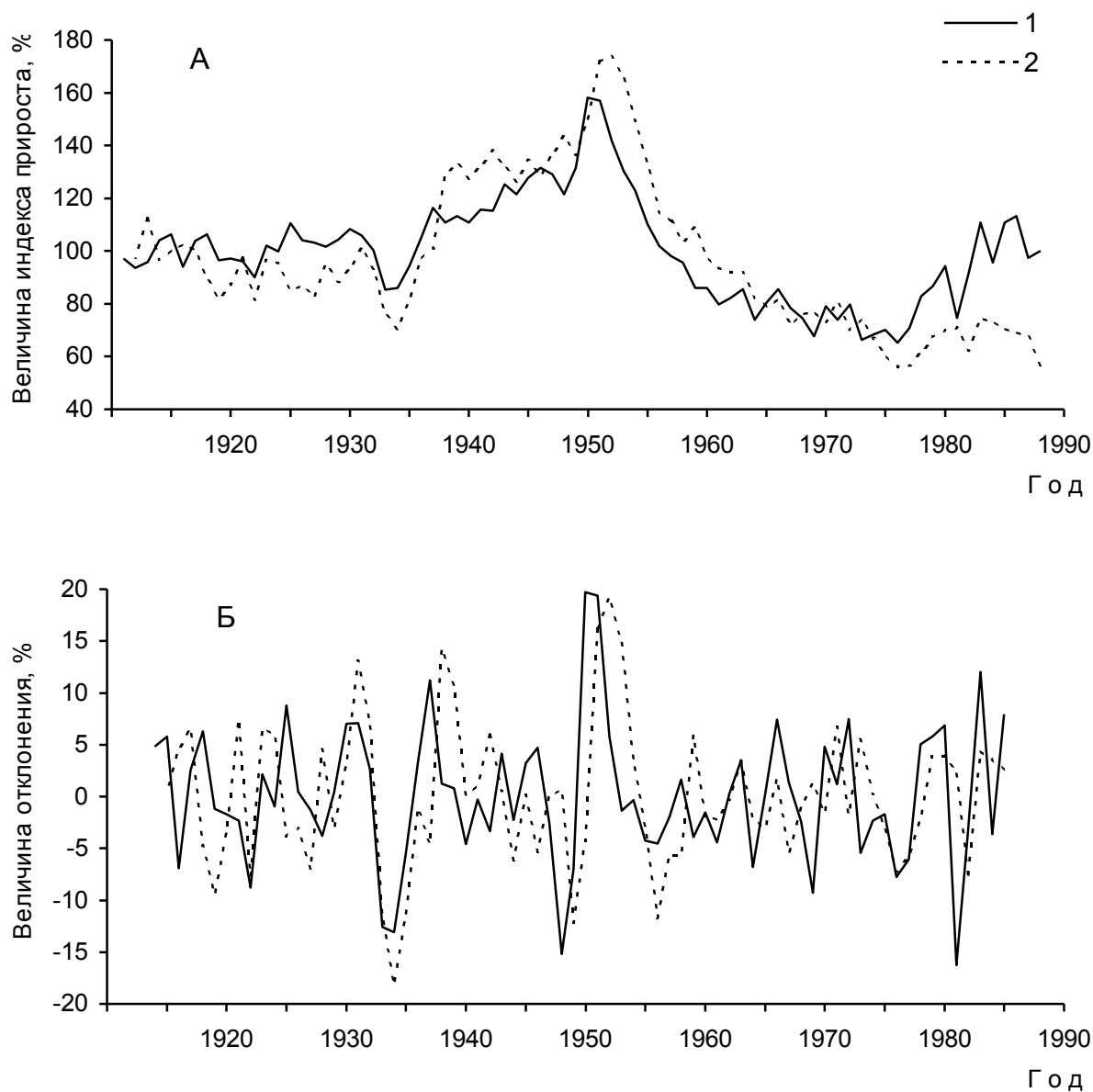


Рис. 2.45. Ритмика индексов общего радиального прироста у деревьев разного ценотического положения в сосняке брусничниковом (пп. 30, Старожильское лесничество Пригородного лесхоза Марий Эл; А - исходные ряды индексов прироста; Б - коротковолновая компонента; 1 - господствующие; 2 - угнетенные).

Исследования показали, что ритмика роста деревьев не является полностью стихийным и бесконтрольным для человека процессом. В определенных рамках им можно управлять, регулируя густоту и состав древостоя, подлеска и подроста, т.к. структурная организация экосистем полностью определяет их

временную организацию и динамические характеристики. При этом, однако, необходимо принимать во внимание явление резонанса, при котором резко возрастает амплитуда вынужденных колебаний, приводящих к саморазрушению системы (Пузаченко, 1986). Из механики известно, что одно из основных условий устойчивости систем - отсутствие биений, возникающих вследствие резонанса. Это же правило относится к биологическим системам, которые при наиболее общем подходе можно рассматривать как колебательные (Алексеев, 1976; Пузаченко, 1986). Нами установлено, что своеобразным проявлением биений в лесных экосистемах являются вспышки массового размножения ксилофильных насекомых, возникающие в однородных по структурным и динамическим характеристикам лесных массивах (Демаков, 1994, 1996, 1997, 1998). Задачи лесоводов, исходя из этого, заключаются в увеличении мозаичности лесов и сохранении природного уровня генетического разнообразия популяций древесных растений. Эти мероприятия позволят свести до минимума вероятность вхождения в резонанс ритмики роста древостоев на больших площадях и возникновения вспышек массового размножения фитопатогенных организмов.

2.4. Рост деревьев и пропорции между элементами структуры ствола

Любой организм, представляющий собой, как известно, целостную и высокоорганизованную систему, приспособляясь в процессе роста к условиям среды, изменяет размеры своих органов и пропорции всего тела таким образом, чтобы они, согласно принципам оптимальности и структурной корреляции Ж.Кювье (Розен, 1969; Реймерс, 1994), наилучшим образом выполняли в сложившейся экологической обстановке возложенные на них функции. Изменение пропорций тела у растений и животных в тех или иных свойственных виду пределах является формой их адаптации к условиям среды, приобретенной эволюционно и закрепленной наследственно (Синнот, 1963). Это адаптационное свойство позволяет им, исходя из конституции организма и сложившейся экологической обстановки, оптимизировать протекание физиологических процессов и поддерживать свою жизнеспособность. У деревьев, как было показано выше, изменение пропорций тела происходит в результате различий скоростей роста ствола в высоту и толщину.

Жизнеспособность дерева, как и любого организма, сохраняется до тех пор, пока пропорции его органов и тела не выйдут за некоторые свойственные виду и соответствующие условиям среды рамки. Нарушение пропорций приводит к дисбалансу физиологических процессов, снижению жизнеспособности организма и даже его гибели (Шварц, Смирнов, Добринский, 1968). У деревьев нарушение пропорций ствола приводит, кроме того, к снижению устойчивости к естественным механическим нагрузкам - ветру, ожеледи и навалу снега.

Величина пропорций ствола, исходя из этой концепции, может являться хорошим индикаторным признаком состояния жизнеспособности дерева. Впервые на это обратили внимание русские лесоводы Я.С. Медведев (1884, 1910) и А.Г.

Марченко (1901), указав на возможность использования для оценки степени светолюбия деревьев, их конкурентной угнетенности и жизнеспособности пропорцию между высотой и диаметром ствола. Важность сохранения деревьями определенных пропорций ствола в процессе своего развития была отмечена также Г.Р. Эйтингеном (1918) и Н.В. Третьяковым (1927). Данная идея позднее была подхвачена К.К. Высоцким (1962), который предложил использовать для этой цели индекс напряжения роста, являющийся отношением высоты дерева к площади поперечного сечения его ствола, через которое, по сути дела, осуществляется транспорт физиологических растворов от корней к кроне. Полученные ими результаты, однако, характеризовали изменение пропорций H/D и H/G в основном лишь с качественной стороны и были явно недостаточными для разработки математических моделей.

Пропорции H/D и H/G отражают не только габитус, т.е. внешний облик деревьев, показывая сколько единиц длины ствола приходится на одну единицу его диаметра или площади сечения, которые косвенно отражают площадь жизненного пространства особи, но и несут информацию о внутренних процессах роста, характере распределения потоков вещества и энергии между органами. Чем больше величина отношений H/D и H/G , тем больше прирост в высоту преобладает над приростом в толщину и тем большая часть питательных веществ из имеющихся ресурсов направляется деревом на образование верхушечного побега. П.В. Воропановым (1956, 1961, 1973) и Е.П. Проказиным (1959) показано, что величина отношений H/D и H/G определяет уровень жизнеспособности дерева, т.к. морфологические и физиологические изменения в организме древесных растений тесно связаны друг с другом.

Это весьма интересное и многообещающее направление лесоводственных исследований, связывающее воедино процессы роста, дифференциации и изреживания древостоев, не получило, к сожалению, должного развития. Различные исследователи (Габеев, 1973; Загреев, 1974, 1978; Юкнис, 1982; Ключюс, 1986; Венк, 1987; Грис, 1987; Еремин, 1989) хотя и рекомендуют использовать пропорции H/D (иногда D/H), которую можно назвать показателем конкурентной подавленности, в качестве критерия «нормальности» и «надежности» древостоев, а также выбора перспективных деревьев, но либо совсем не приводят каких-либо количественных придержек, либо очень слабо их обосновывают. До настоящего времени не создано математических моделей, отражающих характер изменения значений H/D и H/G с возрастом и густотой древостоев, а также ранговым положением деревьев в дендроценозе; не установлены и возможные пределы изменений их значений. Без решения этих вопросов невозможно как оценить информативную значимость данных пропорций, так и обосновать мероприятия по выращиванию устойчивых к неблагоприятным факторам среды лесов.

Рассмотрим, прежде всего, закономерность изменения пропорций ствола у деревьев в пределах одного древостоя. Исследователями давно установлено наличие очень тесной связи между высотой дерева, с одной стороны, и диамет-

ром ствола или площадью его сечения, с другой (Анучин, 1982). Для математического описания характера этой связи чаще всего используют степенную или логарифмическую функции вида $Y = a \cdot X^b + c$ и $Y = a \cdot \ln X + b$. Проведенные нами расчеты показали, однако, что данные функции являются не более чем удачными аппроксимирующими выражениями, которые не могут претендовать на всеобщность. В качестве универсальной математической модели данной связи лучше всего подходит функция Митчерлиха $Y = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot X)]^b + 1,3$. Ее константы имеют конкретный биофизический смысл: K - высота господствующих деревьев, которой они достигли или могут достичь в процессе роста; a - параметр интенсивности дифференциации деревьев по жизнеспособности в процессе их роста; b - параметр торможения процесса дифференциации. Эти параметры уравнения являются, в свою очередь, функциями от возраста и густоты древостоев, а также условий произрастания и вида древесного растения. Моделями пропорций ствола являются, следовательно, выражения:

$$H / D = \{K \cdot [1 - \exp(-a_1 \cdot X)]^{b_1} + 1,3\} / D$$

$$H / G = \{K \cdot [1 - \exp(-a_2 \cdot X)]^{b_2} + 1,3\} / G$$

Исследования показали, что деревья в пределах древостоя различаются не только своими размерами, но и пропорциями ствола - по мере их отставания в росте от лидирующих особей величина пропорций H/D и H/G неуклонно увеличивается. Большое влияние на величину этих пропорций ствола оказывает исходная густота древостоев - ее увеличение, снижающее площадь жизненного пространства особи и усиливающее конкурентную борьбу за световое довольствие, приводит к тому, что прирост в высоту начинает все больше преобладать над приростом в толщину. Особенно сильно под влиянием густоты изменяются пропорции ствола у наименее развитых деревьев, рост которых в толщину идет с большим напряжением сил (рис. 2.46).

Величина пропорций между элементами структуры ствола деревьев не остается постоянной и во времени. По мере роста древостоев и постепенного освобождения жизненного пространства для выживающих в ходе конкурентной борьбы особей величина значений пропорции H/D , по данным Я.С. Медведева (1884, 1910), монотонно убывает. Характер временной динамики показателя не зависит при этом ни от географических условий, ни от класса бонитета древостоя, ни от типа его роста - все динамические ряды, как утверждает В.В. Загреев (1974, 1978), образуют довольно узкий пучок линий (он анализировал, правда, изменение величины пропорции D/H). Расчеты, проведенные нами по данным всеобщих таблиц хода роста сосновых древостоев, составленных коллективом ВНИИЛМ (Лесотаксационный справочник, 1980), не подтвердили вывода исследователей о монотонности убывания с возрастом величины H/D . Кривые имеют в большинстве случаев четко выраженную куполообразную форму с сильной асимметрией и точкой экстремума, приходящейся на возраст

20 ... 30 лет (рис. 2.47). До этого момента у деревьев отмечается некоторое превалирование прироста в высоту над приростом в толщину, достигающее кульминации в период интенсивного изреживания древостоев. По мере дальнейшего роста деревьев прирост по диаметру все больше начинает преобладать над приростом в высоту. Для их описания лучше всего подходит функция оптимума, параметры которой приведены в табл. 2.41.

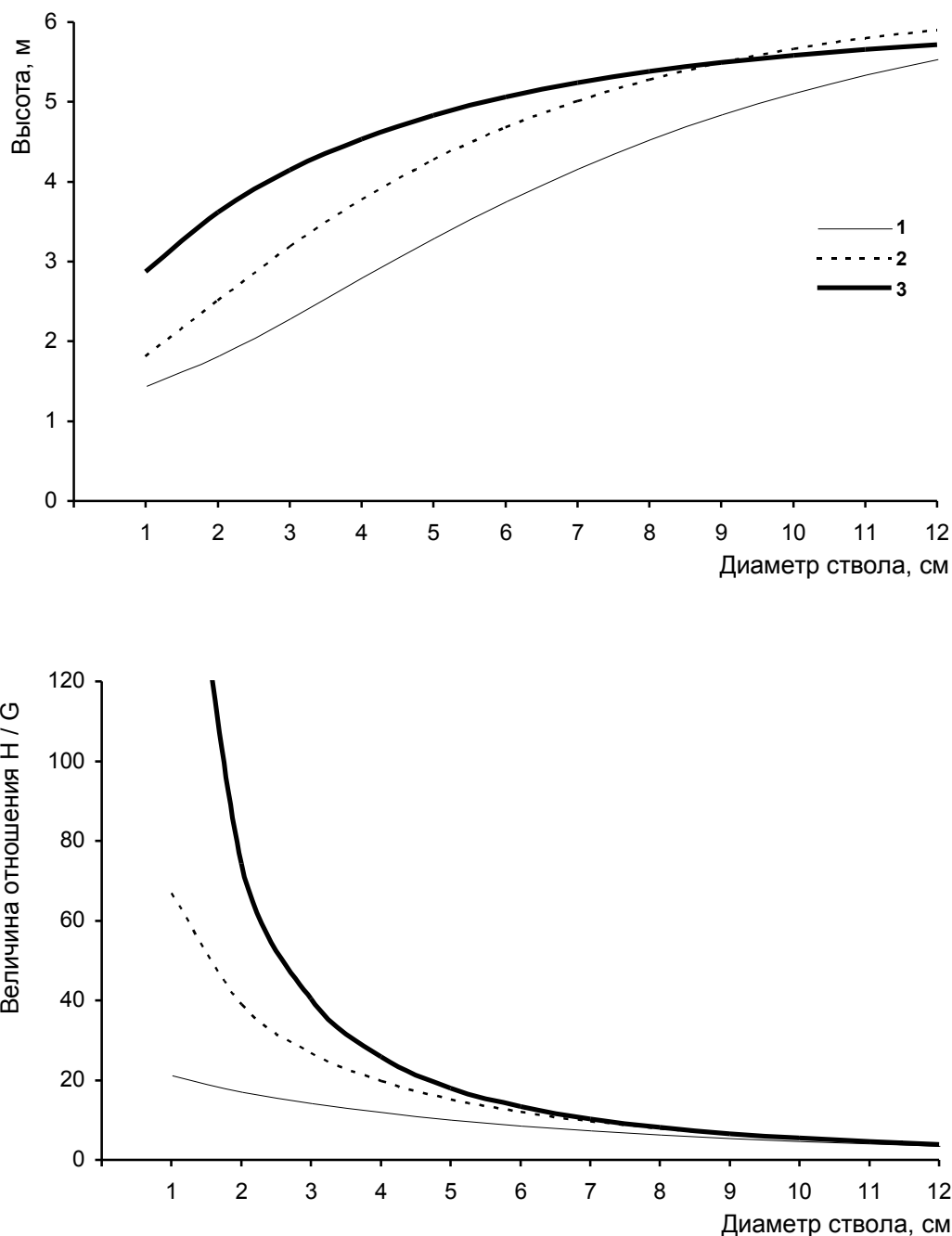


Рис. 2.46. Пропорции ствола деревьев в 15-летних культурах сосны разной исходной густоты (1 - густота 1 тыс. экз./га; 2 - 2,9 тыс. экз./га; 3 - 11 тыс. экз./га).

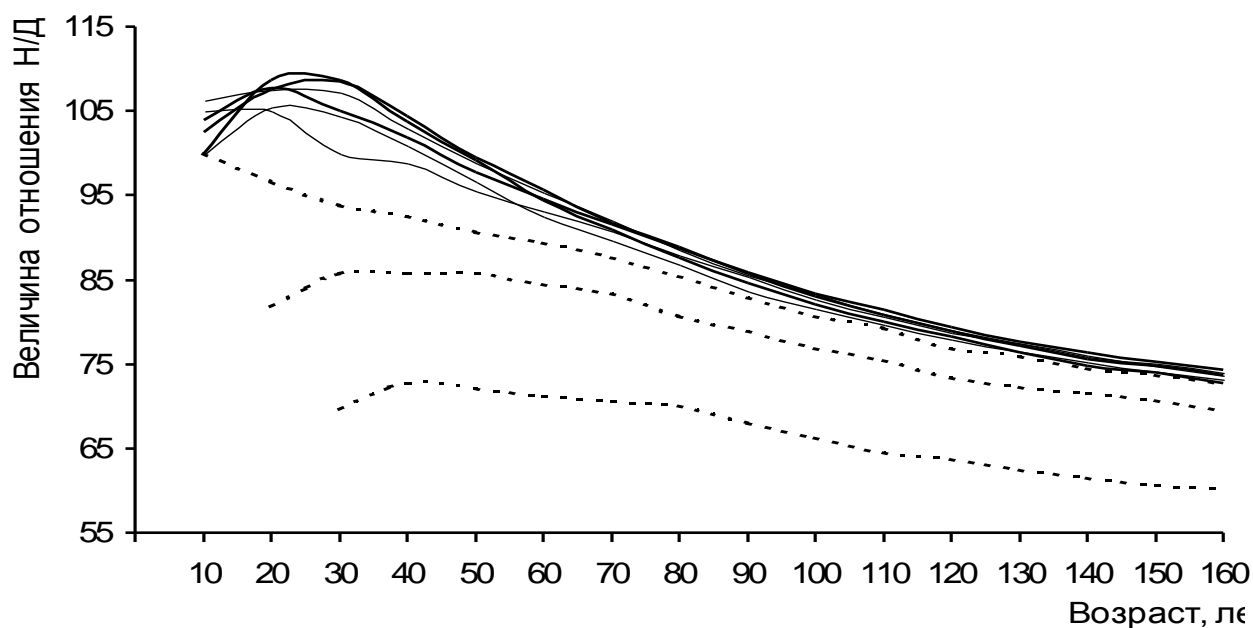


Рис. 2.47. Возрастная динамика величины пропорции H/D в сосняках различных классов бонитета (по данным ТХР ВНИИЛМ, штриховые линии сверху вниз - древостои V, Va, Vб классов бонитета).

Таблица 2.41

Значения параметров функции возрастной динамики пропорции H/D в сосняках различных классов бонитета (по данным ТХР ВНИИЛМ)

Класс бонитета	Значение параметров функции $H/D = a \cdot (A/100)^b \cdot \exp[-c \cdot (A/100)] + d$				
	a	b	c	d	S_{yx}
Iб	148,4	0,584	2,644	70,8	0,39
Ia	229,9	0,758	3,117	71,3	0,68
I	168,8	0,610	2,637	70,7	0,44
II	108,9	0,379	2,034	68,9	0,32
III	105,3	0,394	2,047	69,6	0,36
IV	63,8	0,119	1,091	61,6	0,56
V	57,6	0,124	0,837	56,1	0,53
Va	176,7	1,151	2,787	66,1	0,32
Vб	229,9	1,598	3,240	57,3	0,41

Кривые возрастной динамики пропорции H/D сосняков высших классов бонитета образуют довольно плотный пучок линий: наибольшие различия отмечаются в древостоях 30-летнего возраста (на 9%). На остальном временном интервале различия не превышают по абсолютной величине 4%, полностью исчезая после 60 лет. В реальных древостоях кривые временной динамики пропорции H/D также имеют точку экстремума (рис. 2.48), положение которой, однако, нестабильно и значительно изменяется по градиенту возраста. Математиче-

ской моделью исходных временных рядов является как описанная выше функция оптимума, так и более сложные функции или их аддитивная смесь. Так, к примеру, динамику H/D модельных деревьев, приведенную в работе Я.С. Медведева (1910), описывают следующие функции:

- модельное дерево № 4:

$$H/D = 86997 \cdot (A-20)^{7,872} \cdot \exp[-15,22 \cdot (A-20)^{0,256}] + 76;$$

$$R^2 = 0,930; S_{y,x} = 0,86;$$

- модельное дерево № 5:

$$H/D = 18,7 \cdot \{1 - \exp[-0,0702 \cdot (A-21)]\} + 0,0335 \cdot (A-21)^{19,81} \cdot \exp[-19,34 \cdot (A-20)^{0,333}] + 61,3;$$

$$R^2 = 0,993; S_{y,x} = 0,45;$$

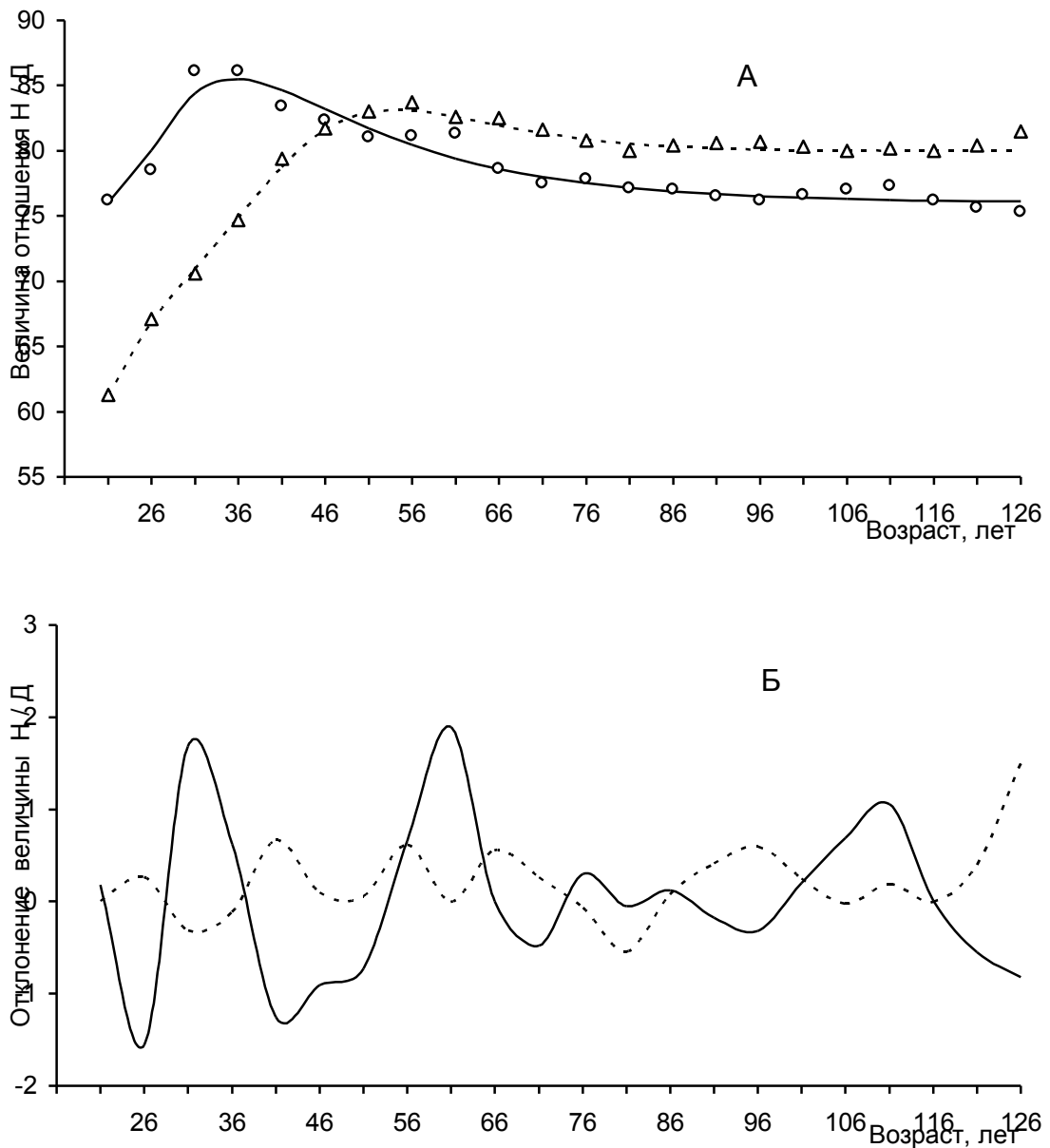


Рис. 2.48. Возрастная динамика величины пропорции H/D в реальных древостоях (А - возрастной тренд, Б - волновая составляющая; исходные данные: Я.С. Медведев, 1910).

Отличительной чертой временной динамики H/D в реальных условиях является наличие четко выраженной волновой составляющей, обусловленной действием внутриценотических факторов, приводящих к асинхронности хода роста деревьев по высоте и толщине (Власов, Филипчук, 1989). Так, по мере увеличения сомкнутости полога скорость прироста деревьев по высоте снижается в значительно меньшей степени, чем по диаметру, что объясняется их стремлением выбиться к свету. Сообразно с этой целевой установкой происходит распределение запаса питательных веществ между органами растения - основная их часть поступает в тот орган, от которого в данный момент времени в наибольшей степени зависит жизнеспособность дерева. В период же следующий за волной интенсивного изреживания, деревья сильнее развивают свой ствол и корни, стремясь захватить как можно больше освободившегося от конкурентов жизненного пространства. Таким образом, математической моделью динамики пропорции H/D в реальных условиях является та же аддитивная смесь функций возрастного тренда, сложной волновой составляющей и «шумовой» компоненты, которая описывает процессы роста древостоев. Кривые возрастной динамики пропорции H/G не имеют точки перегиба и четко различаются по классам бонитета древостоев (рис. 2.49). Для их аппроксимации наилучшим образом подходит модифицированная функция Ципфа-Парето-Мандельброта, параметры которой приведены в табл. 2.42.

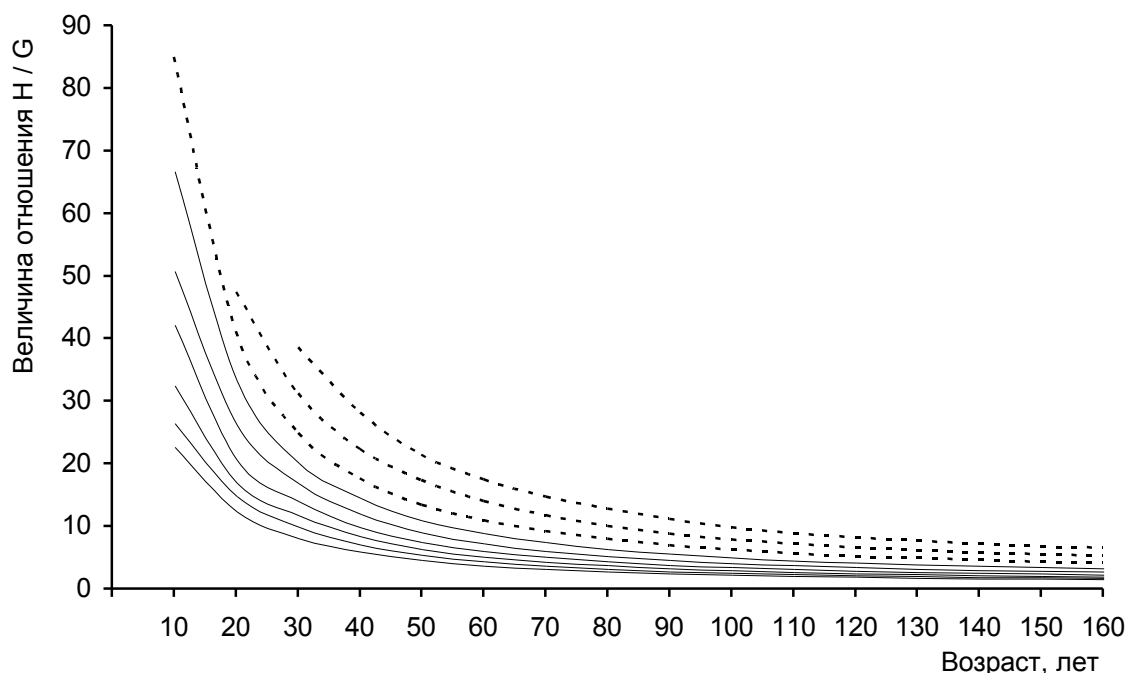


Рис. 2.49. Возрастная динамика значений пропорции H/G в сосновых древостоях различных классов бонитета (по данным ТХР ВНИИЛМ; штриховые линии - древостои V, Va, Vб классов бонитета; классы бонитета следуют снизу вверх в порядке снижения производительности древостоев - самая нижняя линия соответствует Ib классу бонитета; высота выражена в сантиметрах, площадь сечения ствола - в см^2).

Значения параметров функции возрастной динамики пропорции H/G в сосняках различных классов бонитета (по данным ТХР ВНИИЛМ)

Класс бонитета	Значение параметров функции $H/G = K \cdot \exp \{-a \cdot [(A-10)/100]^b\} + m$				
	K	a	b	m	$S_{y,x}$
Iб	21,11	3,830	0,749	1,64	0,84
Ia	24,73	3,803	0,770	1,81	0,83
I	30,71	3,623	0,713	1,92	0,74
II	40,11	3,690	0,682	2,17	0,87
III	48,06	3,966	0,738	2,83	1,71
IV	63,41	4,126	0,728	3,49	3,69
V	80,67	4,171	0,714	4,28	4,29
Va	116,7	3,650	0,566	4,07	0,95
Vб	201,2	3,794	0,472	4,42	1,06

В предыдущем разделе отмечалось, что текущие значения высоты и диаметра среднего дерева в дендроценозе зависят не только от его возраста, но и исходной густоты. Следовательно, густота древостоев должна оказывать большое влияние и на значение параметров конкурентной подавленности, являющихся производными по отношению к H и D показателями. Этот факт давно был отмечен исследователями (Медведев, 1884, 1910; Эйтинген, 1918; Высоцкий, 1962; Загребев, 1974, 1976), однако достаточно глубоких исследований, позволяющих разработать математические модели, до сих пор не проведено.

Одним из наиболее хороших, на наш взгляд, примеров, иллюстрирующих влияние густоты дендроценозов на характер изменения размеров среднего дерева, приведен в статье Л.С. Пшеничниковой (1989). Ею показано, что возрастание густоты древостоя приводит к снижению размеров деревьев как по высоте, так и по диаметру (табл. 2.43). Увеличение напряженности конкурентной борьбы приводит к возрастанию значений пропорции H/G по закону, описываемому функцией Митчерлиха $H/G = 227,8 \cdot \{1 - \exp[-0,627 \cdot (N \cdot 10^{-5})]\}^{1,422} + 49,1$; $R^2 = 0,998$. Пропорция же H/D изменяется по градиенту густоты древостоев незначительно и неадекватно отражает степень напряженности конкурентной борьбы между деревьями.

О неадекватности отражения пропорцией H/D происходящих изменений свидетельствуют также материалы наблюдений за ростом культур разной исходной густоты, созданных М.К. Турским в ЛОД ТСХА (табл. 2.44). Данную пропорцию, следовательно, нецелесообразно использовать для оценки степени конкурентной подавленности и жизнеспособности деревьев. Для этой цели лучше всего подойдет нормированная величина пропорции H/G , т.е. отношение фактической ее величины к некоторому эталону, в качестве которого может выступать значение этой пропорции у средних или наиболее развитых деревьев, произрастающих в сомкнутых древостоях соответствующего возраста и класса бонитета (лучше, конечно, типа леса или типа роста древостоя, если имеются такие данные).

**Изменение таксационных параметров древостоя в 34-летних сосняках
разной густоты (исходные данные для расчетов: Пшеничникова, 1989)**

Густота древостоя, тыс. экз./ га	Значение таксационных параметров древостоя*			
	$H_{\text{ср.}}, \text{ м}$	$D_{\text{ср.}}, \text{ см}$	H/D	H/G
18,4	4,9 / 4,90	3,4 / 3,40	144 / 144	54 / 54
33,6	3,4 / 3,40	2,5 / 2,50	136 / 136	69 / 69
106,7	2,4 / 2,47	1,6 / 1,65	150 / 150	119 / 116
161,6	2,2 / 2,17	1,5 / 1,40	148 / 155	125 / 141
215,6	2,0 / 1,97	1,2 / 1,24	167 / 159	177 / 163
323,3	2,0 / 1,69	1,1 / 1,05	182 / 161	211 / 195
402,1	1,3 / 1,55	0,9 / 0,97	144 / 160	204 / 210
500,0	1,3 / 1,41	0,9 / 0,90	144 / 157	204 / 222
700,0	1,2 / 1,19	0,8 / 0,82	150 / 145	239 / 225
900,0	1,1 / 1,04	0,8 / 0,77	138 / 135	219 / 223

* - числитель - фактическое значение, знаменатель - выравненное по математическим моделям:

$$H_{\text{ср.}} = 4,9 \cdot \exp [-0,715 \cdot (N \cdot 10^{-5} - 0,184)^{0,355}]; R^2 = 0,986; S_{yx} = 0,14 \text{ м};$$

$$D_{\text{ср.}} = 2,71 \cdot \exp [-1,109 \cdot (N \cdot 10^{-5} - 0,184)^{0,535}] + 0,69; R^2 = 0,997; S_{yx} = 0,05 \text{ см}.$$

Наблюдения за динамикой нормированной величины пропорции H/G позволяют своевременно заметить тенденцию к обострению конкурентных отношений между деревьями, обоснованно подойти к выбору оптимальной густоты древостоев, объективно оценить качество и эффективность проведенных лесохозяйственных мероприятий. Так, анализ данных табл. 2.44 показывает, что по мере увеличения возраста деревьев напряженность борьбы между ними за жизненное пространство неуклонно возрастает, однако конкурентное угнетение они начинают испытывать довольно поздно. Несколько иная картина отмечается в опыте В.И. Рубцова (табл. 2.45). Даже при сравнительно невысокой исходной густоте 5 тыс. экз./га напряженность конкурентной борьбы в дендроценозах начинает превышать норму в 30-35-летнем возрасте. В посадках же густотой более 15 тыс. экз./га деревьям начинает остро не хватать жизненного пространства уже в 10-летнем возрасте. Неуклонное возрастание напряженности конкурентной борьбы в древостоях с увеличением их возраста является свидетельством недостаточной эффективности естественных механизмов регуляции плотности популяции деревьев и необходимости обязательного вмешательства человека в ход процесса изреживания леса.

Таблица 2.44

Динамика пропорций H/D и H/G в культурах сосны разной исходной густоты, созданных М.К. Турским в 1879 году в ЛОД ТСХА

Возраст древостоя, лет	Значение показателя при разной густоте посадки					
	Отношение H/D			Отношение H/G		
	2312 экз./ га	4202 экз./ га	8877 экз./ га	2312 экз./ га	4202 экз./ га	8877 экз./ га
Фактическое значение						
15	89,7	100,0	81,5	14,65	18,19	19,21
26	81,0	78,1	83,3	8,52	9,47	12,63
34	86,1	74,1	76,9	7,26	6,99	8,37
47	94,1	88,2	86,9	7,05	7,34	8,02
57	97,5	97,1	92,0	6,27	7,07	6,73
67	101,0	100,5	103,4	6,30	6,96	7,35
75	100,5	99,0	100,0	6,12	6,06	6,21
80	98,2	102,4	100,0	5,71	6,21	5,98
Нормированное по функции возрастного тренда для I класса бонитета, %						
15	84,3	94,0	76,6	67,3	83,5	88,2
26	74,9	72,3	77,1	64,4	71,6	95,5
34	81,0	69,7	72,3	72,5	69,8	83,6
47	92,7	86,9	85,6	102,0	106,1	116,0
57	100,2	99,7	94,5	114,3	128,9	122,7
67	108,3	107,7	110,8	139,6	154,2	162,8
75	111,3	109,6	110,7	154,7	153,2	157,0
80	110,9	115,6	112,9	155,3	168,9	162,7

Таблица 2.45

Динамика значений пропорции H/G в опыте В.И. Рубцова (исходные данные: Рубцов В.И., Рубцов В.В., 1975; Сухов, 1993)

Исходная густота, тыс. экз./ га	Значение показателя в возрасте, лет				
	10	15	18	21	35
Фактическое значение величины					
5	21,3	13,3	13,1	12,5	12,9
10	27,6	20,2	20,1	19,9	19,3
15	36,4	27,1	27,2	27,0	22,9
20	39,9	32,3	32,9	31,1	28,4
30	49,4	38,7	40,3	39,0	34,1
40	59,9	45,9	45,5	45,4	35,9

Нормированное по функции возрастного тренда для I класса бонитета, %					
5	65	61	70	76	130
10	85	92	107	121	195
15	112	124	145	164	231
20	122	147	175	190	287
30	151	176	214	238	345
40	184	206	242	277	363

Любая биологическая система (клетка, организм, биоценоз) безотказно функционирует, т.е. сохраняет жизнеспособность, только в том случае, если соблюдается условие $0 \leq y_{min}(x) < y_i(x) < y_{max}(x) \neq \infty$, означающее, что траектории временного изменения параметров ее состояния $y(x)$ не должны выходить за пределы определенной области фазового пространства. Для оценки устойчивости (жизнеспособности) биологической системы, исходя из этой концепции, выдвинутой в свое время Лагранжем (Свирижев, Логофет, 1978; Логофет, Свирижев, 1983, 1985; Свирижев, 1987), необходимо знать диапазон возможной и предельно допустимой изменчивости параметров ее состояния. Эту задачу нельзя решить аналитически - она, как и многие биологические задачи, может быть решена только эмпирически применительно к конкретным природным объектам. Результаты проведенного исследования позволили нам разработать шкалу оценки состояния жизнеспособности деревьев сосны по нормированной величине пропорции H/G , которую можно использовать для древостоев старше 20 лет:

Жизнеспособность дерева	Значение нормированной величины пропорции H/G , %
Очень высокая	Менее 125
Высокая	125 ... 175
Средняя	176 ... 215
Низкая	216 ... 255
Очень низкая	Более 255

Величина пропорции H/G , вследствие своей высокой инерционности и невозможности быстрых изменений, не всегда адекватно отражает реальное состояние текущей жизнеспособности деревьев и может быть использована лишь для индикации медленно протекающих процессов и антропогенных воздействий. Гораздо более динамична, как показали расчеты, величина пропорции между площадью поперечного сечения пяти последних годовичных колец (zG_5), по которым осуществляется транзит водных растворов от корней к кроне у сосны обыкновенной (Козловский, Крамер, 1963; Иванов, Дубинин, 1992), и высотой дерева (H). При нормировании величины пропорции zG_5/H по возрасту и классу бонитета древостоев целесообразно использовать возрастной тренд не средних, а

наиболее развитых деревьев, степень текущей жизнеспособности которых приближается к предельно возможной, т.е. к 100%. Шкала жизнеспособности деревьев, которую можно предложить для практического использования, будет иметь в этом случае следующий вид:

Жизнеспособность дерева	Значение нормированной величины пропорции zG_5/H , %
Очень низкая	Менее 20
Низкая	21 ... 40
Средняя	41 ... 60
Высокая	61 ... 80
Очень высокая	Более 80

Кривые возрастного тренда величины пропорции zG_5/H у наиболее развитых деревьев в идеально полных сосновых древостоях имеют, как показали расчеты, выполненные по данным ТХР ВНИИЛМ, асимметрично-колоколообразную форму с точкой экстремума, приходящейся в зависимости от класса бонитета на возраст 25 ... 50 лет (рис. 2.50). В реальных древостоях, в зависимости от их густоты, точка экстремума сдвигается на более ранние сроки (рис. 2.51). Установлено, что величина пропорции zG_5/H неуклонно снижается с возрастом по мере возрастания исходной густоты древостоев. Математически возрастную динамику значений пропорции zG_5/H наилучшим образом описывает функция оптимума, параметры которой приведены в табл. 2.46.

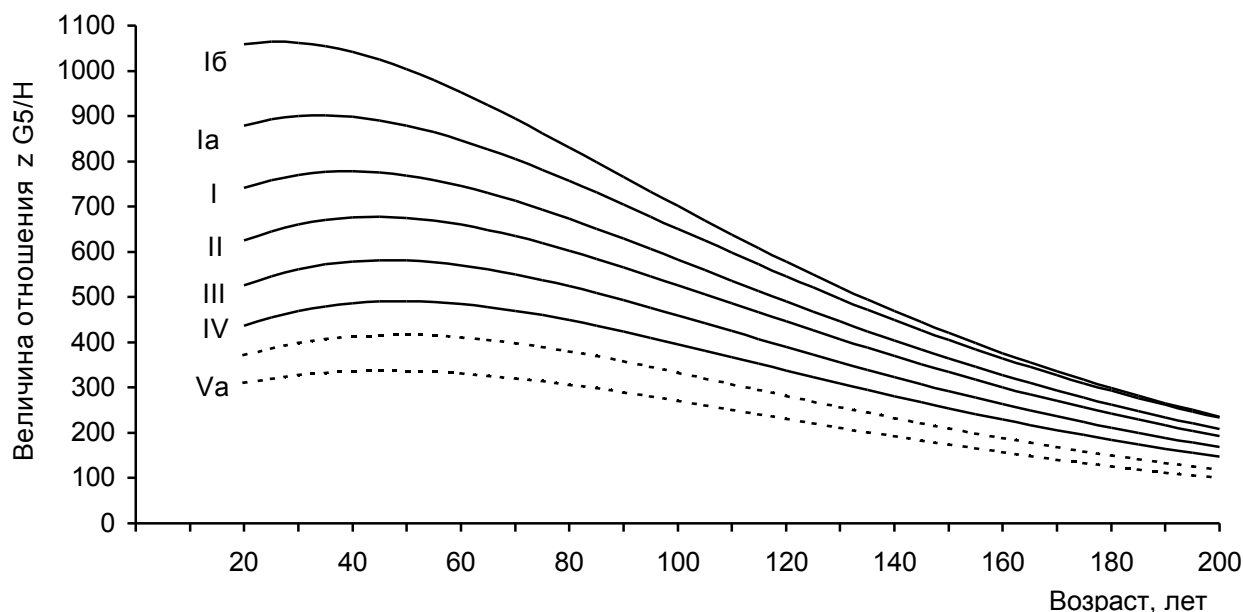


Рис. 2.50. Возрастная динамика величины пропорции zG_5/H у наиболее развитых деревьев в идеально полных сосновых древостоях различных классов бонитета (исходные данные для расчетов: Лесотаксационный справочник, 1980; ТХР ВНИИЛМ).

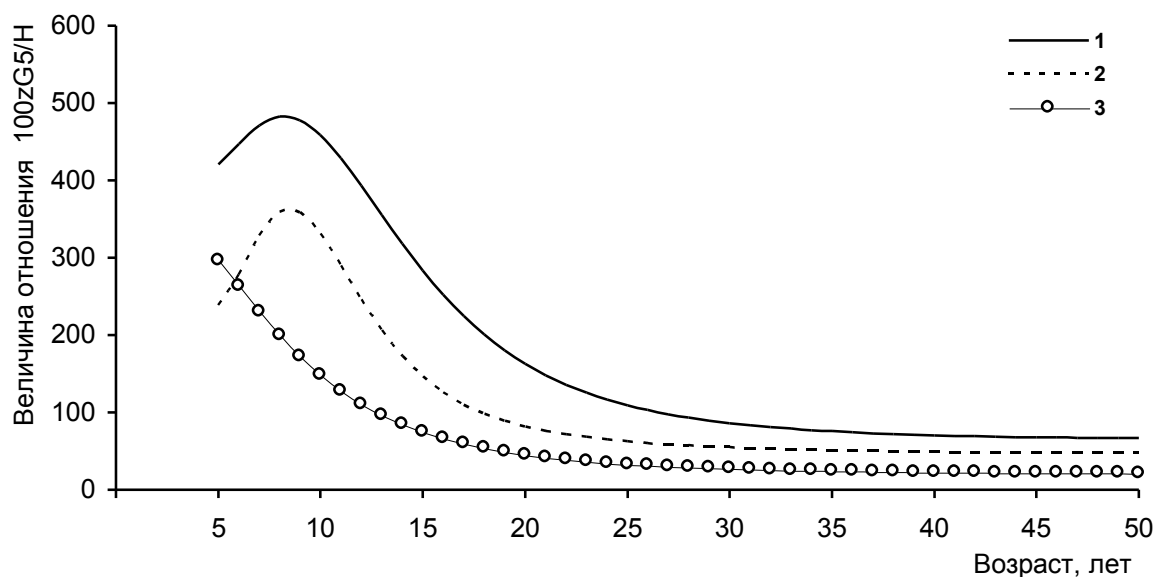


Рис. 2.51. Возрастная динамика величины пропорции $100 \cdot zG_5/H$ у наиболее развитых деревьев в культурах сосны разной исходной густоты (1 - густота 1,0 тыс. экз./га; 2 - 3 тыс. экз./га; 3 - 11,0 тыс. экз./га).

Таблица 2.46

Параметры математической модели возрастного тренда отношения zG_5/H у наиболее развитых деревьев в идеально полных сосновых древостоях

Класс бонитета древостоя	Значение параметров математической модели				
	K	a	b	c	S_{yx}
Іб	7274	1,293	2,031	59,6	$10^{-3} \cdot 75$
Іа	7228	1,268	2,463	63,8	$10^{-3} \cdot 68$
І	7064	1,294	2,853	65,1	$10^{-3} \cdot 89$
ІІ	5293	1,276	2,388	51,7	$10^{-3} \cdot 80$
ІІІ	4880	1,290	2,601	53,0	$10^{-3} \cdot 89$
ІV	4597	1,294	2,956	57,6	$10^{-3} \cdot 97$
V	5338	1,356	4,224	73,2	$10^{-3} \cdot 122$
Vа	6941	1,324	7,087	111,3	$10^{-3} \cdot 77$

* - zG_5 выражена в $см^2$, H - в м.

Использование значений пропорции ствола деревьев, позволяет, как показали исследования, объективно оценить на практике степень жизнеспособности конкретного дерева и дендроценоза в целом, своевременно выявить тенденцию к обострению конкурентной борьбы и обоснованно подойти к выбору оптимальной густоты насаждений.

2.5. Изменчивость форм кривых возрастного тренда в ходе роста сосновых древостоев и принципы их классификации

Математические модели позволяют не только описать и прогнозировать ход роста древостоев, понять внутреннюю суть протекания процесса, но обоснованно классифицировать все природное разнообразие отображающих его кривых. В основе широко распространенной в настоящее время классификации типов роста древостоев, приведшей к созданию общей бонитировочной шкалы и всеобщих таблиц хода роста, лежит так называемый принцип одной точки. Суть его заключается в том, что тип кривой хода роста определяет всего одна произвольно выбранная точка в координатной системе «возраст - высота древостоя». Этот подход впервые был предложен проф. А.В. Тюриным (1913), который выразил его следующими словами: «...нормальные, т.е. сомкнутые чистые одновозрастные сосновые насаждения, имеющие в одинаковом возрасте равные высоты, имели одинаковый рост в прошлом и будут иметь одинаковый рост в будущем независимо от того, находятся ли они в Германии, Петербургской или Архангельской губернии.» Далее он делает далеко идущий вывод о том, что «... для всей зоны, тянущейся начиная с Северогерманской низменности к Финскому заливу, Белому морю и Ледовитому океану, ход роста нормальных сосновых насаждений может быть выражен, по-видимому, общими опытными таблицами». О том же как растут «ненормальные», т.е. не сомкнутые древостои, которые в природе встречаются гораздо чаще «нормальных» и представляют, исходя из этого, наибольший практический интерес, не говорится ни слова. Подразумевается, что они отличаются друг от друга только числом стволов на единице площади и, соответственно, запасом древесины, но не ходом роста деревьев по высоте и толщине.

По мере накопления эмпирических данных исследователям все яснее становилась несостоятельность принципа «одной точки» и всеобщих таблиц хода роста древостоев. Постепенно их стали заменять местными, создаваемыми на зонально-типологической основе. Эти таблицы, отличаясь значительно большей дифференцированностью, имеют, как и всеобщие, только один классификационный признак кривой роста - высоту в определенном возрасте, которая определяет все остальные параметры древостоя. Они, базируясь на том же принципе «одной точки», не учитывают влияния исходного состояния лесных экосистем (густоты, возрастной структуры и состава древостоя, его происхождения, уровня биоразнообразия и проч.) и текущих погодных условий на характер роста деревьев, т.е. не являются, по сути деле, ни моделями развития реальных насаждений, ни программами их выращивания. Исследователи все больше приходят к выводу о необходимости разработки моделей оптимальных насаждений

(Нестеров, 1961; Кузьмичев, 1977; Лосицкий, Чуенков, 1980; Антанайтис, 1983; Богачев, 1991), однако, соответствующей теории, объясняющей многочисленные динамические процессы, протекающие в лесных экосистемах, до сих пор фактически не создано (Корзухин, Семевский, 1992).

Многообразие созданных на чисто эмпирической основе местных таблиц хода роста древостоев, число которых составляет уже несколько сотен (Загреев, 1976), привело к тому, что в них, не имея какой-либо классификационной схемы, трудно стало ориентироваться. Первыми к решению проблемы классификации форм кривых роста деревьев подошли Б.Б. Зейде (1968) и В.В. Загреев (1976, 1978), предложившие по существу один и тот же подход, основанный на использовании отношения текущих значений временных рядов к значениям в некотором базисном возрасте (по Зейде - в 50 лет, по Загрееву - в 100 лет). Их схема, классифицирующая все природное разнообразие кривых роста деревьев на 16 типов, является по существу также одноуровневой, т.е. предусматривающей выделение таксонов только по одному признаку (классификационный признак при этом конкретно не указан, а приведены лишь конечные результаты разделения, представленные в табличной форме). Эта схема, самое главное, не объясняет истинных причин многообразия форм кривых, связывая их с разнообразием всего комплекса природных и биоценотических факторов. Она, в силу этого, не может служить надежной основой для моделирования процесса роста древостоев и не находит пока широкого применения в практике лесоустройства и таксации леса.

Задачу классификации типов кривых хода роста древостоев быстрее и успешнее можно решить, используя имеющиеся аналоги. В математике, к примеру, классификацию форм кривых проводят по виду функции, ее константам и координатам характерных точек (Савелов, 1960). В биологии типизацию роста животных проводят пока эмпирически путем визуального сопоставления графиков кривых роста и текущего прироста (Гофман-Кадошников, 1975) - первая дает представление об общей форме зависимости «время - размер» и верхнем пределе, к которому стремится организм в процессе своего развития, вторая позволяет легче обнаружить точки перегибов, которые могут являться хорошими классификационными признаками. Математически же эти кривые равноценны и взаимотрансформируемы, т.к. функция прироста – это первая производная функции роста. В обеих функциях присутствуют общие константы.

По количеству перегибов кривой прироста выделяют моноциклический (с одной точкой перегиба) и полициклический типы роста (Гофман-Кадошников, 1975). В пределах моноциклического типа можно выделить множество форм кривых, различающихся по координатам точки перегиба, степени выраженности пика прироста и характеру роста в зрелом возрасте. У многих видов

рыб и некоторых млекопитающих (крысы), к примеру, рост продолжается в течение всей их жизни. Противоположностью является тип роста, завершающийся у организмов полной остановкой в довольно молодом возрасте (терминированный рост). В особенно резкой форме этот тип роста отмечается у птенцовых птиц. Например, птенцы соловья, камышевки, зимородка заканчивают рост еще до вылета из гнезда, достигая в это время веса родителей (Гофман-Кадошников, 1975). Рост древесных растений в высоту является по своему характеру терминированным, прекращаясь у большинства видов в возрасте около половины предельно возможного. Рост же ствола деревьев в толщину продолжается, как было показано выше, в течение всей их жизни.

Многообразие типов роста организмов сформировалось в процессе их эволюции и шло, вероятно, параллельно с процессом видообразования. Оно представляет собой одну из форм биоразнообразия, необходимого для поддержания устойчивости экосистем в условиях нестабильности среды обитания и крайней ограниченности всех ее ресурсов.

Анализ литературы и собственных вышеизложенных материалов показывает, что классификация кривых возрастного тренда в ходе роста древостоев должна быть многоуровневой, соответствующей числу констант описывающих их математических функций. В случае использования функции Митчерлиха $Y = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot t)]^b$, которая, как показано было выше, наилучшим образом подходит в качестве математической феноменологической модели хода роста древостоев в высоту, система классификации должна иметь как минимум три уровня (входа). Первым и наиболее важным классификационным признаком является константа **K**, характеризующая верхний предел функции, т.е. по сути дела потенциальные возможности организма и среды обитания. Вторым и третьим таксономическими признаками служат константы **a** и **b** математической модели, полностью определяющие характер поведения кривых и отражающие соответственно интенсивность (быстроту) роста деревьев и их конкурентоустойчивость или силу противодействия среды. Эти три признака отражают все многообразие форм кривых роста, позволяя достаточно просто и объективно провести классификацию на качественном и количественном уровнях.

Количество типов (таксонов) кривых роста, может быть установлено только директивно, т.к. классификационные признаки изменяются перманентно без каких-либо разрывов. Оно будет зависеть как от степени изменчивости этих признаков, так и от необходимой степени дискретности представления данных. В случае применения 10-балльной шкалы для каждого признака можно выделить 1000 типов кривых роста. Для описания всего их природного разнообразия с необходимой для практики точностью вполне достаточно 250 типов. Тип кривой роста в этом случае будет записываться в виде формулы **K-a-b**, в которой

указывается класс соответствующей константы роста (например, запись 2-3-3 означает, что потенциальные возможности роста очень высокие, а интенсивность роста и сопротивление среды средние).

Пределы и закономерности изменчивости классификационных признаков можно установить, воспользовавшись данными таблиц хода роста, в которых обобщен богатейший эмпирический материал. Результаты расчетов показывают, что составители таблиц, судя по всему, пользовались различными исходными данными, классифицируя их только по одному признаку - высоте древостоя в определенном возрасте или бонитету (табл. 2.47). По остальным показателям классификация не проводилась, о чем убедительно свидетельствует различный характер их связи (или отсутствие ее) с главным классификационным признаком и наличие необъяснимых перегибов кривых (рис. 2.52). Ухудшение лесорастительных условий должно, теоретически, приводить к снижению значений констант K и a . Значение константы b у этого же вида древесного растения должно, наоборот, возрастать, приводя к отодвиганию на более поздние сроки времени наступления кульминации текущего прироста и достижения деревьями половины своей предельной высоты. Фактически подобным образом изменяются значения констант лишь в рядах ТХР ВНИИЛМ, да и то параметры кривых роста древостоев V_a и V_b бонитетов несколько отклоняются от этой зависимости. В таблицах, составленных А.В. Тюриным, значение константы a , вопреки теории, возрастает с ухудшением лесорастительных условий, а в таблицах Варгаса де Бедемара изменяется почти бессистемно. Таблицы, рассмотренные в качестве примера, отображают, по сути, разные типы кривых роста древостоев. Не отклассифицированы по параметрам кривых роста и так называемые типовые индексные ряды, разработанные В.В. Загреевым (табл. 2.48).

Табличная форма представления закономерностей хода роста древостоев не совсем удобна, особенно для проведения расчетов на ЭВМ, недостаточно гибка, мало информативна, поскольку не раскрывает действия внутренних сил. Она, по сути дела, изжила себя и нуждается в замене аналитической формой, как более информативной и компактной. Так, к примеру, зависимости констант и характерных точек функции возрастного тренда хода роста сосновых древостоев в высоту, применительно к ТХР ВНИИЛМ, могут быть описаны набором следующих уравнений: $H = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot t)]^b$, $K = 52,1 - 4,33 \cdot B$; $R^2 = 0,998$;

$$a = 0,021 \cdot \exp[-3,99 \cdot (B/10)^{2,56}] + 0,021 \cdot \{1 - \exp[-2,03 \cdot (B/10)^{2,07}]\}; R^2 = 0,988;$$

$$b = 88,5 \cdot 10^{-4} \cdot \{1 - \exp[-1,147 \cdot (B/10)^{5,273}]\} + 123,5 \cdot 10^{-4}; R^2 = 0,999;$$

$$t_{KII} = a^{-1} \cdot \ln b; t_{K2} = -a^{-1} \cdot \ln(1 - 0,5^{1/b});$$

где t – возраст древостоя, лет; B – класс бонитета древостоя по 10-балльной шкале ВНИИЛМ.

**Константы и координаты характерных точек функции возрастного тренда
хода роста сосновых древостоев в высоту для таблиц различных авторов**

Класс бонитета	Параметры и координаты характерных точек функции Митчерлиха*						
	K , м	$-a \cdot 10^{-2}$	b	$t_{K/2}$, лет	t_{kn} , лет	H_{kn} , м	$\Delta t_{k/2}$, см
Таблицы Варгаса де Бедемара							
I	33,5	1,857	1,331	50	15	5,25	39
II	31,7	1,661	1,336	56	17	5,01	33
III	28,2	1,874	1,552	57	23	5,67	30
IV	23,4	2,189	1,750	55	26	5,31	27
V	21,9	1,798	1,531	59	24	4,33	22
Таблицы А.В. Тюрина							
Ia	41,2	1,893	1,265	46	12	5,70	52
I	36,4	1,961	1,323	47	14	5,64	45
II	31,8	2,012	1,372	47	16	5,31	39
III	27,2	2,126	1,507	49	19	5,27	33
IV	22,5	2,167	1,536	49	20	4,46	28
V	18,3	2,159	1,633	52	23	3,89	22
Va	13,5	2,529	2,010	55	28	3,39	17
Таблицы ВНИИЛМ							
Iб (2)	43,1	2,097	1,225	40	10	5,41	62
Ia (3)	38,5	2,090	1,237	41	10	4,99	54
I (4)	34,7	1,995	1,251	44	11	4,65	46
II (5)	31,0	1,848	1,259	47	13	4,23	38
III (6)	26,8	1,784	1,308	51	15	4,04	31
IV (7)	22,4	1,740	1,378	55	18	3,77	24
V (8)	17,9	1,720	1,485	60	23	3,40	18
Va (9)	13,0	1,803	1,672	64	29	2,83	13
Vб (10)	7,8	1,856	1,836	69	33	1,84	8

* K , a , b – параметры функции Митчерлиха; $t_{K/2}$ – время достижения деревьями половины своей предельной высоты (период полуроста древостоя), $t_{K/2} = -a^{-1} \cdot \ln(1 - 0,5^{1/b})$; t_{kn} – время наступления кульминации текущего прироста, $t_{kn} = a^{-1} \cdot \ln b$, H_{kn} – высота древостоя в момент наступления кульминации текущего прироста; $\Delta t_{k/2}$ – текущий годичный прирост в высоту в момент кульминации.

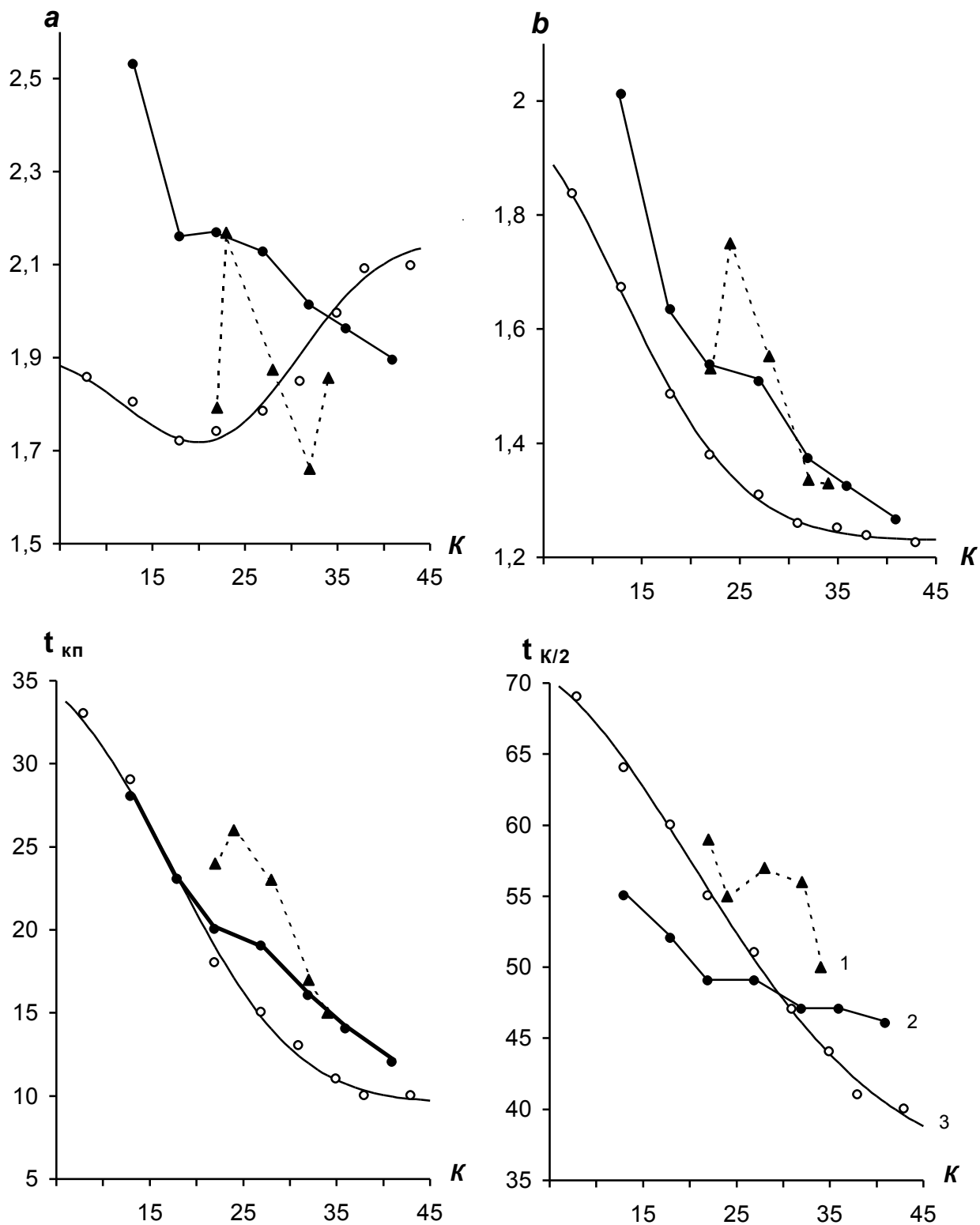


Рис. 2.52. Зависимость параметров и координат характерных точек функции возрастного тренда в ходе роста сосновых древостоев в высоту от их предельной высоты для таблиц различных авторов (1 - Варгас де Бедемар, 2 - А.В. Тюрин, 3 - ВНИИЛМ).

**Константы и координаты характерных точек функции возрастного тренда
хода роста сосновых древостоев в высоту для таблиц индексных рядов
(исходные данные для расчетов: Загребев, 1974, 1976; Кивисте, 1988)**

Тип роста	Параметры и координаты характерных точек функции Митчерлиха						
	K	$-a$	b	$t_{K/2}$, лет	t_{kn} , лет	H_{kn}	$\Delta t_{k/2}$
3	1028	4,246	1,448	24	9	188	25,8
4	1058	3,303	1,278	27	7	151	22,9
5	1098	2,674	1,205	31	7	130	20,4
6	1146	2,265	1,197	37	8	132	18,2
7	1200	1,999	1,235	43	11	155	16,2
8	1248	1,856	1,309	49	15	189	14,8
9	1298	1,773	1,413	55	20	228	13,9
10	1343	1,742	1,548	62	25	269	13,2
11	1384	1,747	1,713	68	31	308	12,9
12	1411	1,802	1,924	74	36	344	12,9
13	1433	1,870	2,161	80	41	374	13,0
14	1446	1,964	2,442	86	46	400	13,3
15	1448	2,082	2,768	92	49	419	13,6
16	1445	2,205	3,122	98	52	433	14,0

Важным свойством кривых хода роста древостоев является, как показано было выше, ритмичность, характер которой описывают два важных показателя: среднее квадратическое отклонение значений индексов прироста на определенном отрезке ряда (S_x) и коэффициент автокорреляции первого порядка (r_1). Первый из них отражает величину колебаний индексов прироста, т.е. по сути дела мощность сложной волновой компоненты, а второй - наличие упорядоченности колебаний (степень связности ряда). Эти параметры временных рядов целесообразно использовать в качестве дополнительных классификационных признаков. Расчеты показали, что они довольно изменчивы, особенно величина r_1 , коэффициент вариации которой составляет 61%, и слабо связаны между собой (коэффициент корреляции между ними равен 0,574), отражая качественно разную информацию.

Классификация форм кривых хода роста древостоев по параметрам описывающих их математических функций является в общем-то искусственной, основанной на анализе последствий взаимодействия различных абиотических и внутриценотических факторов (сил), а не причин, определяющих их величину. Такой методологический подход не может дать желаемых результатов как в управлении лесными экосистемами, так и в прогнозе их развития, поскольку не вскрывает механизма взаимодействия сил - один и тот же результат может быть достигнут при разной комбинации величин взаимодействующих сил. От искус-

ственной системы классификации необходимо, вероятно, постепенно отказываться и переходить на естественную, основанную на анализе закономерностей хода роста реальных древостоев определенных типов леса и различной исходной густоты. Этот подход, несмотря на определенные трудности, может быть более плодотворным.

Результаты исследований по данной главе позволяют сделать следующие выводы:

1. Рост - сложный самоуправляемый процесс реализации потенциальных возможностей организма, т.е. развертывания во времени уже существующих задатков, заложенных в генотипе, характеризующийся как увеличением его размеров, так и степенью организованности всех внутренних структур.

2. Рост - это не только физиологический, но и информационный процесс, в ходе которого организм осуществляет свою жизнедеятельность исключительно на основе сигналов внешней среды.

3. Кинетические характеристики роста и размеры организмов являются важнейшими критериями состояния их жизнеспособности, таксономического положения, конкурентоспособности и степени соответствия экологических условий индивидуальным потребностям. Полное представление о течении процесса во времени может быть получено лишь в результате анализа динамики трех параметров движения объекта: пути, скорости и ускорения. Применительно к процессу роста древостоев динамика пути представляет собой процесс увеличения размеров деревьев; первая производная этой функции - динамика текущего годового прироста, а вторая производная - скорость изменения величины текущего годового прироста.

4. Ход роста древостоев представляет собой процесс возможных перемещений системы, протекающий исходя из имеющихся связей, причинно-следственных отношений, определенных вариаций параметров среды и ряда биологических ограничений. Полная математическая модель его представляет собой некоторую аддитивно-мультипликативную смесь функций возрастного тренда (X_t), сложной волновой составляющей (W_t) и случайной «шумовой» компоненты (Z_t), т.е. имеет вид: $Y_t = X_t \cdot (W_t + Z_t)$.

5. Наиболее биофизически обоснованными математическими моделями возрастного тренда хода роста деревьев в высоту являются функции Вейбулла и Митчерлиха, представляющие собой частные случаи уравнения Пюттера-Берталанфи, описывающего процесс динамического взаимодействия организма и популяции со средой их обитания. Модель же возрастного тренда хода роста ствола по диаметру представляет собой аддитивную смесь функций Пюттера-Берталанфи и линейной.

6. Слабее всего возрастной тренд выражен в динамических рядах значений ширины слоя поздней древесины, которые в большей степени отражают информацию об изменениях состояния внешней среды и биоценоза. Динамиче-

ские же ряды величин других структурных элементов отражают в основном информацию о возрастных изменениях состояния дендроценозов.

7. У всех структурных элементов ствола возрастной тренд слабее всего выражен в экстремальных условиях роста - в сухих или же заболоченных борах. В последнем из них возрастной тренд чаще всего отсутствует - временная динамика прироста деревьев обусловлена здесь исключительно изменениями состояния биоценозов и условий внешней среды.

8. В одновозрастных древостоях определенное влияние на значения параметров и характерных точек функции возрастного тренда хода роста оказывает их густота. Наиболее сильно влияние густоты отражается на возрастном тренде величины слоя ранней древесины - чем ниже исходная густота древостоев и лучше условия произрастания, тем экспрессивнее ход роста деревьев и выше уровень стабилизации величины текущего годовичного прироста. На абсциссу точки перегиба кривой динамики величины верхушечного побега и слоя поздней древесины густота древостоя влияет незначительно.

9. Возрастной тренд более выражен у угнетенных деревьев, особенно в динамических рядах слоя ранней древесины.

10. Дендроценоз, как самонастраивающаяся динамическая система, в процессе своего развития неуклонно стремится к достижению определенного равновесного состояния, в котором его потребности приближаются к возможностям среды. Свидетельством этого является неуклонное «стягивание» кривых динамики среднего размера деревьев в одну точку.

11. Любой биогеоценоз - это сложно организованная система осцилляторов (колебательных структур) различной природы, характерной чертой которой является цикличность динамики, выражающаяся в непрерывных колебаниях значений параметров вокруг определенных точек равновесия. Волновая компонента $W(t)$, как и возрастной тренд, несет информацию о характере взаимодействующих в экосистеме сил. Познание закономерностей колебательных (циклических) процессов, протекающих в биогеосистемах - надежная основа прогнозирования и управления их развитием.

12. Длинноволновые колебания величины текущего годовичного прироста, которые многие исследователи связывают с климатическими циклами, являются отражением колебаний плотности (относительной густоты) древостоев и степени напряженности конкурентных отношений в дендроценозах. Их появление - неизбежное следствие инерционности «работы» основного механизма саморегуляции биологических систем, действующего на основе принципа обратной связи между слагающими их элементами.

13. Лесные экосистемы, являясь термодинамически открытыми, чутко реагируют на внешние импульсы различной природы. Выведенные из некоторого устойчивого состояния, они за счет внутренних ресурсов и сил пытаются его восстановить. Чередование внешних толчков различной мощности, не отличающихся особой регулярностью, во взаимосвязи с внутренними свойствами экосистем формируют сложный волнообразный квазипериодический ход древес-

ного прироста и отпада. Если к этому добавить возможные случаи резонанса или погашения колебаний прироста, вызванные различными факторами, то вопрос о реальности существования строго периодических составляющих в дендрохронологических рядах становится открытым.

14. Слой поздней древесины изменяется под действием факторов внешней среды практически без задержки. Величина же слоя ранней древесины и верхушечного побега изменяется при этом лишь на следующий год, а иногда и спустя 2-3 года.

15. Время затухания сигнала зависит от индивидуальных свойств деревьев и лесных экосистем. Старые деревья более инертны, т.е. обладают долгой «памятью», по сравнению с молодыми, которые быстрее перестраиваются к новому режиму. В густых древостоях сигнал затухает медленнее, чем в редких. Период затухания сигнала зависит и от величины импульса - чем он мощнее, тем дольше длится восстановление утраченного равновесия.

16. Величина ответной реакции деревьев на внешнее раздражение определяется, в конечном итоге, не суммарным действием всех внутренних и внешних сил, а, согласно широко известному правилу Ю.Либиха, лишь одной из них, которая является в текущий момент времени лимитирующей.

17. Популяции древесных растений довольно неоднородны по характеру роста слагающих их индивидуумов. Асинхронность ритмики роста деревьев - одно из проявлений феномена биологического разнообразия и необходимое условие устойчивого развития сообщества, позволяющее свести к минимуму вероятность кризисных ситуаций, происходящих в результате взаимного наложения волновых процессов и возникновения биений, которые опасны для любой динамической системы.

18. Ритмика роста деревьев не является стихийным и полностью бесконтрольным для человека процессом. В определенных рамках им можно управлять, регулируя густоту и состав древостоя, подлеска и подростка, т.к. структурная организация экосистем полностью определяет их временную организацию и динамические характеристики. Задачи лесоводов, исходя из этого, заключаются в увеличении мозаичности лесов и сохранении природного уровня генетического разнообразия популяций древесных растений. Эти мероприятия позволят свести до минимума вероятность вхождения в резонанс ритмики роста древостоев на больших площадях и возникновения вспышек массового размножения фитопатогенных организмов.

19. Хорошим индикаторным признаком состояния жизнеспособности дерева и степени напряженности конкурентной борьбы в дендроценозе служит величина пропорций ствола, наиболее важной из которых является отношение его длины к площади сечения на высоте 1,3 м. Использование данного показателя на практике позволяет обоснованно подойти к выбору оптимальной густоты насаждений.

Г Л А В А 3

ПРОЦЕСС ЕСТЕСТВЕННОГО ИЗРЕЖИВАНИЯ ДРЕВОСТОЕВ

... все, что возникает, заслуживает гибели.

В. Гёте, «Фауст»

Все весьма многочисленные исследования в лесоводстве ... неоспоримо доказывают факт наличия борьбы за существование и факт его постоянства до самого высокого возраста.

Г.Ф. Морозов, «Учение о лесе»

Развитие древостоя, как и любой популяции организмов, обязательно сопровождается гибелью некоторой части особей в результате жесточайшей борьбы за существование или, вернее будет сказано, жизненного состязания за обладание ресурсами среды (энергией, веществом, пространством, временем и разнообразием), которые в материальном мире всегда ограничены определенными пределами. Этот процесс в лесоводстве принято называть естественным изреживанием древостоев. Он является частным, но необычайно показательным случаем проявления *закона естественного отбора*, общность которого для всего живого убедительно показал Ч. Дарвин (1937). Без борьбы за существование, без естественного отбора немыслима эволюция биоты, т.е. ее прогрессивное развитие (Галл, 1976), направленное на повышение *устойчивости* к изменениям условий среды и степени соответствия всем требованиям, выдвигаемым ею.

Положительное, в эволюционном плане, влияние конкурентной борьбы состоит в том, что право оставить после себя потомство принадлежит в большинстве случаев наиболее приспособленным к среде видам и особям - победителям в жизненном состоянии, а не побежденным. Это положение, применительно к процессу возобновления леса, убедительно раскрыто Г.Ф. Морозовым в его труде «Учение о лесе» (1949). Естественное изреживание популяций организмов есть не что иное, как отражение процесса саморегуляции биологической системы, самонастройки на существующие условия среды, на минимизацию отрицательных воздействий слагающих ее элементов друг на друга и достижение определенной гармонии отношений. Такой подход к проблеме убедительно показывает несостоятельность бушевавшего некогда спора по поводу наличия или отсутствия в природе конкурентной борьбы за существование. Эта борьба, безусловно, есть, но она, в то же время, несомненно, полезна, поскольку в итоге направлена на повышение устойчивости экосистемы. Она является своеобразным природным «рыночным» механизмом, обеспечивающим эффективную са-

морегуляцию и устойчивое развитие популяций и экосистем в условиях жесткого ограничения ресурсов среды. Естественное изреживание древостоев - процесс разрешения противоречий (постоянно имеющих место в жизни) между потребностями биоты и возможностями среды обитания.

3.1. Актуальность проблемы и степень ее изученности

Необходимость познания закономерностей процесса естественного изреживания древостоев, теснейшим образом связанного с течением всех остальных процессов жизнедеятельности лесных экосистем, не нуждается в особых доказательствах, поскольку с ним связаны многие задачи теории и практики лесоводства. Моделирование динамики лесных экосистем, необходимое для выбора оптимальных режимов их выращивания и стратегий использования, немыслимо без учета этого процесса, на что неоднократно указывали многие исследователи (Кузьмичев, 1977; Лосицкий, Чуенков, 1980; Четвериков, 1988). Величина древесного опада выступает как один из важнейших показателей состояния лесных экосистем и степени развития патологических явлений, как критерий правильности проводимых мероприятий (Катаев, 1982; Катаев, Мозолевская, Соколова, 1984; Алексеев, 1991). Не случайно поэтому данному вопросу уделялось и уделяется достаточно много внимания.

Явление естественного изреживания древостоев известно с времен зарождения научного лесоводства. Одним из первых литературных источников, содержащий определенные сведения о нем, является, вероятно, труд Патрика Метью (Matthew, 1831) «О корабельном лесе и древесной культуре». Значение этого процесса в жизни леса хорошо проанализировано выдающимися российскими лесоводами Г.Ф. Морозовым (1912, 1949), Г.Р. Эйтингеном (1962), М.Е. Ткаченко (1939), В.Н. Сукачевым (1975), В.Г. Нестеровым (1961), И.С. Мелеховым (1980). Количественную характеристику процесса впервые дал Варгас де Бедемар (1850), составив в середине прошлого века таблицы хода роста насаждений Санкт-Петербургской губернии. Дальнейшее развитие вопроса было сделано А.В. Тюриным (1946) и отражено во всеобщих таблицах хода роста насаждений.

Идея борьбы за существование между деревьями в лесу и концепция изреживания древостоев, как саморегулирующегося процесса, явились краеугольными камнями, на которых построено современное здание прикладного лесоводства, заложенное Г.Ф. Морозовым. Под влиянием его бессмертного труда «Учение о лесе», неоднократно переиздававшегося в нашей стране (1912, 1949), лесоводы начали углубленно изучать явление отмирания деревьев в процессе роста и развития насаждений. Особенно активизировались исследования в этом направлении во второй половине текущего столетия, что связано с необходимостью разработки моделей оптимальных режимов выращивания древостоев и системы мониторинга негативного воздействия техногенной деятельности человека на лесные экосистемы и биосферу в целом.

Количество работ, опубликованных различными исследователями по данной проблеме довольно велико и перечислить их все не представляется возможным. К числу работ, отражающих результаты оригинальных натурных наблюдений, следует отнести публикации А.Д. Дударева (1956), А.В. Афанасьева (1963), В.М. Иванюты (1966, 1968), А.В. Давыдова и В.И. Кравченко (1969), В.С. Мирошникова (1970, 1972, 1973), Н.Н. Соколова (1971), С.Н. Сеннова (1971, 1995), В.И. Левина и В.И. Калинина (1972, 1976), П.М. Верхунова (1972, 1975, 1979), П.В. Воропанова (1973, 1974), Г.В. Яковлева (1976), А.Н. Полякова (1977), Ю.П. Демакова (1986, 1994, 1996, 1997), Е.Е. Сухоруковой (1988), И.И. Гусева (1989), И.Н. Осипова (1989 а, 1989 б, 1991), Н.К. Теслюка (1989), В.А. Вагина (1991, 1996), С.В. Крапивного (1991). Особенно выделяются работы П.С. Кондратьева (1959), В.П. Тимофеева (1959, 1963), Г.Р. Эйтингена (1962), обобщивших результаты длительных стационарных наблюдений в лесной опытной даче ТСХА, а также О.А. Катаева (1982, 1983, 1990, 1991), в которых представлены данные ежегодных 40-летних наблюдений за изреживанием еловых древостоев на постоянных пробных площадях.

Вопрос, несмотря на внешнюю его простоту и большое число публикаций, далек от окончательного решения. По-прежнему ощущается острый недостаток экспериментальных данных, полученных путем длительных регулярных (лучше всего ежегодных) наблюдений на постоянных пробных площадях или специальных опытных объектах. Крайне мало исследований влияния на течение процесса различных мероприятий, в частности рубок ухода (Набатов, Лепехин, Миронов, 1980; Сеннов, 1984, 1995; Кожевников А.М., Кожевников Е.А., 1989). Очень слабо изучено изреживание смешанных и разновозрастных древостоев (Луданов, Дзедзюля, 1972; Калиниченко, Писаренко, Смирнов, 1973; Верхунов, 1975, 1979; Тимофеев 1976), крайне скудны сведения о связи процесса с динамикой параметров внешней среды и состоянием популяций дендрофильных организмов (Катаев, 1982, 1983; Быков, 1986, 1987; Демаков, Русов, 1986; Демаков, 1994, 1996). В результате этого до сих пор не создано универсальных математических моделей, адекватно описывающих динамику изреживания древостоев в различных режимах их выращивания.

Работы по обобщению накопленного материала, составлению таблиц древесного отпада и моделированию процесса естественного изреживания леса, которых значительно больше, чем экспериментальных, активно ведутся как у нас в стране, так и за рубежом. Среди отечественных исследователей, занимающихся или занимавшихся этой проблемой, необходимо отметить А.И. Тарашкевича (1935), П.Н. Тальмана (1952), Г.Ф. Хильми (1955, 1957), Б.Э. Гарина (1966), П.В. Воропанова (1973), К.К. Джансеитова, В.В. Кузьмичева, Ю.В. Кибардина (1976, 1977, 1989), В.Е. Ермакова, В.Д. Севастьянова (1978), В.В. Галицкого (1979, 1981), И.А. Терскова, М.И. Терскову (1979, 1980), К.Б. Лосицкого, В.С. Чуенкова (1980), М.Д. Корзухина (1980), Г.С. Дзедзисашвили (1980), Г.Б. Кофмана (1981), И.А. Алексеева (1981, 1991), Т. Оя (1985), Четверикова (1985, 1988, 1989), В.В. Загреева, С.Г. Синицина (1988), О.В. Ватковского, П.И. Быстрянцева (1988),

А.Н. Борисова, В.А. Иванова (1989), Ф.С. Березовскую, Г.П. Карева, А.З. Швиденко (1991, 1995), В.А. Вагина (1994), А.И. Гурцева, Д.К. Николаева (1994), С.В. Веневского и А.З. Швиденко (1997), Г.П. Карева и Ю.И. Скоморовского (1997), А.Г. Шолохова (1997). Из зарубежных исследователей над проблемой работают или в свое время работали Т. Kira, Н. Ogawa, N. Sakazaki (1953, 1957), К. Niyanishi et al. (1956, 1961), R. Holliday (1960), К. Yoda et al. (1963), M.S.Czarnowski (1964), К. Mitchell (1975), Т.Т. Drew (1977), М. Mitsuhiro (1983), Н. Toshihiko (1984), N. Smith et al. (1984, 1986).

Создано уже несколько десятков моделей и число их постоянно увеличивается, что связано как с потребностями практики, так и с появлением мощных вычислительных средств. Все созданные математические модели можно условно разбить на три группы по степени сложности применяемых уравнений и числу входящих в них параметров. В первую группу входят наиболее простые модели, описывающие динамику текущей густоты древостоев (N_t) только как функцию времени (t). Так, Н.В. Третьяков (1937) использует для этой цели формулу Каянуса $N_t = (a_1 \cdot t + a_0) / t^2$, П.В. Воропанов (1966) - $N_t = a/t^2$, В.С. Моисеев (1971) - $N_t = a_0 + a_1/t + a_2/t^2$. М.С. Чарновски (Czarnowski, 1964) для повышения степени универсальности модели вводит в нее дополнительно показатель местообитания (K), используя уравнение

$$N_t = a_1 \cdot K \cdot \{a_2 \cdot [\ln(1 + t/a_3) - 0,386]\}^{-2}.$$

Важным этапом приближения моделей к реальной картине процесса явилось введение в уравнения значений исходной густоты древостоев, во многом определяющей, благодаря наличию механизма саморегуляции, темп их изреживания, обеспечивающий достижение наиболее предпочтительного и устойчивого состояния экосистем. Одна из первых моделей этой группы была теоретическим путем разработана Г.Ф. Хильми (1955, 1957). Эта модель, представляющая собой модификацию распределения Ципфа-Парето в логарифмической форме, имеет вид:

$$\ln N_t = \ln N_{lim} + \ln(N_0 / N_{lim}) \cdot \exp[-a \cdot (t - t_0)],$$

где N_{lim} - нижний предел густоты, после достижения которого прекращается изреживание древостоев; N_0 - начальная густота древостоя в возрасте t_0 . Гогошидзе для описания динамики текущей густоты древостоев сосны кавказской использовал модель $N_t = N_0 \cdot (t / t_0)^{-k}$ (цит. по: Дзедзисашвили, 1980). Позднее эта же формула теоретическим путем была получена другими исследователями (Терсков, Терскова, 1979, 1980; Pickard, 1983). Японцы К. Шинозаки и Т. Кира (Shinozaki, Kira, 1961) предложили модель

$$N_t = 1 / \{ 1 / N_0 + a_1 \cdot [\exp(a_2 \cdot t) - 1] \}.$$

Ряд авторов для описания процесса использовали уже известные математические функции или несколько модифицировали их. Так, К. Наито (Naito, 1983) применил функцию Бергаланфи - Ричардса

$$N_t = N_0 \cdot [1 - a_1 \cdot \exp(a_2 \cdot t)]^k.$$

Г. Сомерз (Somers, 1980) модифицировал для этой цели функцию Вейбулла

$$N_t = N_0 \cdot \exp\{-[(t - a_1) / a_2]^k\}.$$

Анализ структуры моделей второй группы показывает, что они, несмотря на введение в их состав значений начальной густоты, не учитывают, по сути дела, влияния этого фактора на темп изреживания древостоев: во всех случаях, кроме модели Шинозаки - Кира, он является величиной постоянной. Этот недостаток одним из первых попытался устранить В.С. Чуенков (1972, 1980), используя функцию распределения Ципфа-Парето, выраженную в экспоненциальной форме $N_t = N_0 \cdot \exp(-a \cdot t)$, где параметр a являлся, в свою очередь, функцией начальной плотности древостоя, описываемой линейным уравнением

$$a = b \cdot N_0 + c$$

где b и c - константы, зависящие от вида деревьев и условий их произрастания.

А.И. Гурцев и Д.К. Николаев (1994) параметр a описывают полиномом

$$a = 0,00633 \cdot N_0^2 - 0,000104 \cdot N_0 - 0,0098.$$

Н. Смит (Smith, Hann, 1984; Smith, 1986) использовал отмеченную выше модель Г. Сомерза, рассматривая параметры a_1 и a_2 как функции начальной плотности древостоев и индекса лесорастительных условий K :

$$a_1 = \exp(6,1589 - 0,1261 \cdot \ln N_0 - 50,73 \cdot 10^{-9} \cdot N_0^2 - 0,0025 \cdot K);$$

$$a_2 = \exp(16,0697 \cdot N_0^{-0,5948} \cdot K^{-1,2332}).$$

Ряд авторов (Хильми, 1957; Czarnowski, 1964; Drew, Flewellig, 1977; Smith, Hann, 1984; Smith, 1986; Казимиров, Преснухин, Лядинский, 1982) предлагает модели, в которых процесс изреживания древостоев представлен как функция размеров деревьев, в частности их высоты. Этот подход, на наш взгляд, не совсем правомерен: хотя интенсивность изреживания функционально связана со скоростью роста деревьев, однако и сама она является, в свою очередь, функцией начальной густоты древостоев.

Разнообразие подходов к моделированию процесса изреживания древостоев, как вытекает из краткого обзора проблемы, весьма велико, что свидетельствует о слабом развитии соответствующей теории. Достаточно хорошая аппроксимация исходных данных может быть достигнута при использовании самых разнообразных математических функций. Задача моделирования, как уже отмечалось в предыдущей главе, заключается не столько в том чтобы описать процесс с помощью формул, сколько в объяснении его глубинной сущности, что позволит эффективнее управлять им.

Практически все модели, рассмотренные в обзоре, разработаны либо на основе таблиц хода роста «нормальных» (реже модальных) насаждений, либо на основе зависимости между размерами деревьев и площадью питания, необходимой для их нормального развития. Появляющиеся в литературе (Джансеитов, Кузьмичев, Кибардин, 1976; Катаев, 1982, 1983, 1991; Галицкий, 1979, 1981; Осипов, 1989а, 1989б, 1991) сведения, а также данные наших наблюдений (Де-

маков, Русов, 1986; Демаков, 1994, 1996, 1997; Демаков, Алексеев, 1996) показывают, однако, что процесс изреживания реальных древостоев протекает иначе. Плотность «нормальных» древостоев представляет собой определенный предел, являющийся совсем не нормой, т.е. предпочтительным состоянием, к которому стремится система, пытаясь достичь равновесия между своими внутренними запросами и возможностями среды, а скорее аномалией, особенно в условиях, значительно отклоняющихся от оптимума. Древостои в этом состоянии, которое является экстремальным и неустойчивым, долго находиться не могут (Свирижев, Елизаров, 1972; Кузьмичев, 1977), стремясь все время выйти из него как можно быстрее, ускоряя темп своего изреживания. Само название таблиц хода роста нормальных насаждений не соответствует их содержанию, вводя в заблуждение не только лесоводов-практиков, но и научных работников. Правильнее их было бы назвать, на наш взгляд, нормативными таблицами древесного запаса (для этой цели они, кстати, и создавались). Не отражают реальных процессов и таблицы хода роста модальных насаждений, поскольку не учитывают особенности как начальных (стартовых), так и последующих условий формирования и развития насаждений - подразумевается, что изменения абиотических условий и биотических компонентов экосистем имеют случайный характер и большой объем выборки позволяет их сгладить. На деле все получается иначе. Естественные «шумы», возникающие вследствие флуктуаций и периодических колебаний климата, настолько велики, что создать модели с погрешностью 5-10% часто бывает *принципиально невозможно*. Детерминированные модели, на основе которых составлены таблицы хода роста, ставят перед работниками лесоустройства и лесного хозяйства нереальные задачи.

Недостаток таблиц хода роста насаждений заложен в самом методе их создания, который называется в биологии историческим, или методом процессуальной реконструкции: набирается некоторая пространственная совокупность «кадров», считающихся последовательными «снимками» одного временного процесса, после монтажа которых получается своего рода документальный фильм о жизни реальной лесной экосистемы. Эти «снимки», однако, являются скорее материалом для создания художественного образа, судьбу которого всецело определяют опыт сценариста и его взгляды на мир.

Опровергнуть «историко-кинематографический» подход гораздо легче, чем доказать его правомерность. Этот недостаток метода был известен давно и создатели таблиц вынуждены были с ним мириться, поскольку практика лесоводства действительно нуждалась в определенной нормативной базе. В настоящее время все громче звучит критика существующих всеобщих и региональных таблиц хода роста (Котов, 1961; Кузьмичев, 1977; Верхунов, 1979; Галицкий, 1981; Корзухин, Тер-Микаэлян, 1986; Нильсон, Кивисте, 1986; Буш, 1989; Богачев, 1991; Корзухин, Семевский, 1992). Теория «нормальных» насаждений, представляющая научную основу подхода к составлению таблиц хода роста, требует пересмотра, на что давно указывал В.Г. Нестеров (1961). Настала пора отходить от метода процессуальной реконструкции и создавать модели на основе наблюдений за развитием конкретных опытных объектов, которых во всех

регионах нашей страны и за рубежом создано и описано уже немало. Одним из важнейших и репрезентативных источников информации для создания математических моделей являются таксационные описания лесохозяйственных объектов, представляющие собой по сути дела банк по выделительным данным (Черных, Мальков, 1997). Значение этого источника информации в моделировании структуры лесного фонда и роста основных лесобразователей пока еще недооценивается и многие исследователи до сих пор предпочитают закладывать пробные площади и обмерять модельные деревья, затрачивая массу времени и получая и при этом недостаточно репрезентативный материал.

Построить математическую модель процесса средствами одной лишь математики практически невозможно. Необходимо, прежде всего, тщательно изучить его традиционными, классическими методами естественных наук и составить определенную словесную модель. В настоящее время наиболее полно изучена динамика одновидовых одновозрастных древостоев, образующихся либо естественным путем после пожаров и сплошных рубок леса, либо в результате искусственного лесовосстановления. Они представляют собой сравнительно простой и удобный объект для исследования и не случайно большинство существующих моделей описывают изреживание именно этих древостоев (Кузьмичев, 1977; Галицкий, 1981; Четвериков, 1988).

Известно, прежде всего, что деревья в процессе так называемого естественного изреживания леса гибнут не только в результате конкурентной борьбы друг с другом, но и в результате воздействия других сил: болезней, фитофильных организмов (в основном насекомых), неблагоприятных условий среды, механического воздействия и т.д.. Отмершие деревья, таким образом, можно разделить на две качественно разные группы по причине их смерти. Конкурентный отпад состоит из отставших в росте и угнетенных деревьев, основной, но не единственной причиной гибели которых явился недостаток ресурсов среды (главным образом, световой энергии), обусловленный избыточной густотой древостоя. В группу же патологического отпада входят деревья, не испытывающие значительного конкурентного ослабления. Гибнут они в основном в результате действия неблагоприятных условий среды, болезней и различных повреждений.

Четкой границы между конкурентным и патологическим отпадом не существует - в большинстве случаев можно говорить лишь о преобладающей роли того или иного фактора в гибели конкретного дерева. В оптимальных или близких к ним экологических условиях доля конкурентного отпада несравнимо больше, чем патологического. Величина первого из них, при этом, функционально связана с возрастом, густотой и условиями произрастания древостоев: чем моложе и гуще насаждения и лучше условия среды, тем быстрее темп их изреживания (Морозов, 1949; Сукачев, 1975). Величина же патологического отпада здесь изменяется, как правило, стохастично, не завися от этих переменных. В экстремальных экологических условиях положение коренным образом меняется - главную роль в отпаде деревьев играют не конкурентные отношения, а условия среды. Таблицы хода роста насаждений,

как и модели, разработанные на их основе, отражают лишь течение процесса конкурентного отпада, хотя подразумевается, что они описывают изреживание древостоев под действием всего комплекса абиотических и биоценотических факторов.

Известно также, что процесс изреживания древостоев связан с определенными этапами их развития (Тальман, 1952; Ипатов, 1974; Верхунов, 1979; Терсков, Терскова, 1980; Четвериков, 1988). Чаще всего выделяют три этапа этого процесса: I – до момента смыкания крон деревьев, II – до начала старческого распада древостоя и размыкания древесного полога, III – до момента полного разрушения древостоя. На каждом из этих этапов действуют свои характерные механизмы процесса изреживания. На начальном этапе формирования леса гибель деревьев определяется самыми разнообразными причинами, и пока не начнется смыкание крон, величина отпада не связана функционально с возрастом и густотой древостоев. Подход к моделированию процесса изреживания леса на данном этапе его развития должен основываться на вероятностной оценке факторов смертности деревьев и составлении таблиц их выживаемости. Определенные результаты в этом направлении уже достигнуты (Володькина, 1985; Чурий, 1994). Сходная картина отмечается в период старости и одряхления древостоев: величина древесного отпада здесь также определяется действием многих факторов, функционально не связанных с густотой древостоев. Лишь между этими двумя крайними этапами развития древостоев процесс изреживания может быть функционально связан с их исходной густотой. Однако и здесь следует иметь в виду, что после смыкания крон в молодняках, особенно культурах, отпад практически не происходит в течение многих лет, хотя количество угнетенных деревьев неуклонно увеличивается (Ипатов, 1974). Это приводит впоследствии к значительному скачку величины отпада - своеобразной послестрессовой волне.

Анализ литературы, несмотря на противоречивость мнений и подходов исследователей, позволяет выделить достаточное число исходных предпосылок и ограничений, необходимых для эвристического моделирования процесса естественного изреживания леса. Четко и однозначно можно сказать, прежде всего, что текущая густота древостоев является нелинейной функцией как минимум трех переменных: возраста, исходной густоты и условий среды произрастания. Плотность древостоев с возрастом на этапе от смыкания крон до старческого одряхления (от 10-20 до 150-200 лет) убывает гиперболически. В качестве модели этого процесса может быть использовано несколько функций. Прежде всего, это широко известная функция Ципфа-Парето-Мандельброта, которую можно записать в общем виде как

$$N(t) = (N_0 - k) \cdot \exp[-a \cdot (t - t_0)^b] + k.$$

Она имеет, как было отмечено в предыдущей главе, надежную математическую основу в виде теории устойчивых негауссовских распределений (Золотарев, 1984) и обладает статусом всеобщего закона,

описывающего процессы распада, рассеивания и разложения во всевозможных материальных объектах. Для описания процесса может подойти и функция Пюттера - Берталанфи, преобразованная к виду

$$N(t) = N_0 - N_k \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (t - t_0)]\}^b,$$

где вторая часть уравнения описывает динамику накопления древесного отпада.

Значения констант этих функций имеют конкретный биофизический смысл. Применительно к процессу изреживания древостоев: N_0 - исходная плотность, k - нижний порог плотности, характеризующий окончание этапа конкурентной борьбы; параметр $a > 0$ характеризует интенсивность протекания процесса и истощения потенциальных возможностей роста, а константа $b > 0$ - действие сил торможения, отодвигающих время наступления кульминации текущего годового отпада и направленных на снижение напряженности противоречия между потенциальными возможностями дендроценоза и истощающимися ресурсами среды (этот параметр можно назвать константой буферности экосистемы); t - календарное время; t_0 - время начала процесса..

Значения параметров a и b полностью определяют все свойства кривой динамики изреживания древостоев, описываемой данной моделью, определяя положение всех характерных точек. Наибольший интерес в лесоводственно-биологических исследованиях представляют размерно-временные координаты двух из них:

1) возраст наступления кульминации текущего годового отпада:

$$t_K = a^{-1} \cdot \ln(b);$$

2) период полураспада древостоя (по аналогии с периодом полураспада радионуклидов): $t_{N/2} = -a^{-1} \cdot \ln(1 - 0,5^{1/b})$.

Недостатком этих функций является линейная зависимость от исходной плотности (N_0) древостоев. Его легко устранить, преобразовав функцию Ципфа-Парето к виду, близкому к функции Г.Ф. Хильми:

$$N(t) = (N_0 - k) \exp[-a \cdot (t - t_0)^b] + k$$

Константы этой модели имеют тот же биофизический смысл, что и у двух описанных выше функций

При подборе математических моделей естественного изреживания древостоев и составлении таблиц хода роста насаждений, которые также являются своего рода моделями, всеми исследователями без исключения исходно принималось положение о том, что интенсивность этого процесса монотонно и плавно без каких-либо резких изменений падает со временем. Теоретические и экспериментальные исследования (Джансеитов, Кузьмичев, Кибардин, 1976; Галицкий, 1979, 1981; Катаев, 1982, 1990, 1991; Саликов, Ашметков, 1985; Демаков, 1994, 1996; Демаков, Алексеев, 1996) показывают, однако, что плотность древостоев изменяется во времени волнообразно, периодически переходя от предельно густого к умеренно изреженному состоянию, когда на какое-то вре-

мя практически полностью прекращается отпад деревьев. Многие исследователи связывают периодические колебания величины древесного отпада с колебаниями климата. Их причина, однако, совсем иная. Колебания величины отпада - неизбежное следствие инерционности механизма саморегуляции биологических систем, действующего на основе принципа обратных связей между слагающими их элементами (Петрушенко, 1967; Танский, 1975; Титов, 1978; Реймерс, 1994).

Таким образом, математическая модель динамики изреживания древостоев будет, вернее всего, представлять собой аддитивную смесь функций временного тренда, волновой составляющей и «шумовой» случайной компоненты.

3.2. Динамика естественного изреживания реальных древостоев

Рассмотрим, обратившись к фактам, насколько адекватно отражают высказанные *a priori* положения и выбранные математические модели течение процесса в реальных древостоях.

Наблюдения, проведенные нами в 1981-1997 гг. на постоянных пробных площадях в здоровых (не подвергшихся воздействию внешних деструктивных сил), но излишне загущенных сосняках брусничниковых Республики Марий Эл, показали, что средняя величина годовичного отпада деревьев изменялась от 1,9 до 4,5% по числу стволов (табл. 3.1). Величина текущего отпада флуктуировала в очень больших пределах: в отдельные годы в средневозрастных и спелых древостоях отмирало до 18% деревьев, при норме, установленной для данных условий таблицами хода роста, в 1,2 ...1,8%. В отдельные же годы отпад полностью отсутствовал или был небольшим. Текущий отпад по пятилетиям также не отличался стабильностью и в отдельные периоды значительно превышал нормированную величину. За все время наблюдений древостои изредились на 24...53 %. Наиболее интенсивно процесс протекал в средневозрастных древостоях; в молодняках и спелых сосняках величина отпада была значительно меньшей.

Математическая обработка материала показала, что для аппроксимации рядов исходных данных наилучшим образом подходит модифицированная функция Пюттера - Берталанфи, описывающая 97,5...99,7% исходной дисперсии (табл. 3.2). Связь параметров *a* и *b* модели с возрастом древостоев, как и предполагалось, очень тесная, аппроксимируемая следующими уравнениями регрессии:

$$a = 0,777 \cdot A^{0,908}; R^2 = 0,965; b = \exp [2,505 \cdot (A/100)^{3,366}]; R^2 = 0,941.$$

Наиболее неустойчиво процесс протекал в загущенных молодняках, где величина среднеквадратического отклонения от временного тренда составляла 136,5 экз./га/год. По мере увеличения возраста древостоев течение процесса становилось все более стабильным.

Таблица 3.1

Динамика естественного изреживания загущенных сосновых древостоев

Год	Величина отпада деревьев в древостоях различного исходного возраста, лет ⁽¹⁾					
	14 ⁽²⁾	55	70 ⁽³⁾	80	85	90 ⁽⁴⁾
1981	778 (5,4)	147 (6,2)	103 (7,3)	37 (3,7)	-	-
1982	372 (2,7)	47 (2,1)	19 (1,5)	12 (1,2)	-	-
1983	582 (4,3)	320 (14,8)	212 (16,5)	100 (10,4)	49 (5,6)	50 (6,3)
1984	464 (3,6)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	11 (1,5)
1985	518 (4,2)	331 (18,0)	196 (18,3)	109 (12,7)	86 (10,4)	123 (16,8)
1986	318 (2,7)	0 (0,0)	3 (0,3)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)
1987	614 (5,3)	167 (11,1)	90 (10,3)	31 (4,1)	30 (4,0)	87 (14,2)
1988	159 (1,5)	18 (1,3)	3 (0,4)	14 (1,9)	8 (1,1)	3 (0,6)
1989	776 (7,2)	113 (8,5)	42 (5,4)	22 (3,1)	11 (1,6)	32 (6,1)
1990	32 (0,3)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	5 (0,7)	0 (0,0)
1991	130 (1,3)	27 (2,2)	6 (0,8)	4 (0,6)	6 (0,9)	13 (2,7)
1992	779 (7,9)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)
1993	227 (2,5)	40 (3,4)	3 (0,4)	2 (0,3)	6 (0,9)	5 (1,1)
1994	0 (0,0)	20 (1,7)	6 (0,8)	0 (0,0)	5 (0,7)	-
1995	390 (4,4)	0 (0,0)	3 (0,4)	0 (0,0)	3 (0,4)	-
1996	292 (3,5)	0 (0,0)	0 (0,0)	2 (0,3)	3 (0,4)	-
1997	357 (4,4)	7 (0,6)	6 (0,8)	8 (1,2)	-	-
Итого	6788 (50,4)	1237 (52,6)	692 (49,3)	341 (33,8)	212 (24,2)	324 (40,8)
N ₀ ⁽⁵⁾	14600	2353	1404	1009	878	795
Среднее	399 (3,6)	73 (4,1)	41 (3,7)	20 (2,3)	15 (1,9)	29 (4,5)

Текущий отпад по пятилетиям

1981-1985	2714 (18,6)	845 (35,9)	530 (37,7)	258 (25,6)	-	-
1986-1990	1899 (16,0)	298 (12,7)	138 (9,8)	67 (6,6)	54 (6,2)	122 (15,3)
1991-1995	1526 (15,2)	87 (3,7)	18 (1,3)	6 (0,6)	20 (2,3)	-

(1) - шт./га, скобках - в % от числа живых на начало года или пятилетия; ⁽²⁾ - лесные культуры 1968 года; ⁽³⁾ - лесные культуры 1911 года; ⁽⁴⁾ - миграционный очаг сосновых лубоедов, действовавший в 1983-1985 гг.; ⁽⁵⁾ - число живых деревьев на начало наблюдений.

Таблица 3.2

**Значения параметров модели изреживания древостоев
различного возраста в период с 1980 по 1998 гг.**

Исходный возраст, лет	Значения параметров модели $N(t) = N_0 - N_0 \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (t - t_0)/100]\}^b$					
	N_0 , экз./га	N_k , экз./га	- a	b	R^2	S_{yx} , экз./га/год
14	14600	12035	5,030	0,972	0,997	136,5
55	2353	1253	31,45	2,100	0,988	47,1
70	1404	694	40,15	2,425	0,984	30,2
80	1009	337	42,31	2,939	0,985	14,7
85	900	229	40,75	3,875	0,975	11,1
90	820	358	45,08	6,072	0,977	18,7

Примечание: R^2 - коэффициент детерминации, S_{yx} – стандартное отклонение остаточного ряда.

Для описания процесса динамики сохранности деревьев в пределах различных ступеней толщины, как было установлено, лучше всего подходит модифицированная функция Ципфа-Парето. Полученные результаты (табл. 3.3) показывают, что по мере увеличения диаметра деревьев интенсивность протекания процесса постепенно ослабевает, а сила противодействия ему, наоборот, возрастает. Это полностью соответствует эвристическим представлениям и указывает на адекватность отображения моделью реальной действительности. Связь параметров a и b модели со значениями ступеней толщины отражают следующие уравнения регрессии:

$$a = 3,025 \cdot \exp(-0,017 \cdot D^{2,555}); \quad R^2 = 0,9993; \quad b = 0,173 \cdot D + 0,260; \quad R^2 = 0,838;$$

Таблица 3.3

**Значения параметров модели сохранности деревьев в пределах
различных ступеней их толщины в период с 1980 по 1998 гг.**

Ступень толщины, см	Значения параметров модели $N(t) = (N_0 - k) \cdot \exp[-a \cdot (t - t_0)^b] + k$				
	N_0 , шт.	k, шт.	- a	b	R^2
55-летний древостой					
6	42	0	0,5790	1,000	0,974
8	80	0	0,0950	1,710	0,979
10	61	8	0,0119	2,468	0,987
12	56	26	0,0114	2,398	0,987
14	55	34	0,0050	2,395	0,984
16 и выше	128	118	0,0007	3,031	0,978

Окончание табл. 3.3

Ступень толщины, см	Значения параметров модели $N(t) = (N_0 - k) \cdot \exp[-a \cdot (t - t_0)^b] + k$				
	N_0 , шт.	k , шт.	- a	b	R^2
70-летний древостой (культура)					
8	60	0	0,2170	1,496	0,967
12	80	3	0,1060	1,718	0,979
16	73	20	0,0143	2,401	0,986
20 и выше	224	200	0,0012	3,356	0,989
80-летний древостой					
8-12	104	6	0,0870	1,942	0,976
16	135	68	0,0242	2,156	0,987
20 и выше	324	301	0,0341	1,595	0,983

Обращает на себя внимание большая синхронность протекания процесса во всех биотопах, кроме молодых загущенных культур (табл. 3.4, рис. 3.1): пики подъемов и спадов, несмотря на значительные различия в возрасте и густоте древостоев, практически совпадают между собой. Это свидетельствует об общности причин, обусловивших его.

Таблица 3.4

**Матрица коэффициентов парной корреляции динамических рядов
относительного годовичного отпада деревьев за 1983-1993 гг.**

Исходный возраст древостоя, лет	Значения коэффициента корреляции между древостоями разного возраста					
	14	55	70	80	85	90
14	1,000					
55	0,332	1,000				
70	0,299	0,979	1,000			
80	0,221	0,949	0,975	1,000		
85	0,157	0,933	0,945	0,962	1,000	
90	0,329	0,892	0,860	0,794	0,879	1,000

Эмпирические данные, представляющие определенный фрагмент общей картины процесса изреживания древостоев, показывают, что во всех случаях мы имеем дело с вполне завершенным или же близким к завершению, как это отмечается в молодых перегущенных культурах, минициклом (рис. 3.2 и 3.3). Об этом ярко свидетельствует наличие четко выраженной нижней асимптоты, значения которой выходят далеко за пределы, определяемые таблицами хода роста насаждений. Причиной образования волны динамики текущего древесного

отпада явилось, как ни странно, улучшение условий среды обитания деревьев, о чем убедительно свидетельствует увеличение величины их прироста, начавшееся с 1975 года и последовавшее вслед за периодом продолжительной депрессии (рис. 3.4). Увеличение прироста древостоев привело к усилению конкурентной борьбы между деревьями, в ходе которой победили сильнейшие.

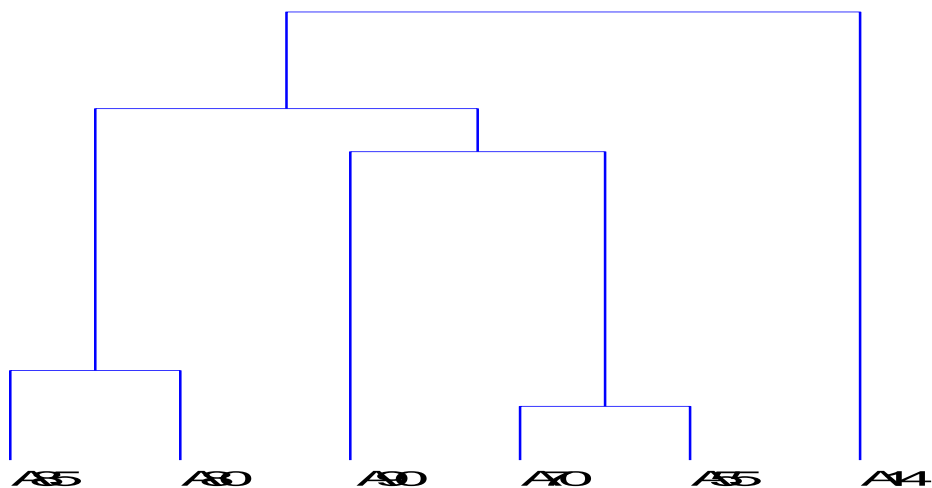


Рис. 3.1. Дендрограмма сходства динамических рядов относительного годового отпада деревьев за 1983-1993 гг. (A14 ... A90 - возраст древостоев)

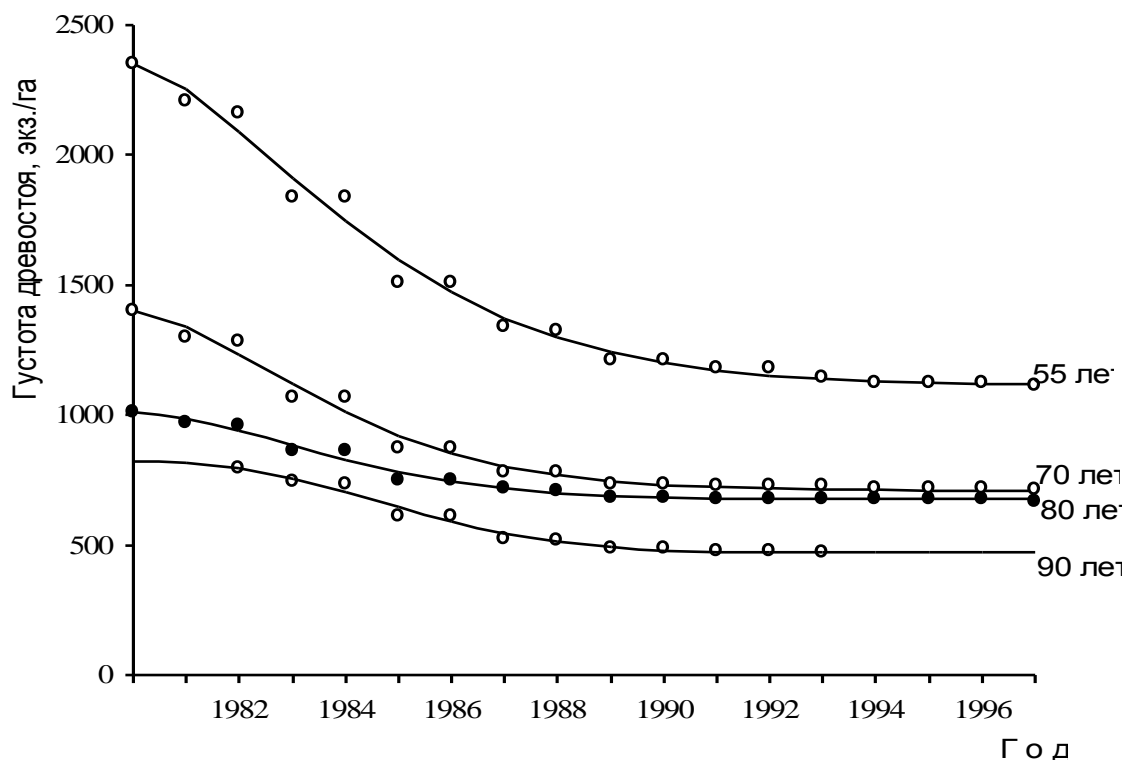


Рис. 3.2. Динамика изреживания сомкнутых древостоев сосны

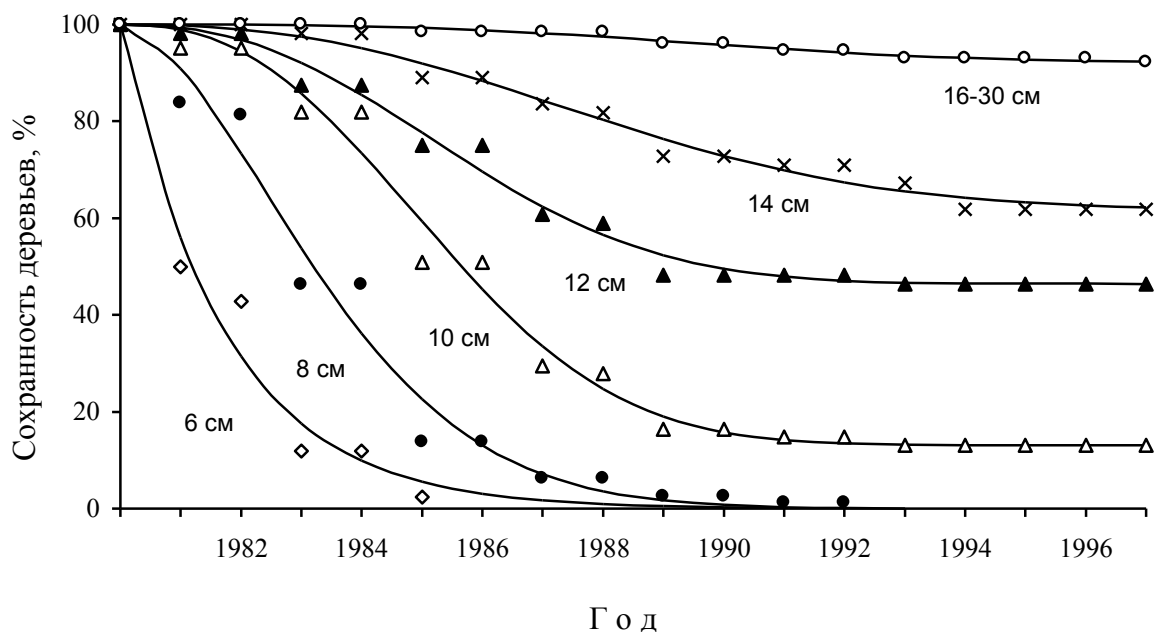


Рис. 3.3. Динамика сохранности деревьев в пределах различных ступеней их толщины в сомкнутом 55-летнем сосняке брусничниковом.

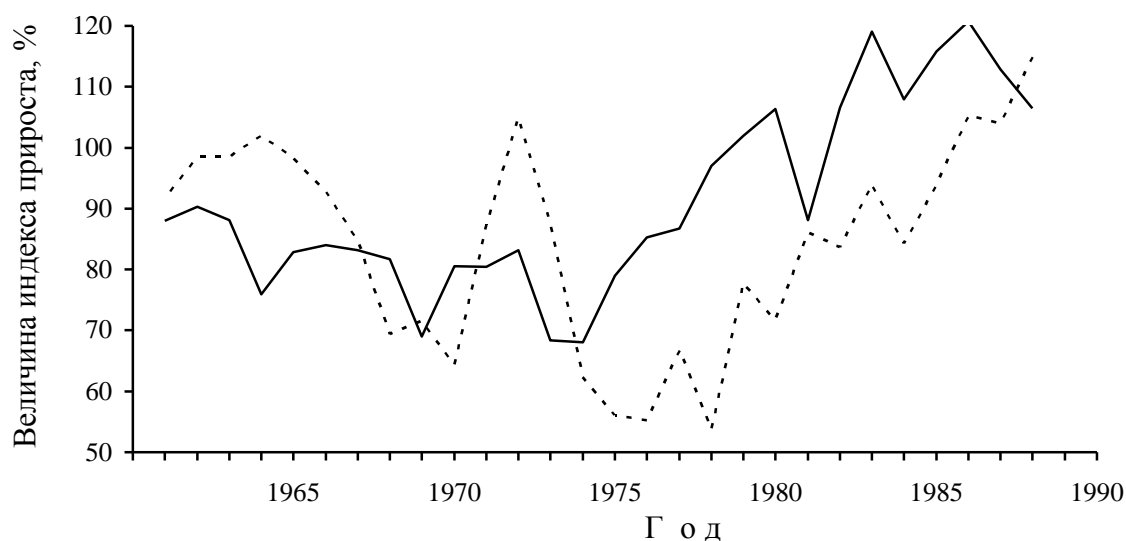


Рис. 3.4. Динамика прироста деревьев по диаметру (сплошная линия) и высоте (пунктир) в приспевающих сосняках брусничных на постоянных пробных площадях (Междуреченское лесничество, Республика Марий Эл).

Эффект резкого возрастания интенсивности изреживания древостоев в период увеличения величины их текущего прироста, происходящего после продолжительной депрессии, давно отмечен исследователями (Горшенин, 1956; Гортинский, 1970; Русяцкас, 1985), ему, однако, до сих пор не придается боль-

шого значения в практике ведения лесного хозяйства. Между тем, этот эффект приводит к некоторым нежелательным для хозяйственной деятельности последствиям. Одним из этих последствий является усиление деятельности ксилобионтных насекомых. Доминантом среди них в период проведения исследований безраздельно была сосновая вершинная смолевка *Pissodes piniphilus* *Hrbst.*, имеющая двухгодичную генерацию и абсолютное преобладание нечетного популяционного колена (Демаков, 1987, 1996; Демаков, Русов, 1986), обусловившего погодичные флуктуации величины древесного годичного отпада. Вспышка массового размножения смолевки, реализовавшаяся благодаря наличию богатой кормовой базы в виде большого числа ослабленных внутривидовой борьбой деревьев, протекала по обычному сценарию (Демаков, 1994, 1996а, 1996б, 1997б), характерному для эпизодических очагов стволовых вредителей с прохождением фаз роста численности (1981-1983 гг.), ее максимума (1985), разреживания (1987-1989) и депрессии, продолжающейся и поныне. «Детонатором» вспышки явились перегушенные мезотопные сосняки III класса возраста, где был сосредоточен основной объем кормовой базы насекомого.

Нами было установлено, что вспышка массового размножения вершинной смолевки реализовалась в основном в результате совпадения фаз ритмики роста древостоев в пределах большого лесного массива, что наблюдается, как было показано в предыдущей главе, далеко не всегда даже в однородных почвенно-эдафических условиях. Таким образом, чем однороднее лесной массив по ритмике роста древостоев, тем чаще в нем возникают «биения», сопровождающиеся вспышками массового размножения ксилобионтных насекомых и скачками величины текущего древесного отпада. Чем сложнее пространственно-временная организация лесов, тем они устойчивее к воздействию деструктивных факторов внешней среды.

Массовое размножение стволовых вредителей, обусловившее образование огромного количества сухостоя в сосняках Марий Эл, не нарушило, однако, гомеостаза экосистем, а, наоборот, помогло древостоям быстро избавиться от ненужного «балласта» и восстановить баланс между своими запросами и возможностями среды обитания. В молодых культурах сосны роль смолевки и других насекомых в гибели деревьев была незначительной (тонкомерные угнетенные деревья не соответствовали здесь по своим параметрам запросам ксилобионтов), что и обусловило различия в процессе древесного отпада.

Случайно или закономерно появление этого миницикла в динамике изреживания древостоев? Единичен ли он или в течение жизни одного поколения древостоя повторяется несколько раз? Внешними или внутренними силами он приведен в действие? Дать однозначные ответы на все эти вопросы на основании только проведенных нами наблюдений будет, пожалуй, слишком рискованно и неубедительно. Обратимся поэтому к литературным источникам. Так, Г.В. Яковлев (1976), опираясь на данные своих исследований, делает вывод о том, что процесс изреживания еловых древостоев подзоны южной тайги протекает циклически. В.И. Левин и В.И. Калинин (1972, 1976), проведя на постоян-

ных пробных площадях в спелых сосняках черничниковых Архангельской области пять учетов с периодичностью пять лет, установили наличие флуктуаций величины текущего отпада, составляющих от 1,26 до 6,02% по числу стволов за пятилетие. Анализируя приведенные ими данные можно более или менее уверенно констатировать наличие одного незавершенного миницикла. В сосняках Приокско-Тerrasного заповедника, по данным 30-летних наблюдений И.И. Осипова (1989а, 1989б, 1991), проведенных им с той же периодичностью, четко выделяется один полный и один незавершенный миницикл. О.А. Катаев (1982, 1983, 1991), проводя 40-летние ежегодные учеты, установил наличие в ельниках Ленинградской области четырех волн динамики древесного отпада.

Закономерности естественного изреживания древостоев лучше всего познать, проводя стационарные наблюдения на специальных модельных объектах, где опытным путем можно задать разные стартовые параметры состояния лесных экосистем (густоту и состав древостоя, распределение деревьев по площади, уровень видового разнообразия биоты и др.) или же их постоянно контролировать. Сведения о длительных наблюдениях за изреживанием сосновых древостоев на таких объектах приведены в работах В.Г. Нестерова (1961) и Г.Р. Эйтингена (1962), а также в монографии (Результаты экспериментальных ..., 1964). Объекты расположены в пределах лесной опытной дачи ТСХА. Один из объектов был заложен при таксации насаждений в 1862 году Варгасом де Бедемаром (кв. 14, пробная площадь А), второй - М.К. Турским в 1870 году (кв. 4, пп. Э). Наблюдения на объектах продолжались до 1960 года. Проведено в общей сложности 16 пересчетов на первом и 17 на втором.

Проведенная нами обработка цифрового материала показала, что математическая модель процесса является аддитивной смесью функций возрастного тренда (X_t), волновой составляющей (W_t) и стационарной случайной компоненты (Z_t), т.е. имеет вид: $Y_t = X_t + W_t + Z_t$. Временной тренд, представляющий собой долговременную тенденцию развития процесса детерминированную изменением возраста древостоя, описывает с очень высокой точностью отмеченная выше модифицированная функция Пюттера - Берталанфи (рис. 3.5), имеющая следующий вид:

- для пробной площади Варгаса де Бедемара:

$$N_t = 1032 - 1032 \cdot (1 - \exp(-5,354 \cdot ((t - 39) / 100)))^{7,822},$$

$$R^2 = 0,979; S_{yx} = 46,3 \text{ экз./ га / год}; t_k = 38,4 \text{ года}; T_{N/2} = 46,1 \text{ года};$$

- для пробной площади М.К. Турского:

$$N_t = 5635 - 4977 \cdot (1 - \exp(-5,825 \cdot ((t - 22) / 100)))^{1,448},$$

$$R^2 = 0,987; S_{yx} = 180,3 \text{ экз./ га / год}; t_k = 6,4 \text{ года}; T_{N/2} = 16,6 \text{ года}.$$

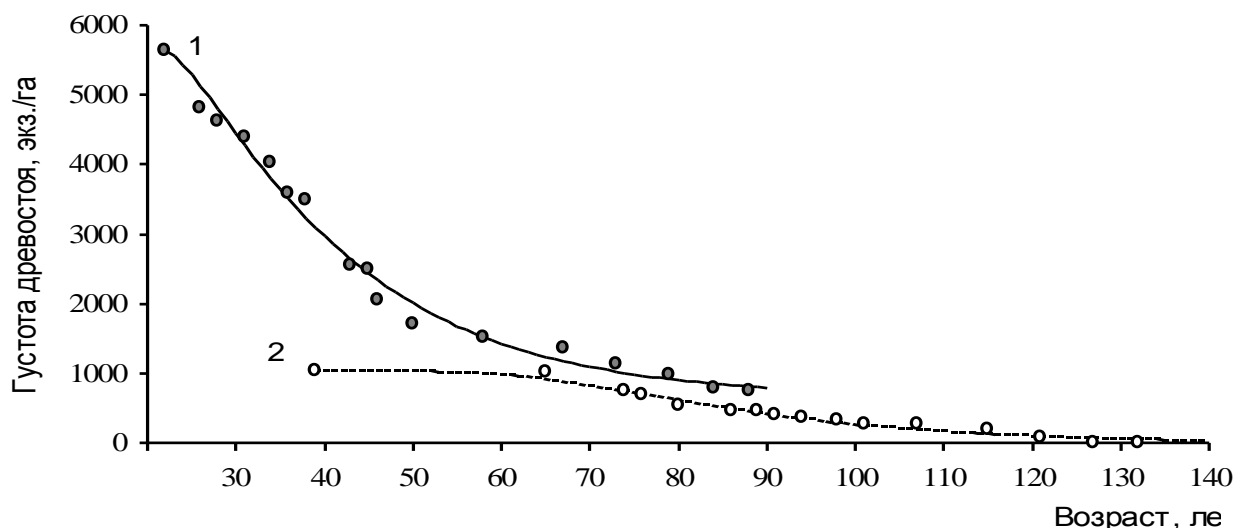


Рис. 3.5. Динамика изреживания древостоев сосны в лесной опытной даче ТСХА (1-культуры М.К. Турского, 2 - пробная площадь, заложенная Варгасом де Бедемаром; исходные данные: В.Г. Нестеров, 1961; Г.Р. Эйтинген, 1962).

Приведенные данные показывают, что процесс изреживания протекал наиболее стабильно на пробной площади, заложенной Варгасом де Бедемаром в редкостойном древостое естественного происхождения, где его интенсивность была, как свидетельствуют величина периода полураспада (T_{N2}) и графическое изображение динамики текущего годовичного отпада (рис. 3.6), наименьшей. Сила же противодействия (буферность экосистемы) этого древостоя была, наоборот, наибольшей. В результате этого время кульминации величины текущего годовичного отпада деревьев (t_k) наступило здесь в значительно более старшем возрасте, чем в культуре М.К. Турского, имеющей большую исходную густоту.

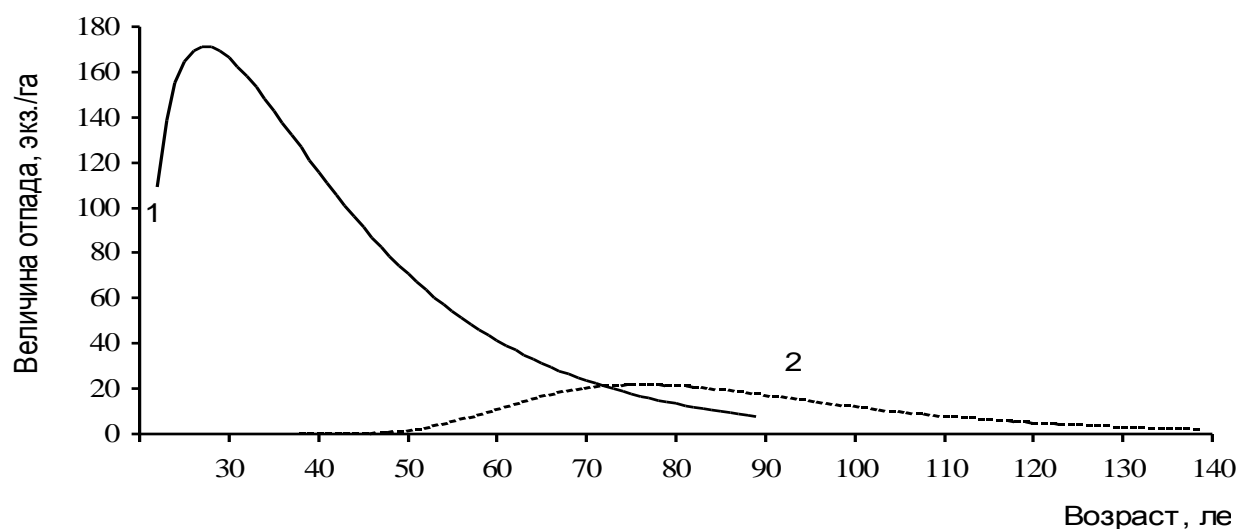


Рис. 3.6. Динамика текущего годовичного отпада деревьев в сосняках лесной опытной дачи ТСХА (обозначения и исходные данные те же, что и на рис. 3.5).

Довольно четко выраженная волновая квазипериодическая составляющая процесса изреживания древостоя (рис. 3.7), как было установлено, является, в свою очередь аддитивной смесью гармонических волн различной природы (табл. 3.5), объясняющих 95-98 % остаточной дисперсии:

$$W_t = \sum_{i=1}^k \{a_i \cos[2\pi(t - 22) / T_i] + b_i \sin[2\pi(t - 22) / T_i] + c_i\},$$

где t - возраст древостоя, лет; T - период гармоника, лет; a и b - параметры, определяющие амплитуду гармоника ($A^2 = a^2 + b^2$); c - средний уровень волны.

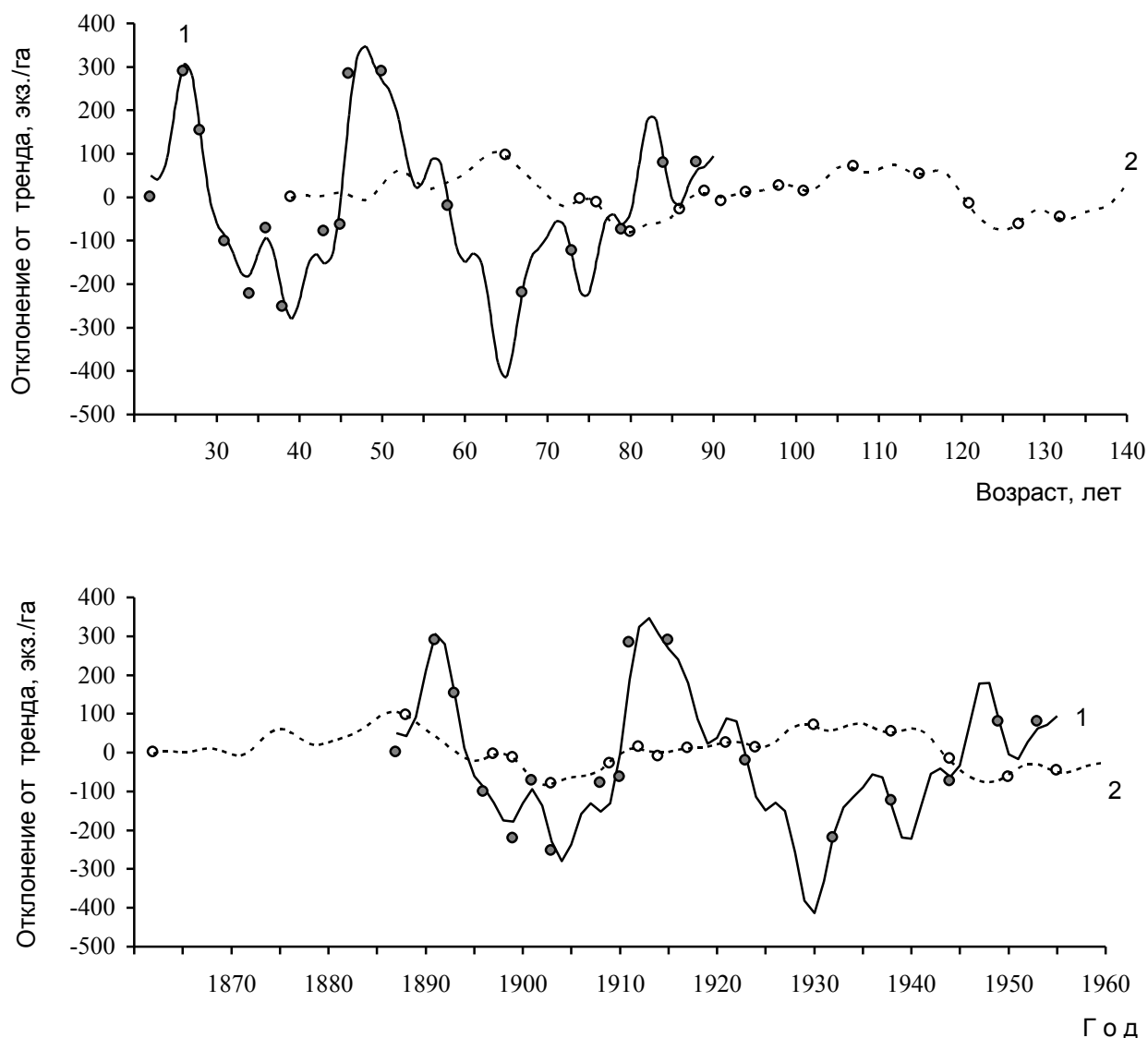


Рис. 3.7. Волновая составляющая динамики накопления древесного отпада в сосняках лесной опытной дачи ТСХА (обозначения и исходные данные те же, что и на рис. 3.5).

Наиболее мощными, как свидетельствуют приведенные данные, являются длинноволновые гармоника, период которых составляет от 21 до 48 лет. Коротковолновые гармоника имеют небольшую мощность. Увеличение темпа дре-

весного отпада по сравнению с «нормой», т.е. траекторией временного тренда процесса, на пробной площади Варгаса де Бедемара происходило в 1885-1890 и 1930-1940 гг., когда древостоем было соответственно 55-65 и 105-115 лет. В культуре М.К. Турского отмечено три волны подъема уровня отпада, приходящиеся на 1890-1895, 1915-1920 и 1945-1950 гг, когда древостоем было соответственно 25-30, 50-55 и 80-85 лет. Динамика древесного отпада на обеих пробных площадях, таким образом, не связана ни с этапами развития древостоев, ни с изменением погодных условий, а определяется, по всей видимости, какими-то другими факторами. Параметры стационарной случайной составляющей, на которую приходится всего около 0,1% исходной дисперсии, описывает общеизвестная функция нормального распределения Гаусса, приводить вид которой, вероятно, излишне.

Таблица 3.5

Параметры гармонических волн процесса изреживания древостоя сосны в лесной опытной даче ТСХА

Номер гармоник	Параметры гармоник				
	Период, лет	Мощность, %	a	b	c
Пробная площадь Варгаса де Бедемара					
1	48	70,5	9,0	55,8	14,7
2	24	18,2	-0,7	-25,5	-0,6
3	11	5,2	4,8	-14,4	-2,1
4	13	3,0	11,4	-6,1	-3,4
5	6,0	1,2	-6,7	-4,0	0,9
Пробная площадь М.К. Турского					
1	30	52,6	5,0	178,5	14,3
2	21	15,2	46,6	-84,1	9,1
3	11,1	11,6	39,9	-87,2	7,6
4	56	8,8	-4,4	73,1	11,6
5	5,1	4,2	-31,8	-43,1	7,0
6	7,0	2,3	-33,2	20,2	-8,0

Влияние исходной густоты древостоев на процесс их естественного изреживания наиболее уверенно можно выявить на простых модельных объектах, каковыми являются однопородные культуры с равномерным размещением деревьев. Таких объектов создано к настоящему времени уже немало. Обобщение результатов наблюдений на них, проводившихся несколькими поколениями ученых-лесоводов, является важнейшей задачей, позволяющей ответить на поставленные выше вопросы. Таковыми объектами являются, к примеру, культуры сосны разной исходной густоты, созданные М.К. Турским, Н.С. Нестеровым и В.И. Рубцовым. Сведения о ходе их роста и развития, протекавшем при минимальном воздействии человека, приведены в работах П.С. Кондратьева (1959), В.Г. Нестерова (1961), Г.Р. Эйтингена (1962), В.И. и В.В. Рубцовых (1975), И.В.

Сухова (1993). Интересен также опыт с загущенной посадкой лиственницы, проведенный и описанный В.П. Тимофеевым (1959).

Математическая обработка материала показала, что моделью процесса изреживания древостоев на всех этих объектах является также аддитивная смесь функций возрастного тренда, волновой составляющей и стационарной случайной компоненты. Временной тренд описывается с очень высокой точностью все той же модифицированной функцией Пюттера - Бергаланфи, параметры которой приведены в табл. 3.6. Исходная густота культур, как показали расчеты, всецело определяет в пределах одной серии опытов характер процесса изреживания древостоев, объясняя от 66 до 99% дисперсии значений параметров модели временного тренда. По мере ее увеличения процесс протекает более интенсивно и неустойчиво, кульминация наступает раньше и резче выделяется (рис. 3.8), период полураспада древостоя значительно сокращается. Зависимость значений параметров модели от густоты древостоев наилучшим образом аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

-для серии опыта Н.С. Нестерова:

$$a = 0,381 \cdot (N_0 / 1000)^{0,336}, R^2 = 0,758; S_{yx} = 95,9 \cdot (N_0 / 1000)^{0,625}, R^2 = 0,790; T_{N/2} = 20,7 \cdot \exp[-0,151 \cdot (N_0 / 1000)^{0,734}]; R^2 = 0,657;$$

-для серии опыта В.И. Рубцова:

$$a = 1,138 \cdot (N_0 / 1000)^{0,489}, R^2 = 0,853; m_{yx} = 0,277; \\ b = 29,5 \cdot [1 - \exp(-0,0735 \cdot N_0)]^{3,485} \cdot \exp(-0,0735 \cdot N_0) + 1; R^2 = 0,832; \\ S_{yx} = 2,74 \cdot (N_0 / 1000)^{1,709}, R^2 = 0,998; m_{yx} = 7,33; \\ t_k = 29,1 \cdot \exp[-41,67 \cdot 10^{-5} \cdot (N_0 / 1000)^{2,037}]; R^2 = 0,896; m_{yx} = 0,779; \\ T_{N/2} = 113,2 \cdot \exp[-0,364 \cdot (N_0 / 1000)^{0,414}]; R^2 = 0,993; m_{yx} = 0,436.$$

Таблица 3.6

Значения параметров модели изреживания древостоев сосны в культурах разной исходной густоты

N_0	t_0 , лет	$-a$	b	R^2	S_{yx}	t_k , лет*	$T_{N/2}$, лет**
Культуры М.К. Турского, период наблюдений 80 лет (с 1879 по 1958 г.)							
2312	15	2,411	1,705	0,977	68,6	22,1	45,5
4202	15	3,920	2,128	0,986	202,6	19,3	32,6
8877	15	6,520	2,034	0,979	552,5	10,9	19,1
Культуры Н.С. Нестерова, период наблюдений 60 лет (с 1901 по 1960 г.)							
2233	13	5,649	1,560	0,958	125,0	7,9	18,1
2491	13	5,724	1,000	0,961	149,1	0	12,1
4598	13	5,463	1,334	0,978	215,4	5,3	16,5
5346	13	6,929	1,000	0,957	335,6	0	10,0
8480	13	6,064	1,034	0,991	258,3	0,6	11,8
7693	13	8,081	1,000	0,960	477,2	0	8,6
14835	13	9,504	1,000	0,990	488,9	0	7,3
14181	13	10,33	1,000	0,988	518,9	0	6,7

N_0	t_0 , лет	$-a$	b	R^2	S_{yx}	t_k , лет*	$T_{N/2}$, лет**
Культуры В.И. Рубцова, период наблюдений 35 лет							
4130	3	1,827	1,648	0,974	56,8	27,3	58,5
8450	3	2,577	2,047	0,980	122,7	27,8	48,4
11460	3	4,212	3,652	0,983	167,9	30,8	41,7
15900	3	5,258	3,874	0,983	319,1	25,8	34,4
25980	3	5,209	2,732	0,981	698,2	19,3	28,7
35920	3	6,359	2,615	0,980	1258,3	15,1	22,9
Опыт В.П. Тимофеева с крайне загущенной посадкой лиственницы***							
25	0	10,17	2,053	0,952	0,93	7,1	12,3
50	0	19,15	3,215	0,978	1,86	6,1	8,6
100	0	29,80	4,550	0,973	5,43	5,1	6,6
200	0	42,77	6,850	0,974	11,5	4,5	5,5

* t_k - момент кульминации текущего годовичного отпада, ** $T_{N/2}$ - период полураспада древостоя, *** - густота выражена в экз./м².

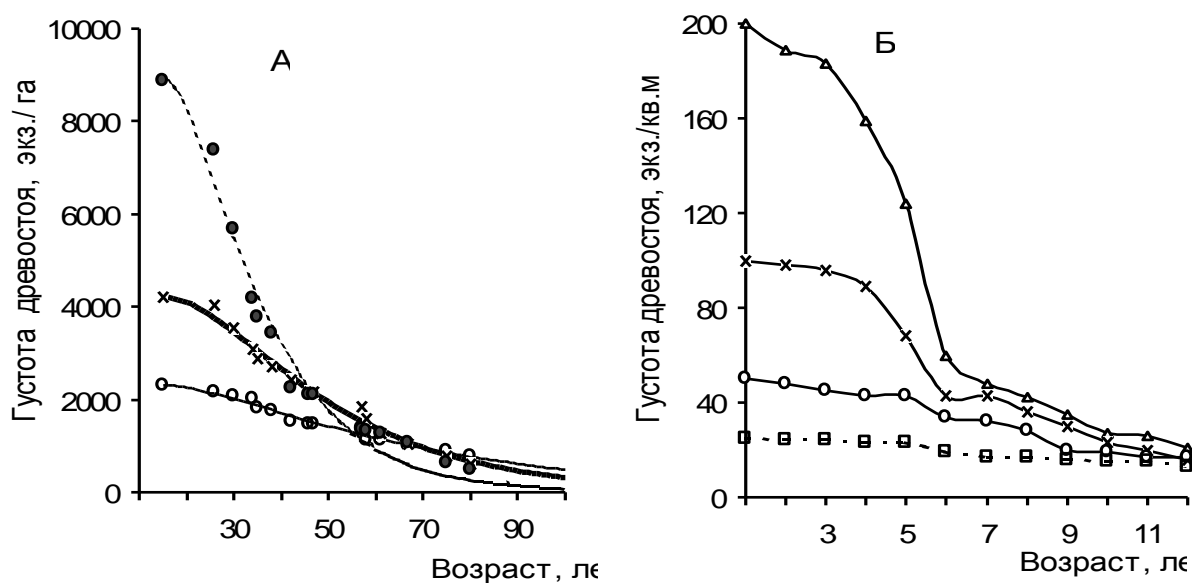


Рис. 3.8. Динамика изреживания древостоев в культурах разной исходной густоты (А - культуры сосны, созданные М.К. Турским, Б - опыт В.П. Тимофеева с загущенной посадкой лиственницы).

Характер протекания процесса при одной и той же исходной густоте древостоев даже между однотипными сериями опытов (культуры М.К. Турского и Н.С. Нестерова, к примеру, созданы по одной технологии в сходных лесорастительных условиях) имеет, как свидетельствуют приведенные данные, значительные различия, выражающиеся в сроках наступления кульминации текущего годовичного отпада и времени полураспада древостоя (рис.3.9). Причины разли-

чий, которые на ограниченном материале установить достоверно практически невозможно, требуют пристального внимания и глубокого изучения.

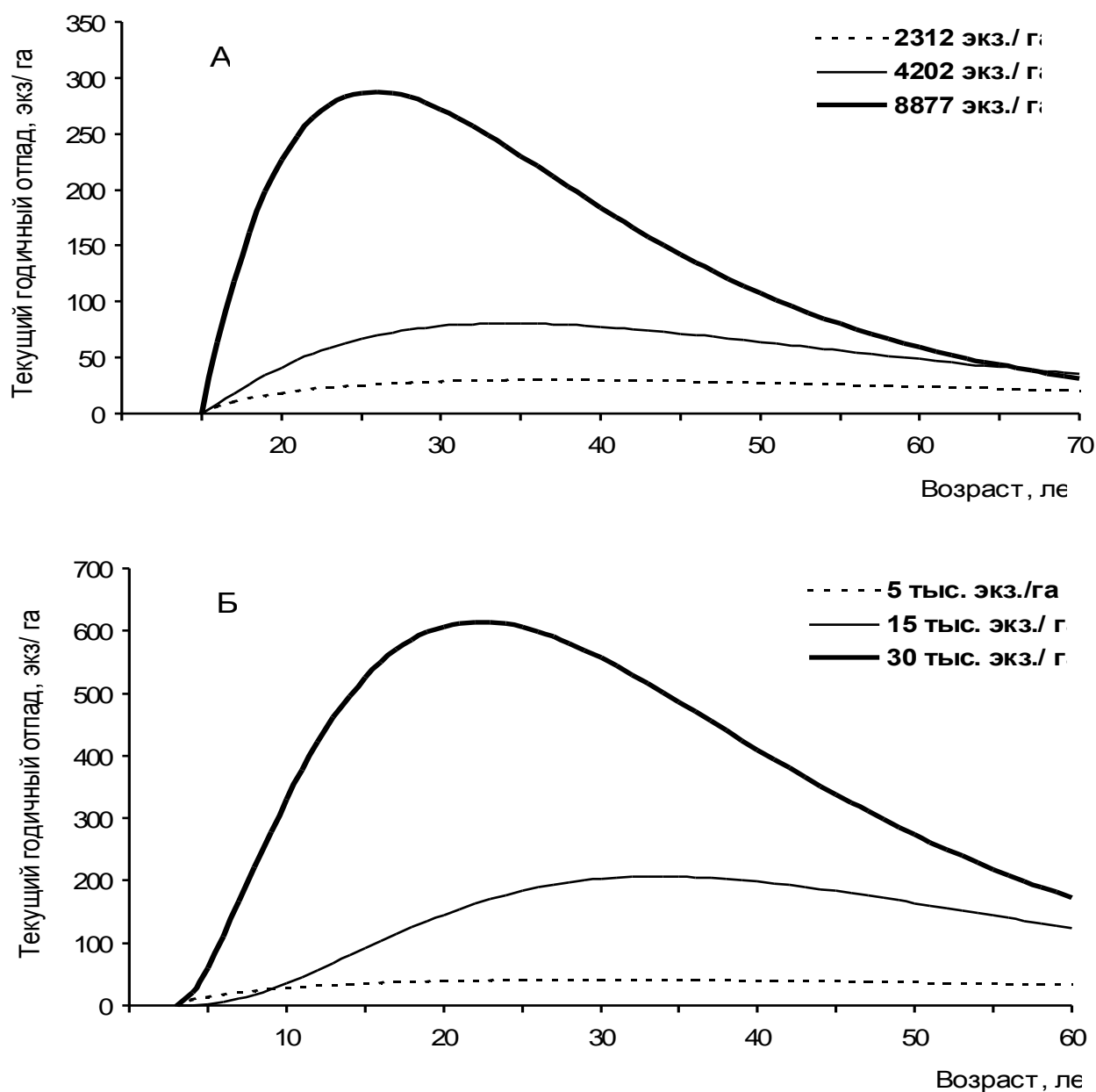


Рис. 3.9. Динамика текущего годовичного отпада деревьев в культурах сосны разной исходной густоты (А - культуры М.К. Турского, Б - культуры В.И. Рубцова).

Анализ данных показывает, что кривые динамики густоты древостоев сходятся со временем в одну точку. Этот так называемый эффект «стягивания» (Корзухин, Тер-Микаэлян, 1986; Корзухин, Семевский, 1992), усиливающийся по мере возрастания густоты древостоев, известный в экологии как правило Л. фон Бергаланфи об эквивалентности развития биосистем (Реймерс, 1994), приводит к тому, что спустя некоторое время (часто довольно непродолжительное, пример - опыт В.П. Тимофеева с загущенной посадкой лиственницы) текущая

густота перестает зависеть от исходной. Таким образом, дендроценоз, как самонастраивающаяся динамическая система, в процессе своего развития, согласно принципу стабильности (Реймерс, 1994), стремится к достижению определенного равновесного состояния, в котором его потребности приближаются к возможностям среды. Эффект «стягивания» свидетельствует не только о наличии довольно мощного механизма саморегуляции экосистемы, но также и о снижении возможностей по мере ее старения внешней регуляции с помощью различных хозяйственных мероприятий (в частности рубок ухода), что необходимо учитывать в практике лесоводства. Следовательно, чем позднее будет начат уход за древостоем, тем меньше возможностей для искусственного отбора и ниже его эффективность. К такому же выводу, сделанному на основании многолетних наблюдений и экспериментов по рубкам ухода, пришел С.Н. Сеннов (1984).

Исходная густота древостоев оказывает большое влияние и на характер волновой квазипериодической компоненты динамики изреживания (рис. 3.10.). По мере ее роста увеличивается амплитуда колебаний и усложняется волновой спектр за счет возрастания мощности короткопериодических гармоник.

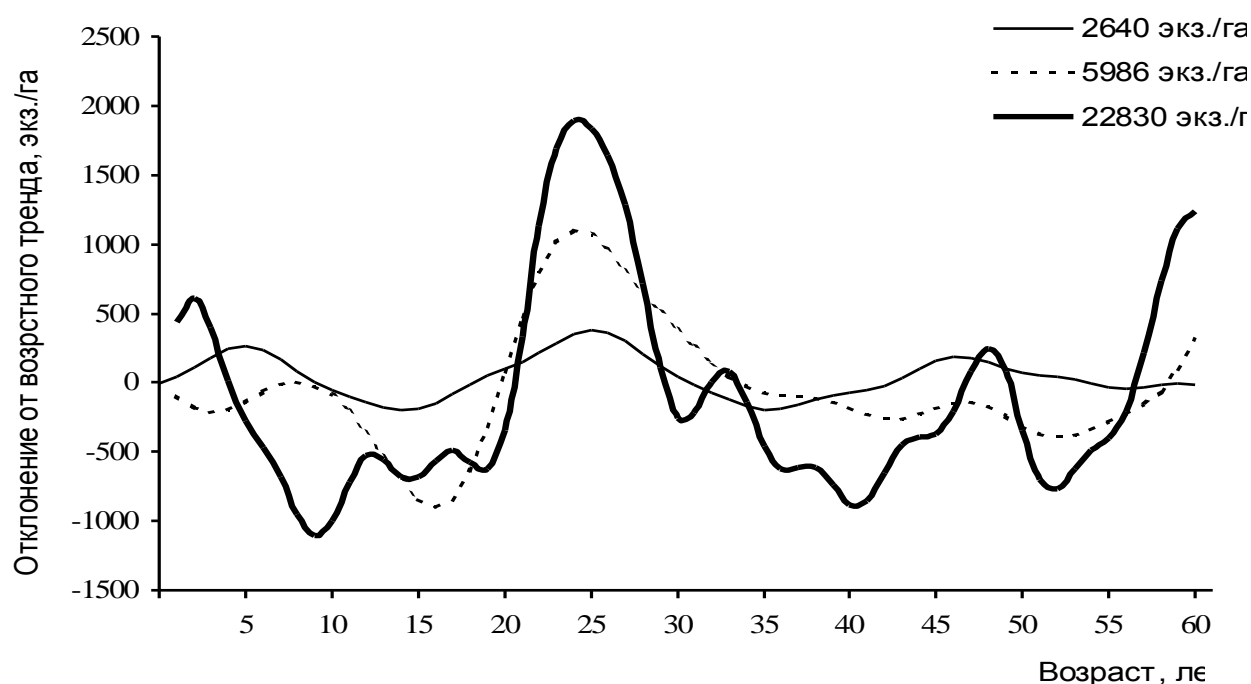


Рис. 3.10. Волновая составляющая процесса отпада деревьев в культурах сосны разной исходной густоты, созданных Н.С. Нестеровым в 1901 году.

Результаты проведенного исследования, таким образом, убедительно доказывают правильность априорных эвристических положений о том, что динамика процесса изреживания древостоев, протекающего во времени не монотонно, довольно сложна. Ее математическая модель является аддитивной смесью функций временного тренда, на который приходится 95...99% исходной дис-

персии, сложной волновой квазипериодической составляющей и случайной «шумовой» компоненты.

Линия временного тренда изреживания древостоев представляет собой зеркальное отражение кривой роста деревьев в высоту, т. е. имеет вид обратной буквы S. Она описывается либо модифицированной функцией Ципфа - Парето $N(t) = (N_0 - k) \cdot \exp[-a \cdot (t - t_0)^b] + k$, либо, чаще всего, разностным уравнением $N(t) = N_0 - N_k \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (t - t_0)]\}^b$, близким по своему виду к функции Пюттера - Берталанфи. Кривая динамики текущего годового отпада деревьев, являющаяся первой производной функции его накопления, имеет в большинстве случаев асимметрично-куполообразную форму с одной точкой перегиба. Моделью квазипериодической составляющей является аддитивная смесь гармонических (синусоидальных) волн различной длины и амплитуды.

Значения параметров всех составляющих математической модели определяют многие факторы, ведущую роль среди которых играет исходная густота древостоев. По мере ее увеличения процесс протекает более интенсивно и неустойчиво, сопровождаясь довольно сильными биениями состояния лесных экосистем (скачками величины текущего годового прироста и отпада деревьев, вспышками массового размножения ксилобионтных насекомых и др.), кульминация изреживания наступает раньше и резче выделяется на динамической кривой, период полураспада древостоя сокращается.

Математические модели, полученные на феноменологической основе, хорошо согласуются с эмпирическими данными и эвристическими представлениями, однако адекватно описывают процесс изреживания древостоев только на конкретных природных объектах. Для создания всеобщей математической модели, учитывающей и объясняющей действие всех экологических факторов, исходных данных пока явно недостаточно.

Проведенные исследования показали, что естественное изреживание однопорodных и разновозрастных древостоев представляет собой, по сути дела, циклический процесс, имеющий определенную природную ритмику. Оно, как и любой циклический процесс, сопровождается определенными качественными и количественными изменениями состояния лесных экосистем с прохождением трех основных фаз (латентной, продромальной и эруптивной) и обязательным их возвращением в исходное.

Во время латентной (скрытой) фазы, которая протекает в древостоях до момента полного смыкания полога, напряженность конкурентной борьбы между деревьями за ресурсы среды слабая, древесный отпад невелик и обусловлен исключительно действием случайных и патологических факторов, направление вектора которых равновероятно по отношению ко всем особям. Продромальная фаза характеризуется ускорением дифференциации деревьев в результате обострения конкуренции, что сопровождается не только падением величины текущего прироста древесного запаса, но и, самое главное, изменениями про-

порций между их органами и частями (кроной и корнями, высотой ствола и площадью водопроводящей системы и т.д.), приводящих к нарушению физиологических процессов и снижению устойчивости к факторам внешней среды.

Величина древесного отпада во второй фазе также невелика, т.к. жизнеспособность отставших в росте деревьев поддерживается в течение длительного времени различными организменными адаптациями (перераспределение имеющегося запаса питательных веществ между органами, образование суховершинности и проч.). Отмечено, к примеру, что у отставших в росте деревьев до последнего года жизни сохраняется прирост ветвей кроны, тогда как прирост ствола, особенно в нижней его части, полностью прекращается. Таким образом, весь запас питательных веществ идет на образование ассимиляционного аппарата, который в данный момент полностью определяет состояние жизнеспособности организма. В таком состоянии деревья сосны могут существовать в течение 5-7 лет.

Для окончательной гибели деревьев, что является переходом их в новое качество, всегда необходим определенный внешний толчок, который осуществляется на эруптивной фазе изреживания леса под действием либо абиотических факторов (ветер, навалы снега, изменения гидротермического режима), либо массовых размножений дендрофильных организмов. Величина текущего древесного отпада в результате этого резко увеличивается и удерживается в течение ряда лет на высоком уровне. Отмирают деревья различной степени жизнеспособности, но основную долю в отпаде занимают, естественно, наиболее угнетенные особи. Это приводит к изреживанию древесного полога, иногда довольно значительному, и снижению напряженности конкурентной борьбы в дендроценозах. После этого все повторяется вновь. Продолжительность цикла и отдельных его фаз зависит как от внутренних свойств лесных экосистем, так и состояния внешней среды.

Исследования показали, что дендроценоз, как самонастраивающаяся динамическая система, в процессе своего развития неуклонно стремится к достижению определенного равновесного состояния, в котором его потребности приближаются к возможностям среды. Стремление к равновесию проявляется в эффекте неуклонного «стягивания» кривых динамики плотности древостоев и среднего размера деревьев в одну точку, приводящего к тому, что через некоторое время система постепенно начинает «забывать» начальные условия: текущее состояние лесных экосистем, как в цепях Маркова, определяется только предшествующим и не зависит от исходного. Эффект «стягивания» свидетельствует не только о наличии мощного механизма саморегуляции экосистемы, но также и о снижении возможностей по мере ее старения внешней регуляции с помощью различных лесохозяйственных мероприятий (в частности, рубок ухода). Следовательно, чем позднее будет начат уход за древостоем, тем меньше возможностей для искусственного отбора и ниже его эффективность.

3.3. Диагностика жизнеспособности деревьев и оценка вероятности их выживаемости в процессе естественного изреживания леса

Вопрос о диагностике жизнеспособности деревьев и вероятности их выживаемости в ходе конкурентной борьбы изучен заметно слабее, чем вопрос о динамике естественного изреживания древостоев (Корзухин, Семевский, 1992), хотя он имеет не меньшее практическое и теоретическое значение. Формально задача сводится к определению вида функции $W = f(z)$, отражающей вероятность выживания дерева (W) за определенный отрезок времени (год, десятилетие и т.д.), и установлении списка аргументов z этой функции. Эта задача может быть решена только эмпирическим путем в результате длительных, регулярных и комплексных наблюдений за состоянием конкретных деревьев на постоянных пробных площадях.

В большинстве случаев аргументами z являются размерные характеристики деревьев (диаметр ствола, размеры кроны и др.), их возраст, скорость роста и параметры, описывающие конкурентное давление (густота, полнота, сомкнутость полога и др.). Зависимость W от этих переменных обычно довольно тесная. Общим правилом является повышение вероятности выживаемости с увеличением исходного размера (ранга) дерева, скорости его роста и ослаблением конкурентного давления со стороны соседей (Mitchell, 1969; Moser, 1972; Барнишкис, 1972; Grover, Holl, 1979; Hamilton, 1980; Черкашин, 1980; Сафронова, Сеннов, 1980; Buchman, Peterson, Walters, 1983; Сеннов, 1984; Оя, 1985; Гурцев, Корзухин, 1988; Kohyama, 1989; Корзухин, Семевский, 1992).

В моделировании процесса выживаемости деревьев отмечается такое же разнообразие подходов, как и в моделировании процесса изреживания древостоев, что говорит о слабом развитии соответствующей теории. Для аппроксимации эмпирических данных исследователями использовано несколько моделей, среди которых наиболее популярны модифицированные функции Ферхюльста-Перла (Grover, Holl, 1979; Hamilton, 1980; Buchman, Peterson, Walters, 1983) и Вебера (Moser, 1972; Сафронова, Сеннов, 1980; Сеннов, 1984; Kohyama, 1989), имеющие следующий вид:

$$W = 1 / \{1 + \exp [-f(z)]\} \quad \text{и} \quad W = 1 - \exp [-f(z)].$$

По вопросу о выживаемости деревьев в процессе естественного изреживания леса и структуре древесного отпада в лесоводственной литературе имеется несколько точек зрения. Так, А.И. Тарашкевич (1935) выделил три типа течения процесса древесного отпада и выживаемости деревьев: низовой (гибель главным образом угнетенных деревьев), пропорциональный (вероятность гибели деревьев всех рангов примерно одинакова) и верховой (гибель в основном наиболее развитых деревьев). Эти типы он связал с этапами развития древостоев: 20-40 лет - стадия пропорционального отпада, 40-90 лет - стадия низового отпада, 90-120 лет - стадия верхового отпада. Большинство же исследователей (Дударев, 1956; Левин, 1959, 1966; Мирошников, 1970, 1973; Дуров, 1971; Бар-

нишкис, 1972; Левин, Калинин, 1976; Поляков, 1977; Сеннов, 1984; Быков, 1986; Гусев, Третьяков, 1992) пришло к выводу, что в процессе естественной дифференциации в сосняках отмирают в основном тонкомерные деревья с диаметром меньше среднего для древостоя в целом, т.е. процесс протекает исключительно по низовому типу.

Этот вывод, однако, имеет частный характер, т.к. сделан по результатам наблюдений за изреживанием одновозрастных и преимущественно однопородных древостоев на этапе их развития от жердняка до возраста технической спелости. В разновозрастных древостоях, как показали наблюдения П.М. Верховнова и Н.В. Дашко (1972, 1979), процесс отпада представляет собой сложное динамическое явление. На этапе зрелости (до 120 лет) отпад происходит главным образом за счет угнетенных и отставших в росте деревьев (так называемая подчиненная часть древостоя). С увеличением возраста в отпад идут все более развитые деревья верхнего полога, причиной чего является их физиологическое одряхление и ослабление защитных функций организма. Отпад постепенно переходит от низового к пропорциональному и верховому типам. Классификация А.И. Тарашкевича, таким образом, имеет более общий характер, полнее отражая закономерности процесса дифференциации и выживаемости деревьев в древостоях различного возраста, строения и степени ослабленности.

Проведенные нами исследования показали, что процесс накопления сухостоя в здоровых, но излишне загущенных сосняках лишайниково-мшистых и зеленомошных различного происхождения и возраста (15 ... 90 лет) протекал по ярко выраженному низовому типу, то есть за счет гибели наиболее угнетенных особей. Большая часть деревьев погибла в результате конкурентной борьбы за ресурсы среды. Доля деревьев, отмерших от болезней ствола и корней (смоляной рак, корневая губка, опенок), составила в сосняках III- V классов возраста всего 0,68%, а сломанных ветром или навалами снега 0,63% от общего числа сухостоя и свежего валежа. За время наблюдений на постоянных пробных площадях отпали практически все деревья V класса развития (92 ... 98%) и значительное число деревьев IV класса (52 ... 71%). Из числа деревьев III класса развития усохло не более 9,5%, а II - 2,3% (табл. 3.7).

Таблица 3.7

Величина сохранности деревьев различных классов развития в сосняках Республики Марий Эл за период с 1981 по 1997 гг.

Возраст древостоя, лет	Количество сохранившихся деревьев разных классов развития, в % от их числа в 1980 году				
	I	II	III	IV	V
55	100,0	97,7	92,3	29,3	2,2
80	100,0	98,8	90,5	47,5	7,9

По данным исследований Е.К. Барнишкиса (1972), обобщившего материалы многолетних наблюдений Н.С. Нестерова, Н.Г. Нестерова и П.С. Кондратьева на постоянных пробных площадях в ЛОД ТСХА, в сосняке с возраста от 45 до 80 лет из числа деревьев IV-V классов развития не выжило ни одного, из числа деревьев III класса отпало 86,3-91,4%, II - 56%, I - 35%. Эти закономерности выживаемости деревьев хорошо описывают следующие математические модели:

- для 55-летнего древостоя за 18 лет наблюдений:

$$W = 100 \cdot \exp [- 99,1 \cdot 10^{-5} \cdot (K - 1)^{6,476}];$$

- для 80-летнего древостоя за 18 лет наблюдений:

$$W = 100 \cdot \exp [- 49,7 \cdot 10^{-4} \cdot (K - 1)^{4,536}];$$

- для 45-летнего древостоя ЛОД ТСХА за 35 лет наблюдений:

$$W = 65 \cdot \exp [- 0,388 \cdot (K - 1)^{2,212}].$$

Данная закономерность является ярким подтверждением закона рангового роста и развития деревьев, сформулированного Е.Л. Маслаковым (1984), суть которого заключается в том, что весь ход их онтогенеза определяется ранговым положением в дендроценозе, занятым в начальный период его формирования. Результаты исследований, таким образом, убедительно свидетельствуют, что в одновозрастных сосняках класс роста и развития деревьев по Г. Крафту несет концентрированную информацию о их прошлом и будущем. Он характеризует ценотический статус деревьев, их жизнестойкость и конкурентоспособность, позволяя провести при рубках промежуточного пользования выборку обреченных на отмирание особей.

Для количественной оценки степени напряженности конкурентных отношений в дендроценозе в целом и сравнительной оценки влияния на состояние древостоев различных хозяйственных мероприятий нами разработан соответствующий критерий:

$$J_{\text{кн}} = \sum (p_i \cdot n_i) / \sum n_i$$

где $J_{\text{кн}}$ - индекс напряженности конкурентных отношений в дендроценозе, отражающий вероятную величину отпада деревьев в целом по древостою в ближайшие 20 лет; p_i - вероятность гибели деревьев i -того класса развития (I - 0,0%, II - 2,5%, III - 10%, IV - 70%, V - 100%); n_i - число деревьев в i -том классе развития, шт.

Проведенные исследования позволяют также рекомендовать для количественной оценки состояния древостоев, в дополнение к широко известным по-

казателям относительных размеров деревьев отпада (Дударев, 1956; Мирошников, 1970, 1973; Верхунов, Дашко, 1972; Поляков, 1977; Гусев, Третьяков, 1992), использовать индекс патологичности отпада, вычисляемый по формуле:

$$J_{\Pi} = 0,1 \cdot W_{\text{факт.}} \cdot P / W_{\text{ст.}} \cdot N_{\text{отн.}},$$

где $W_{\text{факт.}}$ - фактическая величина текущего отпада деревьев, % или шт./ га; $W_{\text{ст.}}$ - стандартная величина текущего отпада, оцененная по таблицам хода роста древостоев; P - доля деревьев основного полога (I-III классы развития) в общем числе деревьев текущего отпада, %; $N_{\text{отн.}}$ - относительная густота древостоя, выраженная в долях от стандартной (табличной) для данных лесорастительных условий и возраста. Значение $J_{\Pi} > 1,3 \dots 1,5$ единиц является свидетельством падения жизнеспособности древостоев и наличия патологии в течение процесса их изреживания.

Разделение деревьев на классы роста не лишено, однако, некоторой доли субъективизма и требует определенных профессиональных навыков. Более точным и надежным показателем конкурентоспособности дерева является его диаметр. Он прост в оценке и позволяет количественно оценить число обреченных на отмирание деревьев, их потенциальную жизнестойкость и изменение структуры дендроценозов, используя только данные перечета по ступеням толщины (табл. 3.8, рис. 3.11, 3.12).

Абсолютное значение диаметра деревьев является, однако, функцией нескольких переменных (возраста, густоты и условий произрастания древостоев), не связанных с их конкурентоспособностью. Поэтому данный показатель не может служить в полной мере объективной количественной мерой вероятности выживаемости деревьев в ходе их дальнейшего развития. От этого недостатка в значительной степени в значительной степени свободно относительное значение диаметра дерева, выраженное в долях либо от среднего диаметра для древостоя в целом, либо в долях от диаметра самого крупного дерева (Попков, 1987). Связь этого параметра с вероятностью выживания дерева очень тесная, что подтверждает реальность действия закона рангового роста, описываемая, как и по абсолютной величине диаметра, функцией Пюттера - Берталанфи. Уравнения регрессии, вычисленные по сводным данным для сосняков брусничниковых III-IV классов возраста, имеют вид:

$$W = 100 \cdot \{1 - \exp[-5,888 \cdot (d_i / d_{cp} - 0,32)]\}^{12,312}, R^2 = 0,952; S_{y,x} = 8,91;$$

$$W = 100 \cdot \{1 - \exp[-11,79 \cdot (d_i / d_{max} - 0,155)]\}^{13,98}; R^2 = 0,960; S_{y,x} = 8,15.$$

**Параметры функции вероятности выживания деревьев в сосновых
древостоях разного возраста от величины их исходного диаметра**

Исходный возраст, лет	T, лет*	Значение параметров функции $W=100\cdot\{1 - \exp [-a\cdot(d - m)]\}^b$				
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>m</i>	R^2	$S_{y,x}$
По абсолютной величине диаметра						
24	7	1,311	10,78	2,0	0,998	2,04
50**	13	0,352	1,971	0,9	0,987	3,89
55	18	0,510	15,77	6,0	0,996	2,72
70	18	0,426	38,38	8,0	0,997	2,33
80	18	0,376	12,41	8,0	0,971	1,67
85	14	0,199	4,664	6,0	0,987	3,45
90	11	0,215	10,62	8,0	0,987	4,83
28***	76	0,132	3,306	4,0	0,968	3,37
45***	35	0,209	5,177	8,0	0,936	8,79
По величине d_i/d_{cp}						
24	7	7,914	46,09	0,170	0,998	2,00
50**	13	2,075	1,808	0,167	0,987	3,89
55	18	7,206	15,90	0,425	0,997	2,55
70	18	6,343	11,06	0,410	0,998	2,04
80	18	7,866	12,74	0,380	0,998	1,67
85	14	4,451	2,740	0,340	0,993	3,28
90	11	5,323	10,788	0,320	0,987	4,83
По величине d_i/d_{max}						
24	7	13,85	13,12	0,178	0,998	2,02
50**	13	6,589	3,394	0,000	0,989	3,53
55	18	14,85	17,72	0,200	0,997	2,55
70	18	16,24	82,41	0,106	0,997	2,39
80	18	15,92	15,62	0,108	0,998	1,64
85	14	8,72	4,348	0,104	0,994	3,03
90	11	10,43	16,04	0,132	0,987	4,84

* - период наблюдений; ** - сосняк сфагновый (остальные пробные площади заложены в сосняках брусничных и зеленомошных); *** - вычисления проведены по экспериментальным данным Е.К. Барнишкиса (1972).

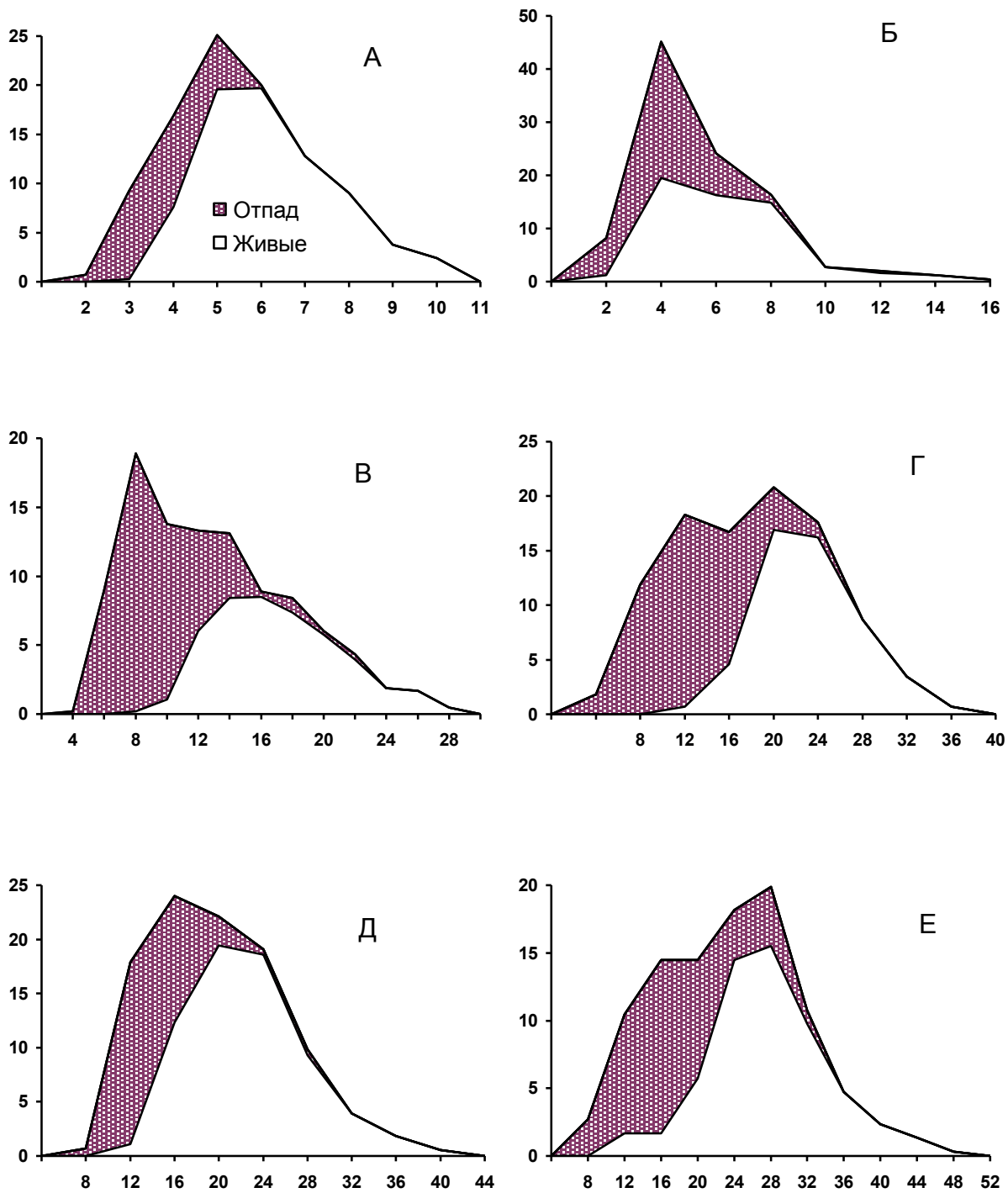


Рис. 3.11. Изменение размерной структуры сосновых древостоев на постоянных пробных площадях в результате естественного изреживания (по оси абсцисс - ступени толщины деревьев, см; по оси ординат - доля от общего числа деревьев, %; А, Б, В, Г, Д, Е - соответственно 24, 50, 55, 70, 85 и 90-летних древостоев; А и Г - культуры, остальные древостои естественного происхождения; А - сосняк лишайниково-мшистый, Б - сосняк сфагновый, остальные - сосняки брусничниковые).

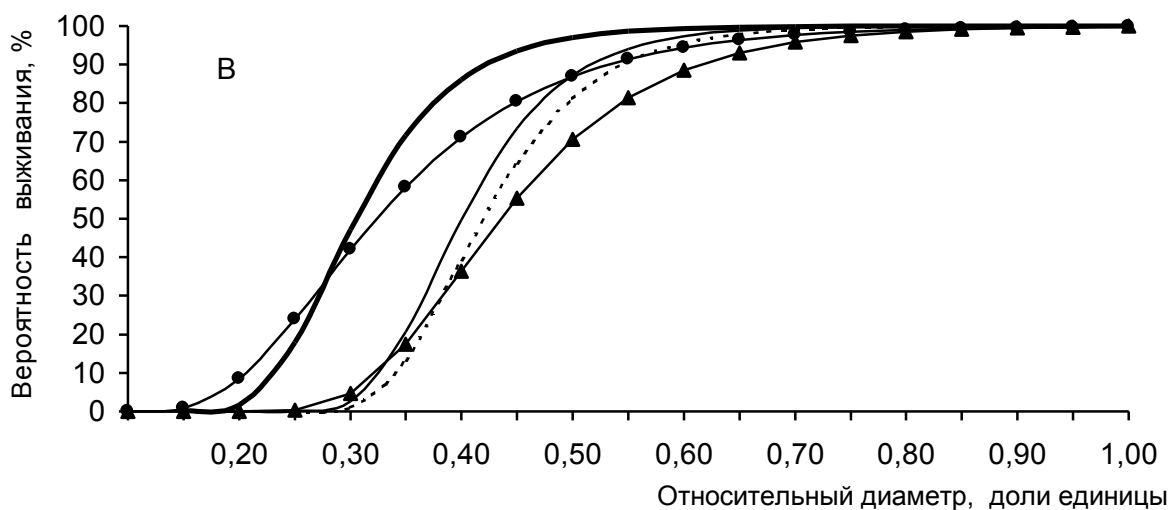
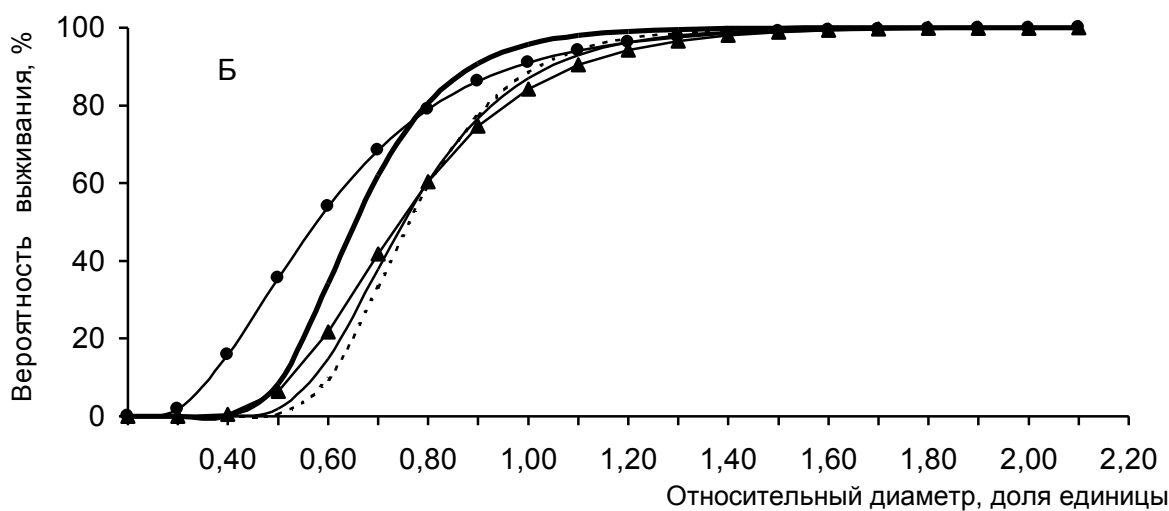
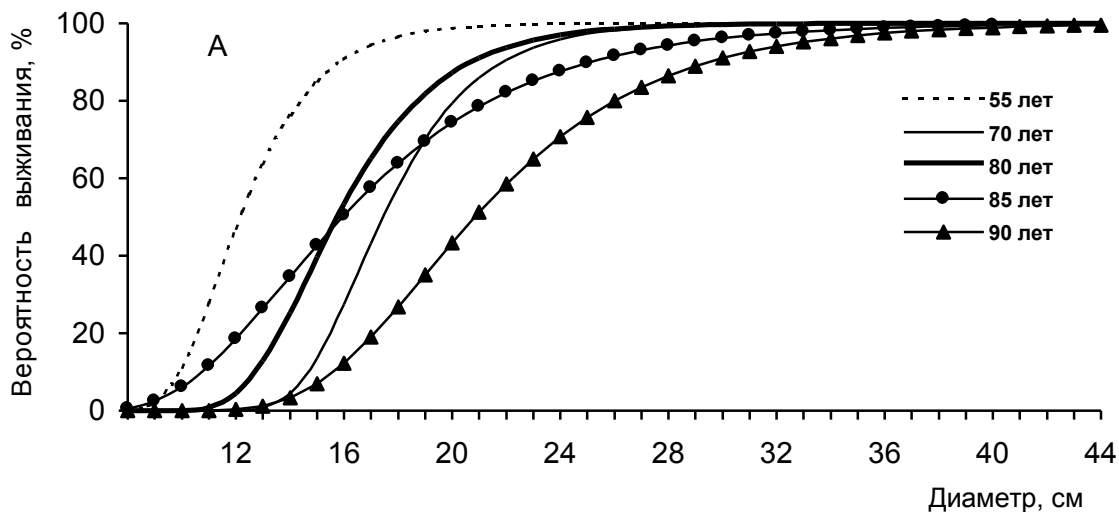


Рис. 3.12. Вероятность выживания деревьев различного исходного размера в процессе естественного изреживания сосняков брусничниковых (А - по абсолютной величине диаметра; Б, В - соответственно по величине отношения к среднему и максимальному диаметрам древостоя).

Показателем, характеризующим жизнестойкость популяции деревьев, является, кроме величины вероятности выживания, средняя продолжительность их жизни, которую можно установить путем длительных регулярных наблюдений на стационарных объектах. Математическая обработка данных, полученных Е.К. Барнишкисом (1972), показала наличие очень тесной связи этого показателя с исходным размером деревьев, аппроксимируемой все той же функцией Пюттера - Берталанфи:

- для 28-летнего древостоя за 76 лет наблюдений:

$$A_{cp} = 72 \cdot [1 - \exp(-0,282 \cdot d)]^{1,0,13}, \quad R^2 = 0,994; \quad S_{yx} = 1,93;$$

- для 45-летнего древостоя за 35 лет наблюдений:

$$A_{cp} = 32 \cdot \{1 - \exp[-0,270 \cdot (d - 6)]\}^{5,670}; \quad R^2 = 0,972; \quad S_{yx} = 1,95$$

Для оценки потенциальной жизнестойкости деревьев, как было показано в разделе 2.4, лучше всего подходит нормированная величина пропорции H/G , которая адекватнее других параметров отражает фактическую степень их угнетения и дольше сохраняет информацию о напряженности конкурентной борьбы в дендроценозе. После выборочных рубок, к примеру, величина относительных диаметров деревьев автоматически изменяется в сторону увеличения или снижения в зависимости от метода их проведения; величина же пропорции H/G остается в этом случае на определенное время неизменной. Характер связи нормированной величины пропорции H/G с вероятностью выживания деревьев наилучшим образом описывает модифицированная функция Ципфа-Парето-Мандельброта. Математическая модель для исследованной совокупности древостоев имеет следующий вид:

$$W = 100 \cdot \exp\{-0,204 \cdot [(H/G)_{\text{норм.}} - 47] / 100\}^{2,802}, \quad R^2 = 0,980; \quad S_{yx} = 4,7 \% .$$

Анализ графического изображения данной зависимости (рис. 3.13) показывает, что при $(H/G)_{\text{норм.}} > 250\%$ вероятность выживания деревьев на ближайшие 20 лет очень мала и их нет смысла оставлять при рубках ухода. Причиной отпада деревьев при этом может явиться не только недостаток света и нарушение баланса потоков физиологических растворов в результате нарушения пропорций ствола, но и снижение механической устойчивости к воздействию ветровых нагрузок и навалов снега (Венк, 1987; Грис, 1987; Еремин, 1989). При $(H/G)_{\text{норм.}} \approx 200\%$ около половины деревьев имеют шанс выжить, однако оставлять их при рубках также не целесообразно из-за слабого прироста и конкурентного воздействия на перспективные деревья, у которых $(H/G)_{\text{норм.}} < 120\%$.

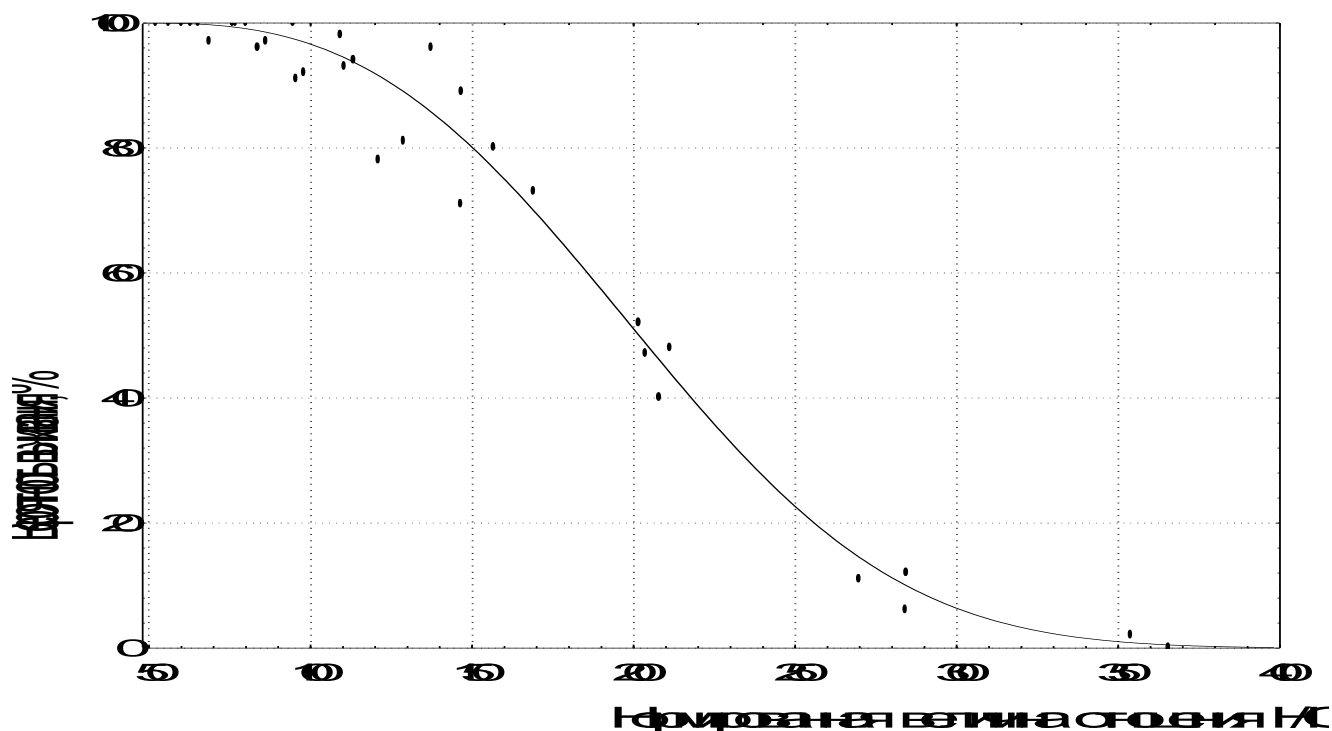


Рис. 3.13. Зависимость вероятности выживания деревьев от индекса их конкурентной подавленности в сосняках Республики Марий Эл.

Использование данной зависимости и полученной математической модели в практике лесного хозяйства позволяет более объективно подходить к оценке состояния древостоев и обоснованию оптимальной густоты их выращивания. Пример проведения расчетов применительно к конкретным природным объектам приведен в табл. 3.9. Он показывает, что процесс естественного изреживания перегущенных культур сосны, несмотря на большую величину текущего отпада, протекает гораздо медленнее, чем это необходимо для нормального развития деревьев (на заброшенном питомнике они растут в настоящее время по IV классу бонитета, хотя по почвенно-эдафическим условиям могли бы расти по II). Возможность улучшения условий их роста пока не потеряна (лидирующие деревья, число которых вполне достаточно для формирования в будущем сомкнутых насаждений, имеют довольно высокую жизнеспособность), однако интенсивность искусственного изреживания должна быть очень высокой - порядка 80-95% по числу деревьев. Опасность разрушения древостоев в случае проведения таких интенсивных рубок, как свидетельствуют результаты проведенных нами опытов (табл. 3.10), невелика даже в действующих очагах некоторых видов дендрофильных насекомых и корневой губки. Это полностью подтверждает выводы по этому вопросу многих исследователей (Шафранов, 1884; Разин, 1979; Гвоздев, 1980; Набатов, Лепехин, Миронов, 1980; Кузнецов, 1983, 1984; Кузнецов, Лисов, 1986; Луганский, Залесов, 1987; Морозов, Шиманский, Штукин, 1987, 1988; Чибисов, Минин, 1988; Старостин, Кузнецов,

1989; Кожевников А.М., Кожевников Е.А., 1989). Особенно показателен в этом отношении опыт Б.И. Гаврилова (Шинкаренко, Дзедзюля, 1983). При невмешательстве человека в ход процесса изреживания искусственно созданных загущенных насаждений опасность потери их устойчивости и разрушения может быть значительно выше (Попов, Трещевский, Веткина, 1978; Мурзов, Кузнецов, 1981; Староверов, Попов, 1983; Юодвалькис, Озолинчус, 1987; Юодвалькис, Ионикас, 1987, 1988). Показано, в частности (Богачев, 1991), что если к возрасту 25 лет в древостое I класса бонитета имеется более 2 тыс. деревьев на 1 га, то рубками ухода уже невозможно сформировать высокопродуктивное и устойчивое насаждение. *Чем раньше осуществляется вмешательство в ход развития загущенных древостоев, тем выше его эффективность (Сеннов, 1984; Маслаков, 1984). Эффективность же естественных механизмов регуляции плотности популяции деревьев явно недостаточна и поэтому для поддержания благоприятных условий их роста необходимо обязательное проведение рубок ухода.*

Таблица 3.9

Оценка вероятности выживания деревьев в загущенных культурах сосны

Степень толщины, см	Средняя высота, см	$(H/G)_{\text{норм.}}$, %	Вероятность выживания деревьев, %	Число живых деревьев, шт./ га	
				на момент учета	по прогнозу через 20 лет
Заброшенный питомник, возраст древостоя 18 лет, ТЛУ - А ₂					
1,0	211	1172	0,0	42864	0
2,0	284	394	0,1	30096	38
3,0	337	208	46,1	13224	6094
4,0	381	132	87,9	9576	8414
5,0	419	93	97,7	4104	4010
6,0	452	70	99,7	3192	3181
Итого	-	-	21,1	103056	21737
24-летние культуры, ТЛУ - А ₂					
2,0	440	803	0,0	65	0
3,0	553	448	0,0	877	0
4,0	645	294	7,6	1590	122
5,0	719	210	44,9	2370	1065
6,0	779	158	76,1	1883	1433
7,0	828	123	90,9	1201	1091
8,0	868	99	96,8	844	817
9,0	900	81	99,0	357	353
10,0	926	68	99,8	227	226
Итого	-	-	54,2	9414	5107

Влияние искусственного изреживания сосняков на величину древесного отпада

Шифр биотопа*	Исходный возраст, лет	Исходная густота, тыс. экз./ га	Интенсивность изреживания, %	Средний годичный отпад, %	Конечная густота, тыс. экз./ га
1	17	8,1 - 11,7	0**	1,1 - 1,7	7,5 - 10,3
1	17	6,9 - 11,5	68 - 82	0,2 - 0,4	1,8 - 3,6
2	17	4,9 - 9,3	0**	2,2 - 2,8	3,9 - 6,8
2	17	6,3 - 9,3	57 - 68	0,5 - 1,7	2,1 - 3,1
3	60	1,2 - 1,4	0**	1,7 - 1,8	1,0 - 1,2
3	60	1,2 - 1,3	24 - 29	0,8 - 0,9	0,85
3	60	1,3 - 1,5	38 - 47	0,3 - 0,4	0,75

* 1, 2 – культуры по сплошной обработке почвы на гари 1972 года в ТЛУ А₂, продолжительность наблюдений 7 лет (2 – хронический очаг *Diorycnria sylvestrella* Ratz. и *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.); 3 - древостой естественного происхождения в ТЛУ А₂, продолжительность наблюдений 10 лет.

** Контроль

Низкая полнота древостоев в молодом возрасте способствует снижению величины древесного отпада, возрастанию темпов текущего прироста, увеличению запаса крупномерной древесины (Загреев, 1962; Севко, 1994) и, как показали наши исследования (Демаков и др., 1997), уровня биологического разнообразия в лесных экосистемах. Исходная густота известной Линдуловской лиственничной рощи, созданной в 1738 году «лесным знателем» Ф.Г. Фокелем и являющейся до настоящего времени непревзойденным эталоном продуктивности и устойчивости насаждений, составляла, к примеру, всего 552 экз./га (Тимофеев, 1959). Низкополнотные (0,3-0,4) 20-30-летние молодняки сосны, по данным А.Г. Штейнбок и В.В. Киселева (1980), достигают к возрасту 90 лет полноты 0,8 и не требуют, таким образом, реконструкции.

Проведенные исследования показали, таким образом, что отпад в сосновых древостоях моложе 100 лет протекает по ярко выраженному низовому типу. Основная часть деревьев (более 95%) погибает при этом в результате конкурентной борьбы за ресурсы среды. Количественная оценка шансов выживания деревьев в процессе естественного изреживания леса принципиально возможна с любого возраста, начиная с 15-летнего, и поддается математическому описанию. Одним из лучших предикторов, связанных с величиной вероятности их выживания, является отношение высоты к площади сечения ствола, нормированное по возрасту и классу бонитета древостоя. Математической моделью данной зависимости служит модифицированная функция Ципфа-Парето-Мандельброта. Использование ее в практике лесного хозяйства позволит объективно подходить к обоснованию оптимальной густоты выращивания древостоев, оценке их текущего состояния и качества проводимых мероприятий.

Результаты исследований по данной главе позволяют сделать следующие выводы:

1. Естественное изреживание однопородных и разновозрастных древостоев представляет собой циклический процесс, имеющий определенную природную ритмику и сопровождающийся определенными качественными и количественными изменениями состояния лесных экосистем.

2. Колебания величины отпада - неизбежное следствие инерционности механизма саморегуляции биологических систем, действующего на основе принципа обратных связей между слагающими их элементами.

3. Математическая модель динамики изреживания древостоев представляет собой некоторую смесь функций временного тренда, сложной волновой составляющей и стационарной случайной компоненты.

4. Линия временного тренда изреживания древостоев представляет собой зеркальное отражение кривой роста деревьев в высоту, т. е. имеет вид обратной буквы S, наилучшим образом описываемую модифицированной функцией Ципфа-Парето-Мандельброта.

5. Волновая квазипериодическая составляющая процесса изреживания древостоев является аддитивной смесью гармонических волн различной природы, объясняющих 95... 98 % остаточной дисперсии.

6. Наиболее мощными являются длинноволновые гармоники, период которых составляет от 21 до 48 лет. Коротковолновые гармоники имеют небольшую мощность.

7. Параметры стационарной случайной составляющей, на которую приходится всего около 0,1% исходной дисперсии, описывает функция нормального распределения Гаусса.

8. Дендроценоз, как самонастраивающаяся динамическая система, в процессе своего развития неуклонно стремится к достижению определенного равновесного состояния, в котором его потребности приближаются к возможностям среды. Стремление к равновесию проявляется в эффекте неуклонного «стягивания» кривых динамики плотности древостоев в одну точку, приводящего к тому, что через некоторое время система постепенно начинает «забывать» начальные условия. Эффективность естественных механизмов регуляции плотности популяции деревьев, однако, явно недостаточна и поэтому для поддержания благоприятных условий их роста необходимо обязательное проведение рубок ухода.

9. Эффект «стягивания» свидетельствует не только о наличии механизма саморегуляции экосистемы, но и о снижении возможностей, по мере ее старения, внешней регуляции с помощью различных лесохозяйственных мероприятий (в частности рубок ухода). Следовательно, чем позднее будет начат уход за древостоем, тем меньше возможностей для искусственного отбора и ниже его эффективность.

10. Процесс накопления сухостоя в здоровых, но излишне загущенных сосняках протекает по ярко выраженному низовому типу, т.е. за счет гибели наиболее угнетенных особей. Данная закономерность является ярким подтверждением **закона рангового роста и развития** деревьев, класс роста и развития которых несет концентрированную информацию о их прошлом и будущем.

11. Одним из лучших предикторов, связанных с величиной вероятности выживания деревьев, является отношение их высоты к площади сечения ствола, нормированное по возрасту и классу бонитета древостоя. Использование этого параметра в практике лесного хозяйства позволит объективно подходить к обоснованию оптимальной густоты выращивания древостоев, оценке их текущего состояния и качества проводимых мероприятий.

12. Теория «нормальных» насаждений, представляющая научную основу подхода к составлению таблиц хода роста, требует пересмотра. Не отражают реальных процессов и таблицы хода роста модальных насаждений, поскольку не учитывают особенности как начальных (стартовых), так и последующих условий формирования и развития насаждений.

13. Плотность «нормальных» древостоев представляет собой определенный предел, являющийся совсем не нормой, т.е. предпочтительным состоянием, к которому стремится система, пытаясь достичь равновесия между своими внутренними запросами и возможностями среды, а скорее аномалией, особенно в условиях, значительно отклоняющихся от оптимума. Древостои в этом состоянии, которое является экстремальным и неустойчивым, долго находиться не могут, стремясь все время выйти из него как можно быстрее, ускоряя темп своего изреживания. В сомкнутых насаждениях соблюдается определенный баланс между текущим древесным приростом и отпадом.

Г Л А В А 4

УСТОЙЧИВОСТЬ ДРЕВОСТОЕВ К СТРЕССАМ

Видеть становление вещей - лучший способ их объяснения.

Тюрпен

Доказать - это означает ... показать, как предмет через самого себя и из самого себя делается тем, что он есть.

Гегель

Один опыт я ставлю выше, чем тысячу мнений, рожденных только воображением.

Михаил Ломоносов

Древостоям в течение своего жизненного цикла часто приходится испытывать различного рода стрессы, возникающие как в результате резких и значительных изменений существующего экологического режима, так и негативного воздействия ряда абиотических и биотических факторов, приводящие к ослаблению в той или иной мере жизнеспособности деревьев. Изучение воздействия стрессов на древесные растения и лесные экосистемы в целом давно привлекает внимание исследователей. По этой проблеме имеется обширнейшая литература, обобщенная и глубоко проанализированная в монографиях А.М. Алексеева (1948), Р. Пайнтера (1953), А.И. Воронцова (1963, 1978), А.В. Веретенникова (1968), Ю.З. Кулагина (1974), К.Н. Дьяконова (1975), А.С. Исаева и Г.И. Гирс (1975), К.А. Ахматова (1976), Г.М. Илькуна (1978), В.С. Николаевского (1979), А.С. Рожкова (1981), Г.И. Гирс (1982), А.И. Русаленко (1983), С.А. Сергейчика (1984), А.С. Рожкова и В.Т. Козака (1989), М.Д. Корзухина и Ф.Н. Семевского (1992). Резкие и значительные нарушения сложившегося природного равновесия в лесных экосистемах приводят к глубоким изменениям структуры биогеоценозов и снижению их устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Наиболее распространенными ослабляющими факторами, как было установлено, являются лесные пожары, изменения уровня грунтовых вод, вспышки массового размножения фитопатогенов (эпифитотии), загрязнение почвы и воздуха продуктами техногенной деятельности человека, рекреационные нагрузки.

Проблема, несмотря на долгую историю и огромное число проведенных исследований, не потеряла своей актуальности и поныне, что объясняется учащением и усилением стрессов, воздействующих на лесные экосистемы во всех регионах России и земного шара. Она, отличаясь особой сложностью и многогранностью, далека пока от полного разрешения. Одним из наиболее слабо разработанных звеньев этой проблемы является математическое моделирование. Причин слабости этого звена две: первая - недостаток длинных временных ря-

дов, вторая - недостаточный уровень математической подготовки исследователей, что характерно для многих биологических наук.

Реакция древесных растений на воздействие различных стрессов сугубо специфична и поэтому рассмотреть особенности реабилитации дендроценозов после каждого из них в рамках одной работы довольно сложно. Попытаемся осветить некоторые аспекты проблемы на наиболее ярких и доступных нам примерах.

4.1. Лесные пожары

Лесные пожары в России и других странах мира - явление довольно распространенное (Мелехов, 1947; Реймерс, Малышев, 1963; Курбацкий, 1964; Денисов, 1979; Валендик, Матвеев, Софронов, 1979; Мухамедшин, Мальщук, 1989; Атлас ..., 1996; Куусела, 1997). Возникновение и распространение их связано в основном с деятельностью человека и усугубляется опасным сочетанием метеорологических условий, неблагоприятным санитарным состоянием насаждений, недостатками системы противопожарной профилактики.

Изучение последствий лесных пожаров издавна привлекало внимание исследователей самого разного профиля: лесоводов, ботаников, зоологов, почвоведов, экологов и географов. К настоящему времени накоплен огромный материал, характеризующий влияние пожаров на все биотические и абиотические компоненты лесных экосистем, их пространственную структуру, ход сукцессий и эволюцию ландшафтов (Прозоров, 1929; Старк, 1931; Чудников, 1931; Гулисашили, Стратонович, 1935; Мелехов, 1948; Арефьева, 1963; Уткин, 1965; Попов, 1967; Зубарева, 1968; Кирсанов, Трусов, 1968; Фирсова, 1969; Санников, 1973, 1981; Бузыкин, 1975; Кулагина, 1975; Попова, 1975, 1976, 1979; Матвеев, Агапитова, Фоминых, 1976; Сапожников, 1976, 1979; Фуряев, 1977; Бузыкин, Попова, 1978; Воронцов, 1978; Калинин, Демаков, Иванов, 1978; Евдокименко, 1979; Кучеров, Мукатанов, Галева, 1979; Фуряев, Киреев, 1979; Шешуков, 1979; Комарова, 1980, 1992; Калинин, Иванов, 1981, 1984, 1986; Матвеев, 1981, 1987; Родин, 1981; Демаков, Эрская, 1982; Калинин, Иванов, Демаков, 1982; Кривошеина, Потоцкая, 1984; Преображенская, Попов, 1989; Калинин, 1995, 1996; Успенский, Иванов, Майоров, 1995; Иванов, 1995, 1996, 1997; Гашев, 1997; Калинин, Демаков, 1997; Цветков и др., 1998; Шишкин, Иванова, 1998; Иванов, Патрикеев, Захаров, 1999; и многие др.).

Установлено, что пожары - один из наиболее мощных экологических факторов, оказывающий многогранное влияние на лесные биогеоценозы, определяющий состав и функционирование бореальных лесов (Санников, 1973, 1981; Анилла, 1997; Соммерс, 1997). До недавнего времени лесные пожары считались бедствием, наносившим не только хозяйственный, но и экологический урон. В настоящее время значение лесных пожаров учеными переосмысливается. Все яснее становится факт, что лесные пожары - не аномальное и случайное явление.

ние, а полноправный и важный фактор эволюции наземной биоты, такой же как все остальные, и исключать его полностью не следует.

Лесоводственно-экологические последствия пожаров, в зависимости от их силы и времени действия, структуры лесных экосистем и особенностей ландшафтов региона, могут быть как отрицательными, так и положительными. Показано, что леса во многих случаях успешно возобновляются после пожаров естественным путем, причем довольно часто без смены вида-эдификатора или с коротким его замещением березняками и осинниками. Исключение составляют лишь хвойные молодняки I-II классов возраста, произрастающие на сухих бедных почвах, - на их месте возникают пустоши, не зарастающие лесом в течение очень длительного времени. Низовые пожары умеренной силы, уничтожая подрост и второй ярус в насаждениях, предотвращают нежелательную смену сосны елью, пихтой и лиственными деревьями. После пожаров отмечается увеличение влажности верхних горизонтов почвы и улучшение теплового режима, что особенно важно для условий вечной мерзлоты. Прогрев почвы и поступление большого количества минеральных веществ при сгорании подстилки часто приводит к увеличению ее биологической активности. Лесные пожары способствуют также увеличению видового и ландшафтного биоразнообразия, предотвращая естественную блокировку сукцессий экосистем (Одум, 1975; Куусела, 1997; Анилла, 1997).

На основе этих положений теоретически обоснована и экспериментально проверена целесообразность применения управляемых палов, которые направлены на повышение продуктивности и устойчивости лесных экосистем, а также предотвращение возникновения крупных пожаров (Davis, 1959; Mount, 1964; Курбацкий, 1971, 1974; Фурьев, 1971, 1973, 1974; Калиниченко, Писаренко, Смирнов, 1973; Белов, 1973; Hallisey, Wood, 1976; Baird, 1977; Матвеев, Абаимов, 1979; Sims, 1989; Успенский, Иванов, Майоров, 1995).

Одним из аспектов рассматриваемой многогранной проблемы, непосредственно связанных с темой наших исследований, является оценка влияния огня на состояние древостоя, как основного компонента лесных экосистем. Этот вопрос достаточно подробно освещен в лесоводственной литературе (Мелехов, 1948; Молчанов, 1954; Гуняженко, 1958; Балбышев, 1963; Амосов, 1964; Романов, 1965, 1966; Санников, 1973; Мусин, 1973, 1974; Евдокименко, 1974; Войнов, Софронов, 1976; Данилов, Шведов, 1976; Валендик, Матвеев, Софронов, 1979; Матвеев, Абаимов, 1979; Савченко, 1979, 1981; Шешуков, Соловьев, Найкруг, 1979; Демаков, Калинин, Иванов, 1982; Санников, Смольникова, 1983; Михель, 1984; Войнов, Третьяков, 1988; Калинин, 1996). Он имеет очень большое практическое значение, поскольку познание закономерностей процесса послепожарной реабилитации дендроценозов и его математическое моделирование позволят обоснованно подойти к проведению регулируемых палов и ликвидации последствий стихийных пожаров.

Установлено, что степень воздействия огня на состояние дендроценоза зависит, прежде всего, от вида пожара (удивительно было бы ожидать иного).

Так, полная гибель древостоя характерна для верховых и торфяных пожаров, когда происходит обгорание кроны или корней. Эти биотопы не являются к тому же опасными в лесосанитарном отношении, поскольку в них отсутствуют условия для массового размножения ксилофильных насекомых, многократно усиливающих негативное влияние пожаров (Прозоров, 1929; Старк, 1931; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Воронцов, 1978). Прогноз динамики состояния древостоев наиболее затруднен при подстилочных и низовых пожарах, т.к. величина отпада деревьев под действием многих факторов может изменяться от 0 до 100%.

Отмечено, что определенное влияние на степень нарушенности древостоев оказывает их возраст, полнота, строение, степень захламленности, обилие и структура подлеска и подроста, тип леса, время действия пожара относительно суток и года, метеорологические условия, состояние популяций фитопатогенных организмов, а особенно насекомых-ксилобионтов. Максимальные повреждения низовые пожары наносят молоднякам. Наибольшей огнестойкостью отличаются спелые древостои. В перестойном возрасте устойчивость деревьев к пожару заметно снижается.

Огневые повреждения деревьев, наносимые низовыми и подстилочными пожарами, проявляются в виде ожогов кроны, ствола, корней и корневой шейки. Ожог кроны, вызванный потоком горячих газов, смертелен почти для всех хвойных деревьев - для хвои и верхушечных почек сосны обыкновенной летальна уже температура 56 ...57°C при экспозиции пять минут (Гирс, 1982). Исключение составляет лишь лиственница, способная частично восстанавливать хвою из спящих почек. Ожог же поверхностных корневых лап не представляет значительной угрозы жизнеспособности деревьев, поскольку большая часть корней, находящихся в почве, остается неповрежденными пожаром. Ожог ствола и корневой шейки приводит к отмиранию камбиальных тканей на определенной площади, что ослабляет деревья, но чаще всего не вызывает летального исхода, который отмечается в 100% случаев лишь при круговом поражении луба.

Процесс постпирогенной реабилитации состояния древостоев, как показывает анализ литературы (Прозоров, 1929; Старк, 1931; Молчанов, 1954; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Войнов, Софронов, 1976; Воронцов, 1978; Галасьева, 1978; Валендик, Матвеев, Софронов, 1979), имеет длительность от 2 до 7 лет. В слабо и средне поврежденных сосняках он завершается в северной подзоне тайги за 5 лет, в средней - через 2 года. В сильно же поврежденных древостоях его продолжительность увеличивается до 7 лет в северной и до 5 лет в средней подзонах тайги. Исследования, проведенные нами в сосняках Республики Марий Эл, поврежденных пожаром 1972 года (Маслов, Матусевич, Русов, Демаков, 1980; Демаков, Калинин, Иванов, 1982; Демаков, 1986, 1990), подтвердили в основном правильность этих положений. Установлено, что отпад деревьев наиболее интенсивно протекал в течение первых 2...5 послепожарных лет (табл. 4.1). В этот период отмирали деревья, получившие ожог кроны (об этом

косвенно свидетельствует большая протяженность нагара на их стволах), а также тонкомер, что особенно отчетливо проявляется в сосняках, поврежденных низовым пожаром средней силы (табл. 4.2). Отмирание же деревьев от огневых травм ствола и корневых лап, как показали наблюдения и специально поставленные эксперименты (Валендик, Матвеев, Софронов, 1979), начинается лишь на четвертый год после пожара - протяженность нагара на их стволах значительно ниже, чем у деревьев, отмерших в первые три года (рис. 4.1).

Таблица 4.1

Динамика распада сосновых древостоев, поврежденных низовыми пожарами 1972 года

№№ п/п	Сила пожара	Общее число (числитель) и запас (знаменатель) сухостоя на год учета, %						
		1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980
1.	Слабая	<u>9,8</u>	—	<u>21,9</u>	<u>22,8</u>	<u>22,8</u>	<u>23,6</u>	<u>23,6</u>
		3,5		11,8	12,1	12,1	12,5	12,5
2.	Средняя	<u>40,0</u>	<u>60,0</u>	<u>61,0</u>	<u>62,8</u>	<u>63,8</u>	<u>64,8</u>	<u>65,9</u>
		22,0	48,0	50,0	51,1	52,6	53,6	54,8
3.	То же	<u>40,0</u>	<u>42,0</u>	<u>59,0</u>	<u>61,1</u>	<u>61,1</u>	<u>62,6</u>	<u>63,6</u>
		19,5	22,5	40,0	40,6	40,6	43,4	44,7
4.	То же	<u>37,0</u>	<u>43,0</u>	<u>67,0</u>	<u>72,1</u>	<u>74,2</u>	<u>74,6</u>	<u>75,4</u>
		16,0	21,5	51,5	54,5	56,7	57,6	58,8
5.	Высокая	<u>83,0</u>	—	<u>92,0</u>	<u>92,0</u>	<u>92,0</u>	<u>92,0</u>	<u>92,0</u>
		78,0		86,0	86,0	86,0	86,0	86,0
6.	То же	<u>90,5</u>	—	—	—	<u>98,8</u>	<u>99,1</u>	<u>99,4</u>
		80,7				96,5	97,0	97,8
7.	То же	<u>91,6</u>	—	—	—	<u>98,3</u>	<u>98,3</u>	<u>98,6</u>
		88,5				98,0	98,0	98,8

Таблица 4.2

Размерная структура древесного отпада в 75-летнем сосняке орляково-брусничном, поврежденном в 1972 году низовым пожаром средней силы (пп. 3, кв. 47 Старожильского лесничества Пригородного лесхоза)

Степень толщины, см	Число отмерших деревьев (шт./га) по годам учета					
	1973	1974	1975	1976	1977-1981	1973-1981
8	4					4
12	26					26
16	40	2				42
20	56	10		2	2	70
24	32	16	4		6	58
28	22	30	8	4	10	74
32	10	10	8	2		30
36		12	6		4	22
40		4		2	2	8
Итого	190	84	26	10	24	334

Динамика выживаемости деревьев, отражающая внешнюю сторону пост-пирогенной реабилитации состояния дендроценозов, во многом зависела от интенсивности прошедшего пожара (рис.4.2). Математической моделью динамики выживаемости деревьев после полученного стресса является функция Ципфа-Парето-Мандельброта, имеющая, как было показано в предыдущих главах, статус закона, адекватно описывая процессы гибели, разложения и рассеивания. Параметры ее, применительно к объектам исследования на

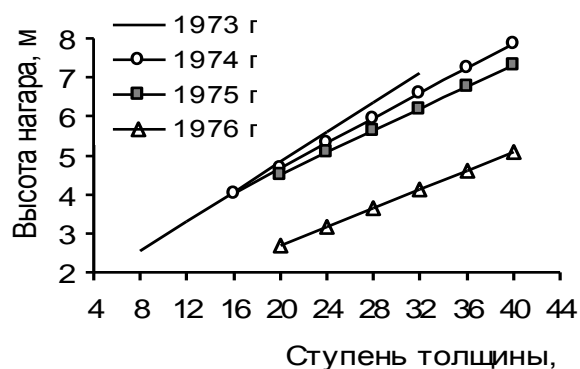


Рис. 4.1. Связь между диаметром ствола и высотой нагара у деревьев, отмерших в первые годы после пожара (пп. 3, кв. 47 Старожильского лесничества Пригородного лесхоза).

первые восемь послепожарных лет, приведены в табл. 4.3. Процесс дифференциации деревьев на категории живых и мертвых, по данным проведенных наблюдений, происходил довольно быстро при слабом или же, наоборот, сильном повреждении их огнем. При низовых пожарах средней интенсивности процесс реабилитации продолжался дольше - отпад в древостоях не прекратился полностью даже спустя 20 лет после стресса. Причиной этого являлись сильные огневые повреждения ствола и корневых лап, усугубленные деятельностью некоторых видов насекомых-ксилобионтов, приводящие к постепенному медленному ослаблению деревьев (табл. 4.4). Динамика их выживаемости имела при этом, как и в здоровых древостоях, не монотонно убывающий, а волнообразный характер (рис. 4.3), особенно четко выраженный в группе сильно ослабленных особей (рис. 4.4), получивших наиболее тяжкие травмы (табл. 4.5).

Таблица 4.3

Параметры функции Ципфа-Парето-Мандельброта, описывающей динамику выживаемости деревьев в сосняках, поврежденных в 1972 году низовыми пожарами различной интенсивности

№№ п/п	Сила пожара	Значение параметров функции $W = (100 - m) \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$			
		a	b	m	R ²
1.	Слабая	0,109	2,324	76,7	0,997
2.	Средняя	0,181	2,452	36,0	0,973
3.	То же	0,393	1,127	35,0	0,893
4.	То же	0,185	1,608	23,3	0,939
5.	Высокая	0,442	2,393	8,0	0,999
6.	То же	1,592	0,564	0,0	0,999
7.	То же	1,767	0,554	1,0	0,999

**Влияние низовых пожаров на степень травмирования деревьев сосны
IV класса возраста в сухих и свежих борах Республики Марий Эл**

Характер повреждения	Число живых деревьев (%) с наличием огневых травм после воздействия низовых пожаров разной интенсивности*		
	слабой	средней	сильной
Сухобокость по окружности ствола на высоте 1,3 м:			
- сильная, более 50%	0,0	5,6	15,4
- средняя, 26-50%	0,0	15,4	7,7
- слабая, до 25%	0,0	11,2	26,9
- отсутствует	100	67,8	50,0
Ожег корневых лап	92,0	97,5	96,1
Повреждение корневых лап усачом <i>Spondylis buprestoides</i> L.	2,0	54,1	38,5

* - на седьмой год после пожара.

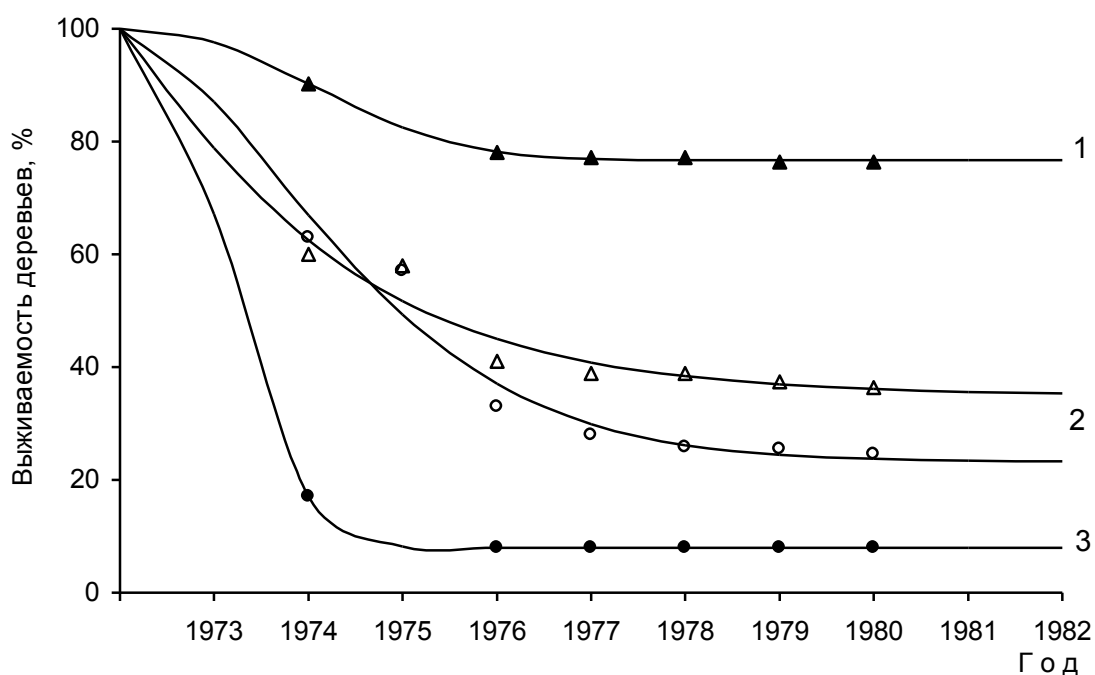


Рис. 4.2. Динамика выживаемости деревьев в сосняках брусничных IV класса возраста после низовых пожаров различной интенсивности (1- слабой, 2 - средней, 3 - сильной).

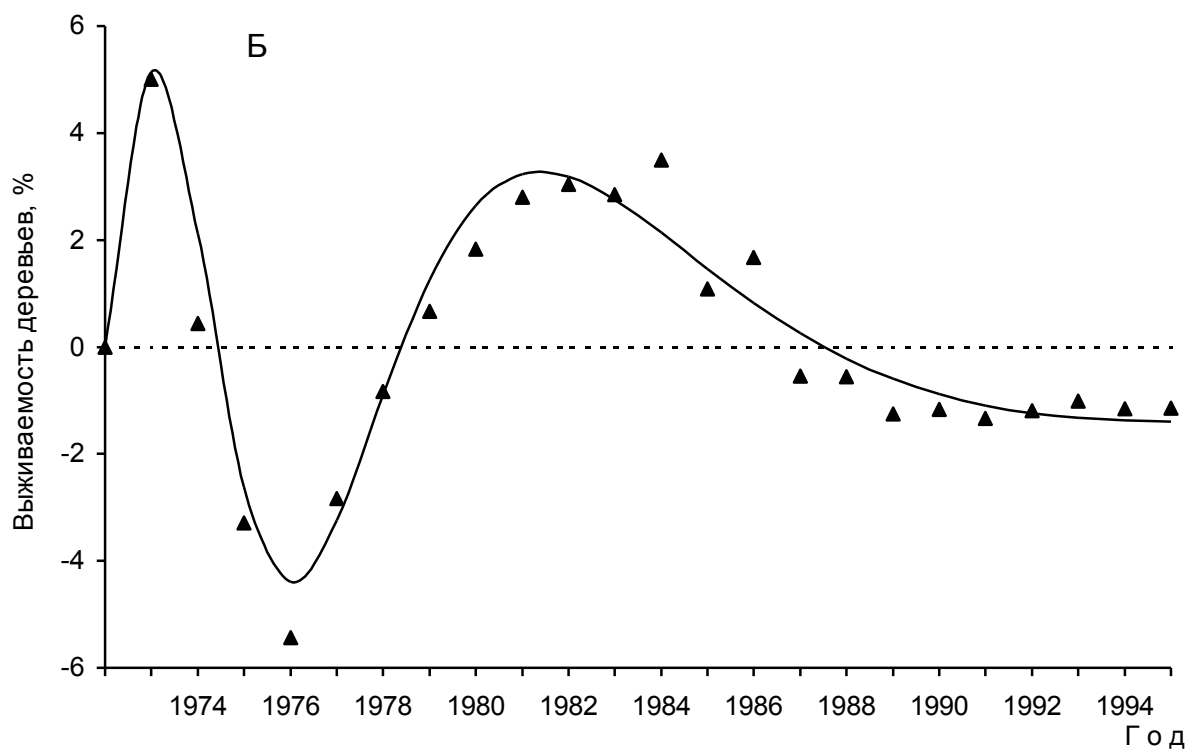
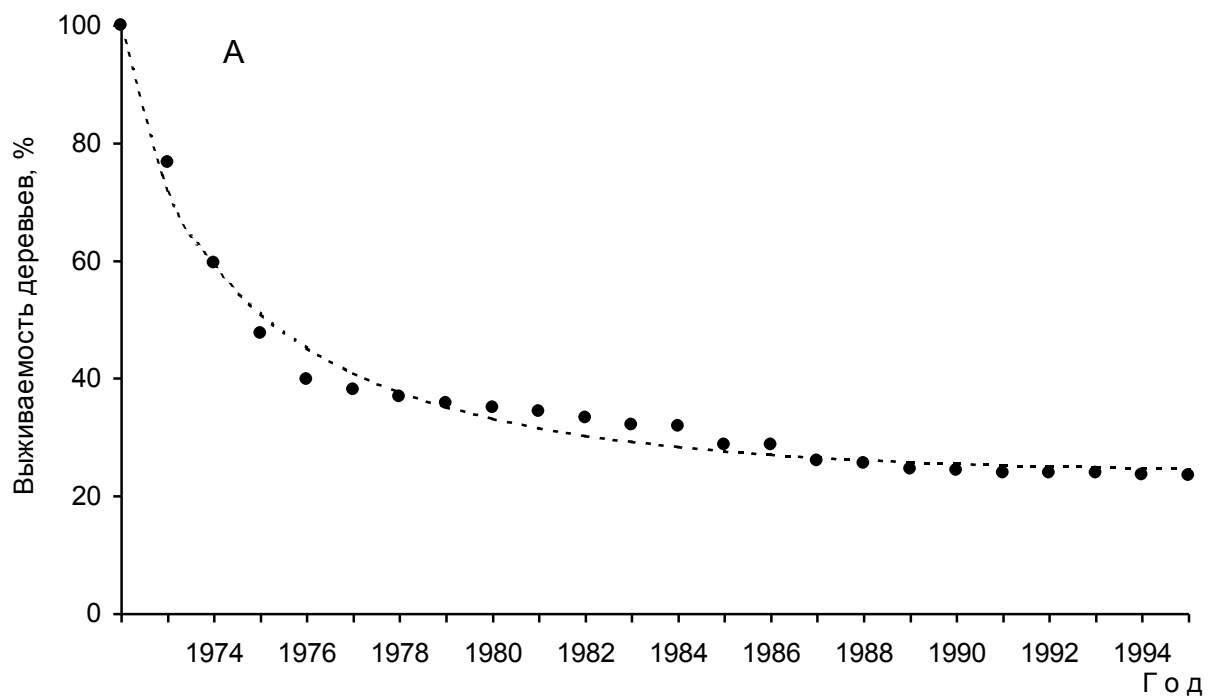


Рис. 4.3. Динамика выживаемости деревьев в сосняках брусничных IV класса возраста, поврежденных в 1972 году низовым пожаром средней интенсивности (А - эмпирические данные и временной тренд; Б - волновая составляющая).

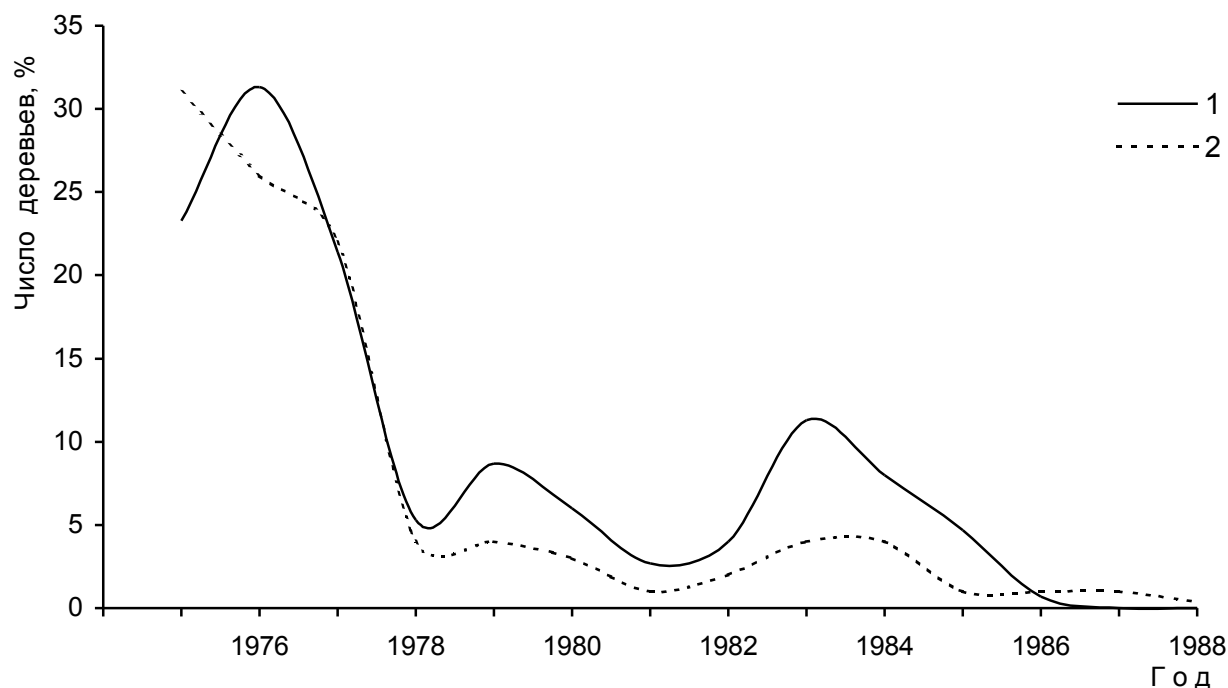


Рис. 4.4. Динамика числа сильно ослабленных деревьев (III категория состояния) в сосняках брусничниковых, поврежденных низовым пожаром 1972 года (1 – древостой III класса возраста, 2 – древостой IV возраста).

Таблица 4.5

Степень травмирования деревьев различных категорий состояния в сосняках брусничных IV класса возраста, поврежденных низовым пожаром средней силы

Характер повреждения	Число деревьев (%) с наличием огневых травм среди различных категорий состояния		
	I	II	III
Сухобокость по окружности ствола на высоте 1,3 м:			
- сильная, более 50%	0	5	24
- средняя, 26-50%	10	13	21
- слабая, до 25%	8	16	16
- отсутствует	82	66	40
Ожег корневых лап	83	93	96
Повреждение корневых лап усачом <i>Spondylus buprestoides</i> L.	16	43	39
Число учтенных деревьев, шт.	84	120	38

Исследования показали, что математическую модель динамики выживаемости деревьев можно представить в общем виде как аддитивную смесь функций временного тренда и затухающей волны стрессового возбуждения. Примени-

тельно к соснякам брусничниковым IV класса возраста, поврежденным низовым пожаром средней интенсивности, модель, согласно проведенным расчетам, имеет следующий вид:

- временной тренд:

$$W_{(t)} = 76,2 \cdot \exp(-0,465 \cdot t^{0,724}) + 23,8; \quad R^2 = 0,983;$$

- волна стрессового возбуждения:

$$W_{(t)} = 5,45 \cdot \exp(-0,0533 \cdot t) \cdot \sin[2 \cdot \pi \cdot t / (0,310 \cdot t^{1,101} + 4)]; \quad R^2 = 0,922;$$

где $W_{(t)}$ - число выживших деревьев на i -тый момент времени (в % от исходного), t - год от момента повреждения пожаром ($t_0 = 1972$). Данная модель описывает в целом 99,9% дисперсии исходного временного ряда.

Послестрессовая реабилитация древостоев особенно рельефно вырисовывается при анализе состояния деревьев по внешнему виду их крон. Установлено, что число деревьев I-II категорий (здоровые и ослабленные незначительно) ежегодно возрастало, а III-IV (сильно ослабленные и усыхающие) постепенно убывало (табл. 4.6). Соответственно этому снижался показатель средней категории состояния живых деревьев и индекс их ослабленности, оцененный по формуле:

$$J_{oc.} = (0,25 \cdot N_2 + 0,7 \cdot N_3 + 0,95 \cdot N_4) / \sum N_{1-4},$$

где N_i - число деревьев i -той категории состояния. Индекс ослабленности древостоя имеет более реальный смысл, чем предложенный А.С. Алексеевым (1988) параметр вероятности «отказов» системы.

Процесс оздоровления древостоев, как свидетельствуют приведенные данные, происходил ступенчато, что вообще-то характерно для многих биологических явлений. Вначале в насаждениях резко сократилось число деревьев V и IV категорий, затем III и, наконец, II. Внешний вид крон полностью восстановился у подавляющего числа оставшихся живых деревьев лишь спустя 15 лет после пожара.

Для снижения возможного ущерба от пожаров необходимо как можно раньше приступить к ликвидации их последствий и решить главный для лесохозяйственной практики вопрос - оставлять ли поврежденные огнем древостои для дальнейшего доращивания, ограничившись при этом выборочными санитарными рубками, или же заменять их полностью новыми насаждениями? Результаты исследований показывают, что если в средневозрастных и приспевающих сосновых древостоях в первый послепожарный год насчитывается не более 60% живых деревьев, то в них необходимо проводить сплошные санитарные рубки - оставлять здесь деревья на дальнейшее доращивание в большинстве случаев не имеет особого смысла, т.к. через 15-20 лет значительная их часть отомрет, а насаждения превратятся в редины с полнотой 0,2-0,3. Жизнеспособность же оставшихся деревьев-«калек» будет пониженной из-за наличия после-пожарных травм ствола и корневых лап, которые способствуют появлению гнилей, снижающих товарность и ветроустойчивость древостоев (Калинин, Иванов, Демаков, 1983; Калинин, 1999).

Таблица 4.6

Динамика состояния сосняков брусничниковых на гари 1972 года

Год	Число деревьев разных категорий состояния, %						Индексы состояния*	
	I	II	III	IV	V	VI	K _{I-IV}	J _{I-IV}
Древостой III класса возраста								
1975	1,3	27,3	23,3	0,8	2,0	45,3	2,45	0,45
1976	2,0	16,7	31,3	1,3	1,4	47,3	2,62	0,53
1977	8,6	18,0	21,4	1,3	2,0	48,7	2,31	0,42
1978	25,3	16,7	5,3	0,7	1,3	50,7	1,61	0,18
1979	22,0	15,3	8,7	0,7	1,3	52,0	1,75	0,23
1980	21,3	18,0	6,0	0,0	1,4	53,3	1,66	0,19
1981	18,0	24,6	2,7	0,0	0,0	54,7	1,66	0,18
1982	16,7	24,6	4,0	0,0	0,0	54,7	1,72	0,20
1983	10,7	23,3	11,3	0,0	0,0	54,7	2,01	0,30
1984	16,0	20,0	8,0	0,0	1,3	54,7	1,82	0,24
1985	16,7	22,6	4,7	0,0	0,0	56,0	1,73	0,20
1986	21,3	17,3	0,7	0,0	4,7	56,0	1,46	0,12
1987	31,3	8,0	0,0	0,0	0,0	60,7	1,20	0,05
1988	30,0	8,0	0,0	0,0	1,3	60,7	1,21	0,05
1989	30,0	6,7	0,0	0,0	1,3	62,0	1,18	0,05
1990	30,0	5,3	0,7	0,0	0,7	63,3	1,19	0,05
Древостой IV класса возраста								
1975	0,2	18,0	31,0	10,2	10,6	30,0	2,86	0,60
1976	2,1	15,9	26,3	4,6	10,5	40,6	2,68	0,55
1977	6,0	14,1	21,6	0,9	6,3	51,1	2,41	0,46
1978	12,7	22,9	4,1	0,9	2,0	57,4	1,83	0,23
1979	15,5	19,8	3,5	0,9	0,9	59,4	1,74	0,21
1980	16,6	18,4	3,4	0,9	0,4	60,3	1,71	0,20
1981	14,5	19,8	3,1	0,2	1,7	61,9	1,71	0,19
1982	8,2	20,0	8,4	0,2	0,8	62,4	2,02	0,30
1983	9,5	18,5	7,6	0,2	1,0	63,2	1,96	0,28
1984	6,6	18,2	10,5	0,3	0,2	64,2	2,13	0,34
1985	6,2	20,8	6,1	0,0	2,5	64,4	2,00	0,29
1986	21,2	9,6	2,3	0,0	0,0	66,9	1,43	0,12
1987	24,2	6,0	0,8	0,0	2,1	66,9	1,25	0,07
1988	22,9	7,2	0,9	0,0	0,0	69,0	1,29	0,08
1989	19,9	7,1	1,2	0,2	1,3	69,0	1,36	0,10
1990	24,7	4,0	1,0	0,0	0,0	70,3	1,20	0,06

* K_{I-IV} - средний балл состояния деревьев I-IV категорий состояния; J_{I-IV} - индекс ослабленности деревьев этих же категорий состояния.

Анализ литературы и собственных материалов показывает, что вероятность выживания деревьев в поврежденных пожарами сосняках можно успешно прогнозировать, используя небольшой набор простых и надежных параметров. Это позволяет обоснованно подойти к выбору необходимых лесохозяйственных мероприятий и предотвратить возможные убытки. Признаками жизнестойкости деревьев, как отмечалось в предыдущей главе, являются, прежде всего, их аб-

солютный и относительный диаметры, диагностические свойства которых в поврежденных низовыми пожарами древостоях проявляются очень четко. Об интенсивности же прошедшего пожара свидетельствует, согласно поставленным опытам (Амосов, 1964), высота нагара на стволах, которая примерно в два раза ниже высоты пламени. Эти показатели легко измерить сразу же после пожара. Не изменяются они существенно и спустя 10-15 лет. Дело остается за малым - необходимо лишь подобрать математическую модель, адекватно описывающую этот процесс.

Первая математическая модель оценки послепожарного отпада деревьев была разработана Г.С. Войновым и М.А. Софроновым (1976). Она была очень громоздкой (уравнение включало 16 констант!), лишенной какого-либо физического смысла и являлась, по сути дела, лишь аппроксимирующим выражением, но не аналитической математической моделью. Мы в своей первой работе (Демаков, Калинин, Иванов, 1982) за основу взяли логистическую функцию Ферхюльста, в которой факторы взаимодействуют между собой аддитивно. Математическая модель, обладая реальным физическим смыслом, обеспечивала хорошую аппроксимацию исходных данных, имела более простой вид и легко поддавалась анализу:

$$Y = 100 / [1 + \exp(5,682/h - 0,009 \cdot h^3 - 73,631/d_i + 2,570)]; R^2 = 0,774;$$

где Y - величина отпада деревьев в % от исходного их числа; h - средняя высота нагара на стволах деревьев, м; d_i - диаметр деревьев i -той ступени толщины, см.

Этот же подход был использован позднее другими исследователями (Войнов, Третьяков, 1988), которые вполне обоснованно ввели в модель дополнительный параметр - относительную высоту нагара. В настоящее время данный подход нам представляется не совсем правильным. Логика подсказывает, что пожар должен усиливать процесс естественного изреживания древостоев, не меняя в целом его сущности. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что накопление сухостоя идет здесь по ярко выраженному низовому типу, особенно при беглых низовых пожарах (рис. 4.5). Математическая модель, следовательно, должна отражать одновременно оба этих процесса. Это лучше всего будет достигаться в случае мультипликативного взаимодействия между собой факторов, определяющих вероятность выживаемости деревьев. Действие каждого из них должно подчиняться при этом отмеченному выше закону Ципфа-Парето-Мандельброта. Данные эвристические положения были использованы при усовершенствовании математической феноменологической модели, принявшей после нескольких вариантов обработки следующий вид:

$$W_i = 100 \cdot \{1 - \exp[-6,104 \cdot (d_i / d_{\max} - 0,115)^{1,137}] \cdot \exp(-43,06 \cdot h^{2,501} \cdot d_i^{-2,481})\}; R^2 = 0,823;$$

где W_i - вероятность выживания деревьев в % от исходного их числа; d_i - диаметр деревьев i -той ступени толщины, см; d_{\max} - максимальный диаметр дерева в древостое, см; h - средняя высота нагара на стволах деревьев, м.

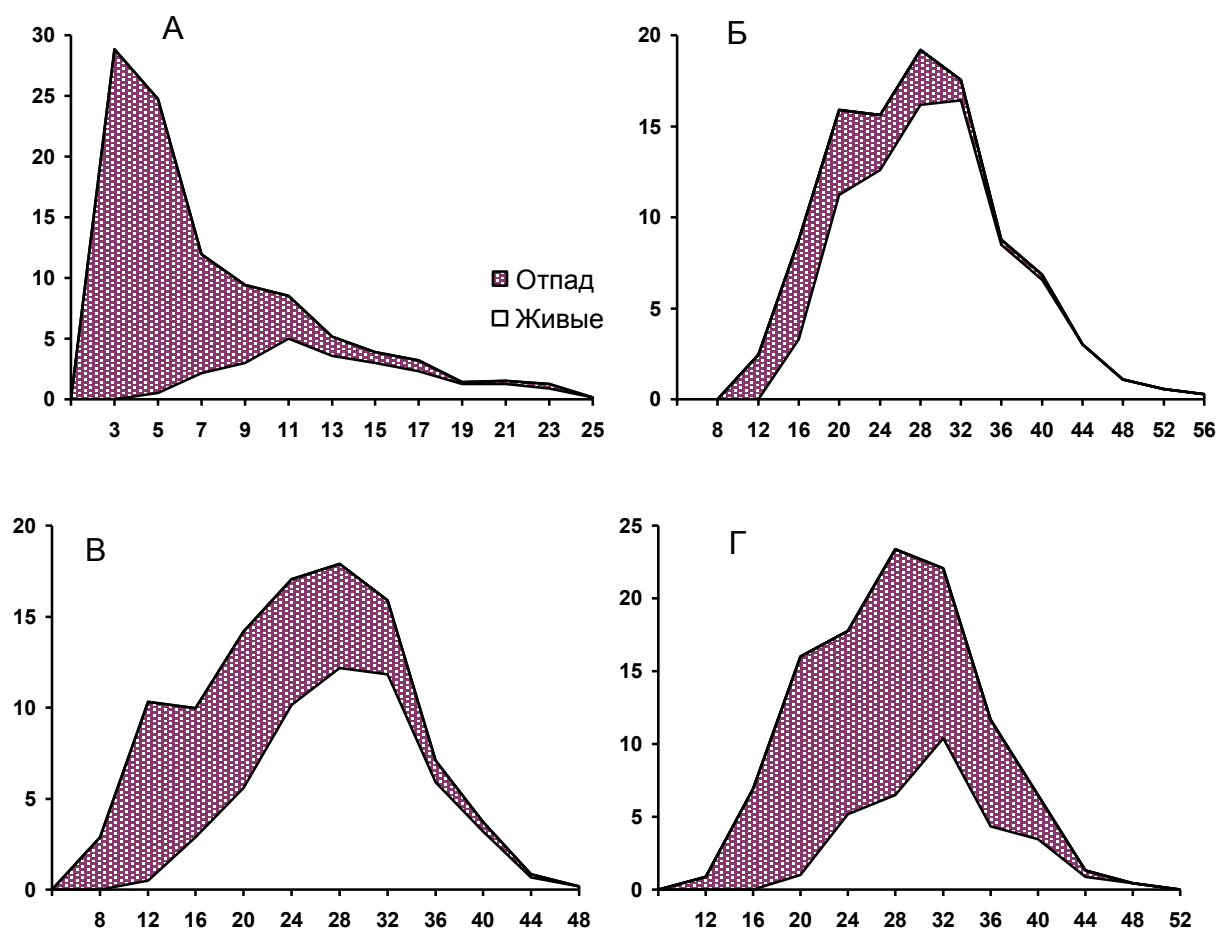


Рис. 4.5. Степень разрушения сосновых древостоев после низовых пожаров разной интенсивности (по оси абсцисс - ступени толщины деревьев, см; по оси ординат - доля от общего числа деревьев, %; А - 45-летний древостой, поврежденный беглым низовым пожаром; Б, В, Г - 70-90-летние древостой, поврежденные соответственно низовым пожаром слабой, средней и сильной интенсивности).

Данная модель, однако, не учитывает влияния на степень повреждения огнем деревьев их высоты и степени поднятости крон, что естественно ограничивает область ее применения. Так, выживаемость деревьев в сосняках I-II классов бонитета в Марий Эл при одинаковой высоте нагара, согласно проведенным расчетам, значительно выше (на 30...35%), чем в Архангельских сосняках III бонитета (Войнов, Софронов, 1976; Валендик, Матвеев, Софронов, 1979). Для устранения этого недостатка модели в ней целесообразно диаметр деревьев заменить их высотой (в пределах одного древостоя эти два показателя фактически функционально связаны друг с другом). После этой замены модель принимает следующий вид:

$$W_i = 100 \cdot \{1 - \exp[-3,76 \cdot (d_i / d_{\max} - 0,115)^{1,419}]\} \cdot \exp[-21315 \cdot (Z - 0,062)^{5,481}]; R^2 = 0,830;$$

где Z - относительная протяженность нагара на стволах деревьев ($Z = h/H$, h - средняя протяженность нагара в древостое, м; H - высота деревьев i -той ступени толщины, м). Модель позволяет оценить сразу же после пожара вероятность выживания деревьев на пятый год, когда процесс постпирогенной реабилитации стабилизируется. Для проведения расчетов необходимо:

- 1) провести переучет деревьев по ступеням толщины,
- 2) измерить у моделей протяженность ствола и нагара на них,
- 3) вычислить параметры функций

$$H = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot d_i^b)] + 1,3; \quad h = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot d_i^b)];$$

4) вычислить для каждой ступени толщины деревьев их высоту и оценить среднюю протяженность нагара для древостоя в целом.

Анализ модели показал, что для гибели деревьев низших рангов достаточно небольшого огневого воздействия, усиливающего их ослабленность и резко ускоряющего процесс конкурентного отпада. Деревья же высших рангов отмирают полностью при $Z = 0,30 \dots 0,35H$ независимо от их абсолютного размера. Огонь в этом случае, согласно формуле Г.А. Амосова (1964), достигает нижней части крон, вызывая их полный ожег. При $Z < 0,062H$ деревья практически не испытывают воздействия пирогенного стресса. При проведении регулируемых палов, следовательно, необходимо добиваться того, чтобы высота нагара не превышала этого предела.

Оценка состояния жизнеспособности деревьев по их ранговому положению и высоте нагара на стволах позволяет, по сравнению с методом визуальной диагностики, получать более надежные показатели, особенно по результатам учета, проведенного сразу же после пожара, когда другие диагностические признаки еще не проявляются в полной мере. Абсолютизировать же этот метод все же не следует, т.к. прогнозирование вероятности выживания деревьев после воздействия пирогенного стресса по высоте нагара на стволах возможно не во всех случаях. Этим, вероятно, и объясняется отрицание некоторыми исследователями (Галасьева, Воронцов, 1976; Воронцов, 1978) диагностических свойств данного показателя. Влияние низовых пожаров на отпад деревьев начинает отчетливо проявляться в средневозрастных и приспевающих древостоях при высоте нагара более 1,5...2 м. При напочвенных подстильно-гумусовых и торфяных пожарах высота нагара часто не превышает этой пороговой величины, однако деревья получают сильные травмы, которые значительно ослабляют их жизнеспособность. Прогнозирование выживаемости деревьев при этих видах пожара рядом исследователей (Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Санников, Смольникова, 1983) рекомендуется проводить по степени повреждения луба в комлевой части ствола (табл. 4.7) и на корневых лапах. Использование этих показателей на практике сдерживает высокая трудоемкость. Этот метод, ввиду его высокой трудоемкости, целесообразно применять лишь в первый год после подстильных и торфяных пожаров, когда оценка жизнеспособности деревьев по состоянию их крон затруднена. На второй послепожарный год и в более поздний период пирогенные травмы сказываются на внешнем виде крон де-

ревьев, состояние которых служит хорошим и более простым в оценке диагностическим признаком. Он, как и все другие признаки, не гарантирует, однако, безошибочного прогноза вероятности выживания деревьев (табл. 4.8).

Таблица 4.7

Выживаемость деревьев при различной степени повреждения камбия ствола (исходные данные: Санников, Смольникова, 1983)

Расстояние от земли, м	Число выживших за 4 года деревьев (%) при различной степени повреждения камбия по окружности ствола			
	до 25%	26-50%	51-70%	более 70%
0,3	81	48	44	3
1,3	84	63	26	2

Таблица 4.8

Выживаемость поврежденных огнем деревьев сосны разных категорий состояния в брусничниковом типе леса (по данным учета на постоянных пробных площадях)

Категория деревьев в мае 1975 г.	Число деревьев по категориям состояния в мае 1980 г., %					Число деревьев, выживших на конец 1995 г., %
	I	II	III	IV	V-VI	
I	100 / 0	0 / 100	0 / 0	0 / 0	0 / 0	100 / 100
II	54 / 38	39 / 42	0 / 3	0 / 1	7 / 16	78 / 61
III	24 / 27	30 / 30	24 / 9	0 / 1	22 / 33	54 / 46
IV	0 / 12	0 / 5	0 / 8	0 / 0	100 / 75	0 / 15

Примечание: числитель - 45-летний древостой, знаменатель - 75-летний древостой.

В свежих, а особенно влажных борах и суборах широко распространены смешанные сосново-лиственные древостои, доля участия березы и осины в которых достигает в ряде случаев 50...60% по запасу. Эти насаждения под влиянием пожаров распадаются значительно сильнее, чем чистые сосновые (рис. 4.6), что обусловлено низкой огнестойкостью деревьев березы и осины (рис. 4.7). Потери запаса смешанных древостоев могут быть оценены, как показали расчеты, по регрессионному уравнению:

$$Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-5,888 \cdot 10^{-2} \cdot X \cdot \exp(-1,54 \cdot Z^{1,359})]\}, R^2 = 0,869;$$

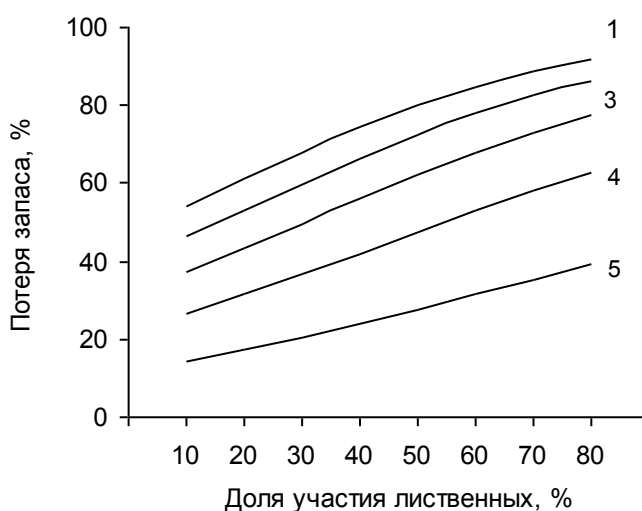


Рис. 4.6. Потери запаса сосново-лиственных древостоев при повреждении их низовыми пожарами (1- отпад сосны 50%, 2 - 40%, 3 - 30%, 4 - 20%, 5 - 10% по запасу).

где Y - общие потери исходного запаса древостоя, %; X - потери запаса соснового элемента древостоя, %; Z - участие сосны в составе древостоя, доля единицы. Модель адекватно отражает реальную действительность при $10 < X < 80$, $0,1 < Z < 0,6$.

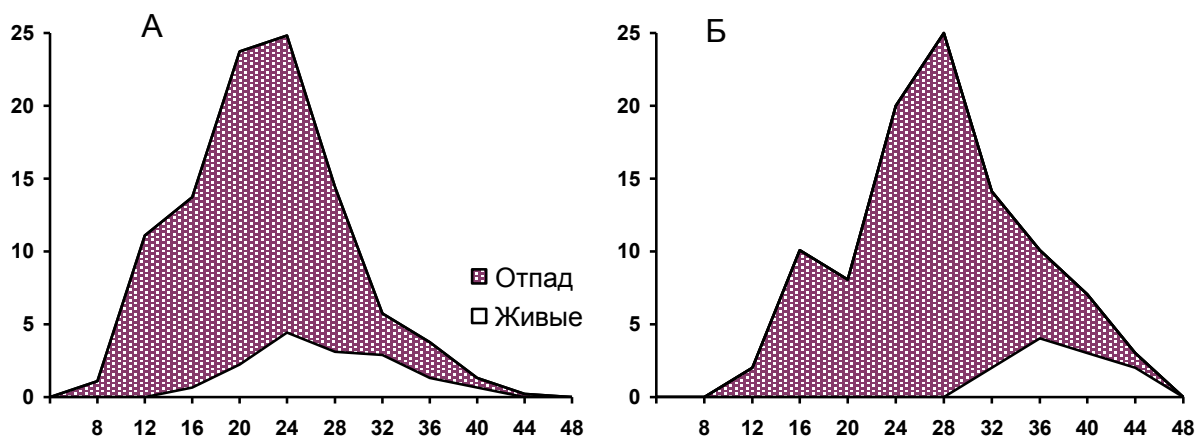


Рис. 4.7. Степень разрушения березового (А) и осинового (Б) элементов леса в сосняках брусничниковых после воздействия низовых пожаров (по оси абсцисс - ступени толщины деревьев, см; по оси ординат - доля от общего числа деревьев, %).

Результаты проведенных исследований, таким образом, показывают, что постпирогенная реабилитация состояния древостоев представляет собой сложный и длительный процесс, происходящий поэтапно. Быстрее всего стабилизируется в насаждениях величина древесного отпада и несколько медленнее изменяется у деревьев внешний вид крон. Послепожарные же травмы ствола и корневых лап, снижающие жизнеспособность деревьев и способствующие поражению их патогенами, не зарастают длительное время, а иногда и всю жизнь. Последствия воздействия пожаров в смешанных древостоях, при прочих равных условиях, оказываются более значительными, чем в чистых сосновых из-за низкой огнестойкости лиственных деревьев.

Математическое моделирование последствий воздействия пожаров на древостой не представляет особой трудности. Модель постпирогенной реабилитации состояния дендроценоза является аддитивной смесью функций временного тренда и волны стрессового возбуждения, значения констант которых, вычисляемых эмпирически, зависят от возраста деревьев и степени их повреждения огнем. Модель же оценки вероятности выживания поврежденных деревьев представляет собой функцию конкурентного отпада, усиливаемую действием пирогенного стресса. В качестве основных диагностических признаков жизнеспособности деревьев и предикторов этой модели выступают их размеры (диаметр, выраженный в долях от максимального для данного древостоя, и высота) и протяженность нагара на стволах. Дополнительными признаками являются внешний вид их крон и степень повреждения камбия в комлевой части ствола.

4.2. Климатогенные стрессы

Чаще всего древесным растениям на протяжении своего жизненного цикла приходится испытывать климатогенные стрессы, возникающие в результате резких и значительных переломов многолетней динамики климата или воздействий неблагоприятных погодных явлений. В пределах своего естественного ареала растения хорошо адаптированы к существующим условиям среды и обладают достаточной степенью устойчивости к постоянным их флуктуациям. В ряде случаев, однако, погодные аномалии превышают адаптационные возможности растений, вызывая их ослабление и даже гибель. Роль климатогенных стрессов в эволюции и формировании биосферы, в целом, и современного облика лесов, в частности, трудно переоценить (Берг, 1947; Давиташвили, 1969; Монин, 1977; Камшилов, 1979; Резанов, 1980; Шиманский, 1987; Максимов, 1989; Гумилев, 1990; Израэль, Семенов, Хачатуров, 1992; Минин, 1993; Переведенцев, 1998; Коломыц, 1999). Каким бы великим не казалось нынешнее могущество человечества, оно по-прежнему в очень сильной степени зависимо от капризов погоды. Еще свежа в памяти многих людей великая сушь 1972 года, охватившая практически всю территорию Русской равнины. Ее ближайшим во времени аналогом была засуха 1921 года, приведшая к возникновению крупных лесных пожаров, гибели зерновых культур и массового голода среди населения Среднего Поволжья. Эти явления не единичны – исторические хроники пестрят такими событиями (Костин, 1975; Борисенков, Пасецкий, 1983, 1987). Климат и в настоящее время является наиболее мощным модифицирующим фактором, оказывающим прямое и косвенное влияние на состояние всех компонентов лесных экосистем, приводя в ряде случаев к расстройству и гибели древостоев на значительных площадях (Шевырев, 1888, 1896; Науменко, 1950; Воронцов, 1963, 1978; Маслов, 1972; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Озолс, 1973; Анненская, Мамай, 1975; Катаев, 1977, 1983; Emscherman, 1977; Лосицкий, 1981; Мурзов, 1984; Новосельцев, Бугаев, 1985; Ravn, 1985; Рожков, Козак, 1989; Демаков, 1992, 1996; Демаков, Кудрявцев, 1992; Демаков и др., 1992).

Сосна обыкновенная является одним из наиболее устойчивых к воздействию климатогенных стрессов видов древесных растений. В пределах своего естественного ареала она практически безболезненно переносит сильные зимние морозы и заморозки в период активной вегетации. Реже, чем другие лесообразующие виды, повреждается бурями, навалами снега, ожеледью. Довольно устойчива она и к засухе, которая лишь в ряде случаев отрицательно отражается на состоянии ее молодняков, причем в основном искусственного происхождения (Астратова, Камалтинов, 1976; Данилов, Патрикеев, 1976; Котов, Котова, Молотова, 1976; Кузнецов, Данилов, Мурзов, 1976). В древостоях среднего, зрелого и даже преклонного возраста под действием засухи происходит, как отмечалось в главе 3, в основном лишь снижение текущего годовичного прироста ствола в высоту и толщину. На состоянии сосняков во многих случаях сильнее сказывается не прямое, а косвенное воздействие засух, создающее предпосыл-

ки для вспышек массового размножения хвоегрызущих насекомых, а также появления и распространения пожаров.

Гораздо сильнее, чем засуха, влияет на состояние сосняков избыток осадков, приводящий в результате поднятия уровня грунтовых вод (УГВ) и ухудшения условий аэрации почвы в корнеобитаемом слое (Крамер, Козловский, 1963; Веретенников, 1968; Долгушин, 1973; Русаленко, 1983) к ослаблению и даже отмиранию древостоев в пониженных элементах рельефа. Это явление, известное среди лесоводов как «вымочка» древостоев, - не редкость. Оно является одним из наиболее ярких проявлений природных климатических циклов (Молчанов, 1952; Скрябин, 1960; Шнитников, 1969; Возовик, 1970; Максимов, 1982, 1989), часто отмечаемое исследователями во влажные их фазы во многих частях лесной и лесостепной зон Евразии, приводящее к гибели лесов на значительных площадях (Арефьева, Кеммерих, 1951; Никольский, 1951; Пьявченко, Кошечев, 1955; Denyer, Riley, 1964; Vumbieris, 1976; Ушаков, 1978; Абашкин, 1982; Рожков, Козак, 1989; Демаков, 1992) и способствующее образованию очагов массового размножения ксилофильных насекомых, (Головянко, 1926; Ильинский, 1931; Старк, 1931; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Кривошеина, 1987; Демаков, 1990), усиливающих отрицательное влияние на насаждения действия избыточного увлажнения.

Последствия данного климатогенного стресса на лесные экосистемы, несмотря на его распространенность, изучены довольно слабо. Имеющиеся в литературе сведения характеризуют явление лишь схематично, в самых общих чертах. Их совершенно недостаточно не только для создания количественных математических, но и словесных качественных моделей динамики послестрессовой реабилитации состояния древостоев. Своей работой мы попытались восполнить в какой-то мере существующий пробел знаний, проведя изучение влияния подъема УГВ, вызванного погодными аномалиями, отмечавшимися в 1978-1980 гг., на состояние сосняков сфагновых.

4.2.1. Погодные аномалии 1978-1980 гг. в Республике Марий Эл

Погодные аномалии начали отмечаться в 1978 году довольно рано. Переход среднесуточной температуры воздуха через 0°C в сторону увеличения произошел 16 марта, что 18-23 дня раньше климатической нормы (Обзор ... 1978). Весна оказалась, однако, очень затяжной. С начала третьей декады апреля установилась прохладная погода, которая удерживалась на протяжении всего вегетационного периода: 12 декад подряд, вплоть до середины августа, отмечались отрицательные отклонения температуры воздуха от климатической нормы, достигавшие $3-5^{\circ}\text{C}$. Особенно холодной была первая неделя июня, в течение которой среднесуточная температура воздуха не превышала $3-8^{\circ}$.

Устойчивый переход среднесуточной температуры через $+15^{\circ}$ в сторону увеличения произошел на неделю позднее обычных сроков, но настоящего летнего тепла, когда дневной максимум температуры превышает 30° , не отмеча-

лось даже и в июле. Ночи же в течение всего вегетационного периода были довольно холодными. Сумма активных температур выше $+10^{\circ}$, необходимых для нормального развития многих растений, составила $1740-1870^{\circ}$, что на $240-290^{\circ}$ меньше нормы. Вероятность повторения таких холодных лет невелика и не превышает, по данным ГМС Йошкар-Ола, 10%.

1978 год, наряду с холодной погодой, отличался обильными осадками: за три летних месяца было 40-45 дождливых дня, т.е. дожди выпадали в среднем через день. Основная масса осадков выпала в первой половине лета - особенно много их выпало в июне (местами их количество превышало норму в 2,5-3 раза). Сумма осадков за май-сентябрь составила в пределах Марийской низменности 150-170% от нормы. Гидротермический коэффициент за вегетационный период составил 2,0-2,6 относительных единиц, что соответствует вероятности встреч не более 5%.

Большое количество осадков в условиях низкого температурного режима привело к избыточному увлажнению почв и значительному поднятию УГВ. В сфагновых верховых болотах и понижениях рельефа в лесу вода в конце лета вышла на поверхность почвы, а в некоторых случаях образовались даже небольшие озера. Подъем УГВ в Марийской низменности произошел не только в результате погодных аномалий, но и типичного постпирогенного заболачивания территории (Пьявченко, 1955; Преображенская, Попов, 1989) из-за гибели в 1972 году древостоев на большой площади.

Осень 1978 года была холодной и дождливой. Необычно холодным был также декабрь. Особенно холодно было в новогоднюю ночь ($t = -52^{\circ}$), когда был перекрыт абсолютный климатический минимум температур для условий Марий Эл.

Весна в 1979 году наступила поздно, но оказалась очень теплой и необычайно дружной (Обзор ..., 1979). Переход среднесуточной температуры воздуха через 0° к положительным значениям произошел только 24 апреля (на 16-20 дней позднее обычного), но уже к концу месяца среднесуточная температура превысила $+10^{\circ}$, а снег сошел полностью не только на полях, но и в лесу. Это вызвало небывало высокий паводок на реках Республики. Со 2 мая установилась по-летнему теплая погода со среднесуточной температурой $15-20^{\circ}$. В дневные часы воздух прогревался до $25-31^{\circ}$. В мае было порядка 16-20 таких дней.

В июне, после необычно теплого мая, наступило похолодание. Особенно холодной оказалась первая половина месяца (на 6° ниже нормы), в течение которой среднесуточная температура воздуха не превышала $8-13^{\circ}$, а в ночное время часто отмечались заморозки (до -6° на поверхности почвы). Июль и август характеризовались устойчивой теплой погодой. Среднесуточная температура воздуха была преимущественно в пределах $17-23^{\circ}$, а максимальная температура в наиболее жаркие дни достигала $30-33^{\circ}$. Переход среднесуточной температуры воздуха через $+15^{\circ}$ в сторону понижения произошел только 31 августа, что на 6-9 дней позднее среднемноголетних сроков. Всего за летний период было 81-

86 дней со среднесуточной температурой $+15^{\circ}$ и выше, а сумма активных температур выше $+10^{\circ}$ составила $1950-2080^{\circ}$, немногим превышая климатическую норму.

Осадки в 1979 году выпадали крайне неравномерно. Их сумма в мае составила порядка 6-28% нормы, в июне - 45-85%. Коэффициент увлажнения за первые два месяца вегетации растений составил всего 0,4-0,7 относительных единиц, однако УГВ из-за больших запасов воды в снежном покрове, превышавших норму на 20-50%, и почве оставался в это время довольно высоким. Наиболее обильными дождями отличался июль, за который выпало 85-160 мм осадков, или 150-240% нормы. В августе было всего 2-4 значительных дождя, во время которых выпало 15-60 мм осадков, или 20-90% нормы. Гидротермический коэффициент за вегетационный период в целом составил 1,0-1,3 единицы.

Весенне-летний период 1980 года по своим параметрам был близок к 1978 году, от которого он отличался более теплой погодой в первой своей половине. Из 15 декад активной вегетации 10 имели отрицательные отклонения температуры воздуха от нормы и положительные по осадкам, сумма которых за май-сентябрь составила в разных районах Республики 400-570 мм, или 135-180% от средней многолетней (Обзор..., 1980). Теплая часть лета, когда произошел переход среднесуточной температуры воздуха через $+15^{\circ}$ в сторону понижения, закончился 3 августа, что 19-20 дней раньше климатической нормы. Активных температур накопилось за лето несколько больше, чем в 1978 году ($1800-2000^{\circ}$), но значительно ниже климатической нормы. Гидротермический коэффициент составил 1,8-2,4 единицы. Вероятность появления года с такой высокой влагообеспеченностью не превышает 5%.

Еще менее вероятным, а возможно даже уникальным, явилось повторение многих климатических аномалий в течение нескольких лет подряд, если включить в этот ряд 1972, 1973 и 1975 гг., отличавшиеся, наоборот, большим недостатком осадков и значительными положительными отклонениями температур от нормы. Подобная комбинация погодных аномалий является настолько маловероятной, что, по мнению видного российского климатолога О.А. Дроздова (1980), не должна была проявиться ни разу за всю послеледниковую эпоху.

4.2.2. Влияние погодных аномалий 1978-1980 гг. на древесные растения и процесс реабилитации состояния сосновых древостоев после стресса

Недостаток тепла в период вегетации 1978 года не позволил многим древесным и кустарниковым растениям по-настоящему завершить свое сезонное развитие и подготовиться к предстоящей суровой зимовке. Условия осени и предзимья также не способствовали хорошему закаливанию растений, т.к. в ноябре в течение 17-20 дней отмечались оттепели, во время которых температура воздуха повышалась до $+5, +8^{\circ}$ С. В результате этого полностью погибли или сильно пострадали не только некоторые экзоты (Мулкиджанян, 1980) и куль-

турные сорта плодовых, но и ряд наиболее теплолюбивых аборигенов: дуб черешчатый, клен остролистный, лещина и даже раkitник русский. Хвойные аборигенные древесные растения климатогенный стресс, обусловленный в большей степени недостатком летнего тепла и избытком влаги в почке, нежели зимними морозами, перенесли менее болезненно, снизив в основном на некоторое время прирост в высоту и толщину, что подробно было рассмотрено в главе 2.

Наземное и аэровизуальное обследование лесов Марий Эл, детальные наблюдения на постоянных пробных площадях, а также анализ данных лесоустройства, проведенного в 1982-1983 гг., показали, что погодные аномалии отразились сильнее всего на состоянии сосняков сфагновых. В той или иной мере пострадали также сосняки, произрастающие в междюнных западинах и по окраинам болот, особенно возле гидротехнических сооружений, преграждающих естественный сток грунтовых вод. Установлено, что в разновозрастных древостоях отмирали в основном деревья старших поколений, которые не могли быстро адаптироваться к резко изменившемуся гидрологическому режиму почвы. Молодые деревья и подрост были более жизнестойки. В одновозрастных древостоях отпад деревьев происходил в пределах всего их размерного диапазона (рис. 4.8) с менее четко выраженной, по сравнению с горельниками, тенденцией увеличения их выживаемости по мере возрастания диаметра стволов (табл. 4.9).

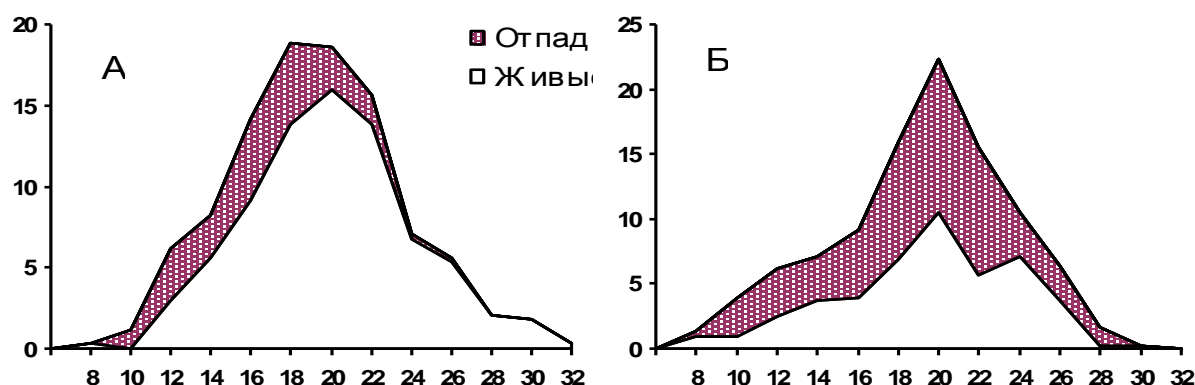


Рис. 4.8. Изменение размерной структуры древостоя в сосняке кустарничково-сфагновом в результате климатогенной «вымочки» (А - при отпаде 22% деревьев, Б - при отпаде 58% деревьев; по оси абсцисс - ступени толщины деревьев, см; по оси ординат - доля от общего числа деревьев, %).

Характер выживаемости деревьев, отражающий внешнюю и наиболее яркую сторону послестрессовой реабилитации состояния дендроценозов, зависел от их возраста, типа леса и уровня подтопления. Быстрее и значительно распадались сосняки пушицево-сфагновые, занимающие крайнее по увлажненности место в сфагновой группе типов леса. Значительно слабее темпы отпада были в сосняках кустарничково-сфагновых. В большинстве случаев продолжительность активного распада древостоев составляла 8-10 лет, сокращаясь до 2-3 лет

и завершаясь практически полным их отмиранием при большом и длительном подъеме УГВ.

Таблица 4.9

Выживаемость деревьев сосны разных ступеней толщины за период с 1980 по 1995 гг. в 230-летних древостоях сосняка сфагнового, подвергшихся климатогенной «вымочке»

Ступень толщины, см	Выживаемость деревьев на пробных площадях, %				
	№ 25	№ 26	№ 27	№ 28	Средняя
10-12	33	34	55	40	40
14-16	52	46	67	53	54
18-20	65	45	70	80	65
22-24	72	49	80	91	73
26-28	57	48	100	96	75
Общая выжи- ваемость, %	64	42	66	78	62
Общее число де- реьев, шт	228	480	342	340	1390

Математическая модель динамики выживаемости деревьев в «вымочке» представляет, как и на гарях, аддитивную смесь функций временного тренда, описываемого уравнением Ципфа-Парето-Мандельброта, и затухающей волны стрессового возбуждения с периодом 2 года (табл. 4.10, рис. 4.9), связанной с деятельностью сосновой вершинной смолевки (Демаков, 1992, 1996). Анализ значений параметров функций показывает, что интенсивность отпада деревьев в «вымочке» и мощность стрессовой волны была, при одинаковых конечных результатах, значительно ниже, чем на гарях, что свидетельствует о менее глубоких нарушениях их физиологического состояния. Действительно, как показали специально поставленные опыты (Русаленко, 1983), к летальному исходу деревьев сосны в условиях избыточного увлажнения приводит лишь отмирание более 90% активных корней. При сохранении у деревьев всего около 15% корней происходит лишь снижение прироста на 50-75% по сравнению с контролем. При сохранении же 60% корней разница в приросте составляет всего 13-22%.

Таблица 4.10

Параметры функции Ципфа-Парето-Мандельброта, описывающей динамику выживаемости деревьев в сосняках, подвергшихся климатогенной «вымочке»

№№ пр. пл	Мощность стресса	Значение параметров функции $W = (100 - m) \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m^*$			
		a	b	m	R ²
25	Средняя	0,0381	1,774	60,0	0,989
26	Высокая	0,0345	1,889	41,4	0,990
27	Низкая	0,0095	2,249	68,2	0,987
28	То же	0,0042	2,511	77,0	0,986

Примечание: $t_0 = 1978$.

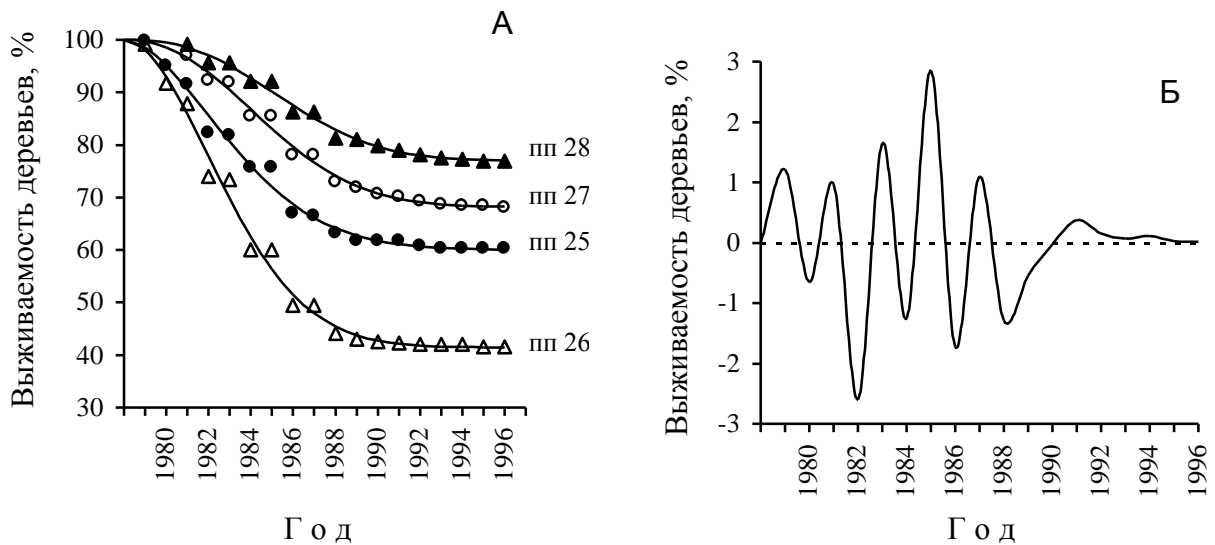


Рис. 4.9. Динамика выживаемости деревьев в 230-летних сосняках сфагновых, подвергшихся климатогенной «вымочке»: А - эмпирические данные и временной тренд; Б - усредненная волновая составляющая $W = 8,67 \cdot \exp(-1,999 \cdot t) + 0,147 \cdot t^{3,75} \cdot \exp(-0,674 \cdot t) \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot t / 2,17)$; $R^2 = 0,832$.

Послестрессовая реабилитация состояния деревьев по внешнему виду их крон началась в 1982-1983 гг., когда наметилась некоторая тенденция к его улучшению (табл. 4.11). Происходила она, как и на гарях, ступенчато и волнообразно, что особенно резко проявилось при небольшом подтоплении древостоев (рис. 4.10). В течение первых 4-7 лет после начала подъема УГВ древостои, в зависимости от степени подтопления, были сильно ослабленными (число деревьев III категории состояния составляло в них 43...80%, а индекс ослабленности древостоя – 0,49...0,69). На 5-8 год древостои перешли в категорию ослабленных, в которой продолжали оставаться от двух до пяти лет. В 1988 году на всех пробных площадях скачкообразно улучшился внешний вид деревьев, что было обусловлено недобором осадков в 1986-1987 гг. и падением УГВ (рис. 4.11). С этого момента начался завершающий этап послестрессовой реабилитации состояния древостоев, в течение которого происходили очень незначительные волнообразные его изменения. Математической моделью динамики индекса ослабленности древостоев, согласно проведенным расчетам, является аддитивная смесь функции оптимума (табл. 4.12) и сложной волновой составляющей, функционально связанной с колебаниями УГВ.

Таблица 4.11

Динамика состояния перестойных сосняков сфагновых, подвергшихся «вымочке»

Год	Число деревьев разных категорий состояния, %						Индексы состояния	
	I	II	III	IV	V	VI	K _{I-IV}	J _{I-IV}
Пробная площадь № 25 - мощность стресса средняя								
1980	0,9	12,7	80,3	1,3	1,8	3,0	2,86	0,637
1981	0,0	13,2	76,8	1,3	3,9	4,8	2,87	0,638
1982	0,4	9,7	72,8	3,5	4,9	8,7	2,92	0,656
1983	0,4	10,1	68,5	0,4	7,0	13,6	2,87	0,640
1984	0,9	18,4	57,1	2,6	0,4	20,6	2,78	0,595
1985	3,1	28,1	43,8	0,9	3,1	21,0	2,56	0,508
1986	3,5	33,3	29,4	1,8	7,9	24,1	2,43	0,450
1987	16,2	37,7	13,1	0,0	1,0	32,0	1,95	0,278
1988	44,7	17,5	1,0	0,0	3,8	33,0	1,31	0,080
1989	51,9	9,6	1,3	0,4	0,0	36,8	1,21	0,058
1990	45,6	11,0	2,6	1,8	2,2	36,8	1,35	0,103
1991	37,7	16,3	5,7	0,0	1,3	39,0	1,46	0,135
1992	44,8	12,3	2,2	0,0	0,4	40,3	1,28	0,078
1993	45,3	10,5	2,6	0,0	0,9	40,7	1,27	0,076
1994	46,6	8,8	2,6	0,0	0,4	41,6	1,24	0,069
Пробная площадь № 26 - мощность стресса высокая								
1980	0,0	15,2	73,1	2,3	1,9	7,5	2,86	0,631
1981	0,0	9,8	75,4	3,1	2,3	9,4	2,92	0,659
1982	0,2	4,8	69,8	4,6	8,9	11,7	2,99	0,686
1983	0,2	6,9	56,0	5,6	10,7	20,6	2,98	0,673
1984	0,4	8,3	50,2	8,1	1,7	31,3	2,98	0,670
1985	2,9	27,3	28,1	1,9	6,8	33,0	2,48	0,470
1986	9,0	24,8	14,4	2,3	9,7	39,8	2,20	0,365
1987	20,8	23,4	5,2	0,2	0,9	49,5	1,69	0,195
1988	32,7	9,6	1,0	0,2	5,2	50,4	1,28	0,076
1989	37,5	4,8	0,6	0,0	1,5	55,6	1,14	0,038
1990	40,0	2,3	0,6	0,0	0,0	57,1	1,08	0,023
1991	39,1	2,4	1,2	0,0	0,2	57,1	1,11	0,034
1992	39,6	1,9	0,5	0,2	0,5	57,3	1,08	0,024
1993	39,4	2,1	0,7	0,0	0,0	57,8	1,08	0,024
1994	40,3	1,2	0,7	0,0	0,0	57,8	1,06	0,019
Пробная площадь № 27 - мощность стресса низкая								
1981	0,6	33,9	63,7	1,8	0,0	0,0	2,67	0,548
1982	4,7	43,9	48,5	2,0	0,9	0,0	2,48	0,472
1983	2,3	32,5	55,0	3,8	5,3	0,9	2,64	0,537
1984	2,0	35,8	48,3	2,0	5,5	6,4	2,57	0,507
1985	11,4	46,8	29,8	0,0	0,1	11,9	2,21	0,370
1986	14,3	44,4	21,2	2,3	5,8	12,0	2,14	0,342
1987	27,8	43,3	9,0	0,3	1,8	17,8	1,77	0,217

Год	Число деревьев разных категорий состояния, %						Индексы состояния	
	I	II	III	IV	V	VI	K _{I-IV}	J _{I-IV}
1988	50,0	22,2	2,9	0,6	4,7	19,6	1,39	0,108
1989	51,5	19,9	2,3	0,3	1,7	24,3	1,34	0,093
1990	52,6	18,1	1,8	0,3	1,2	26,0	1,31	0,083
1991	52,6	15,2	3,5	0,6	0,9	27,2	1,33	0,095
1992	55,9	14,0	2,0	0,0	0,0	28,1	1,25	0,068
1993	59,9	9,6	1,8	0,0	0,6	28,1	1,19	0,051
1994	57,8	11,4	1,8	0,0	0,3	28,7	1,21	0,058

Пробная площадь № 28 - мощность стресса низкая

1981	6,8	37,4	55,2	0,6	0,0	0,0	2,50	0,486
1982	2,4	38,0	56,3	0,6	2,7	0,0	2,57	0,509
1983	8,8	57,6	29,8	0,0	1,1	2,7	2,22	0,367
1984	8,3	52,3	32,4	0,0	3,2	3,8	2,26	0,384
1985	17,1	56,0	19,8	0,0	0,1	7,0	2,03	0,300
1986	15,0	48,4	23,6	1,2	4,7	7,1	2,12	0,337
1987	34,6	43,0	9,4	0,3	0,9	11,8	1,72	0,202
1988	61,4	19,1	1,8	0,0	5,0	12,7	1,28	0,073
1989	62,4	18,2	0,9	0,0	0,8	17,7	1,25	0,063
1990	71,8	7,6	0,3	0,0	1,8	18,5	1,10	0,026
1991	68,5	9,4	0,9	0,0	0,9	20,3	1,14	0,038
1992	66,1	11,8	0,6	0,3	0,0	21,2	1,18	0,046
1993	70,6	7,6	0,3	0,0	0,3	21,2	1,10	0,027
1994	71,1	7,1	0,0	0,0	0,3	21,5	1,09	0,023

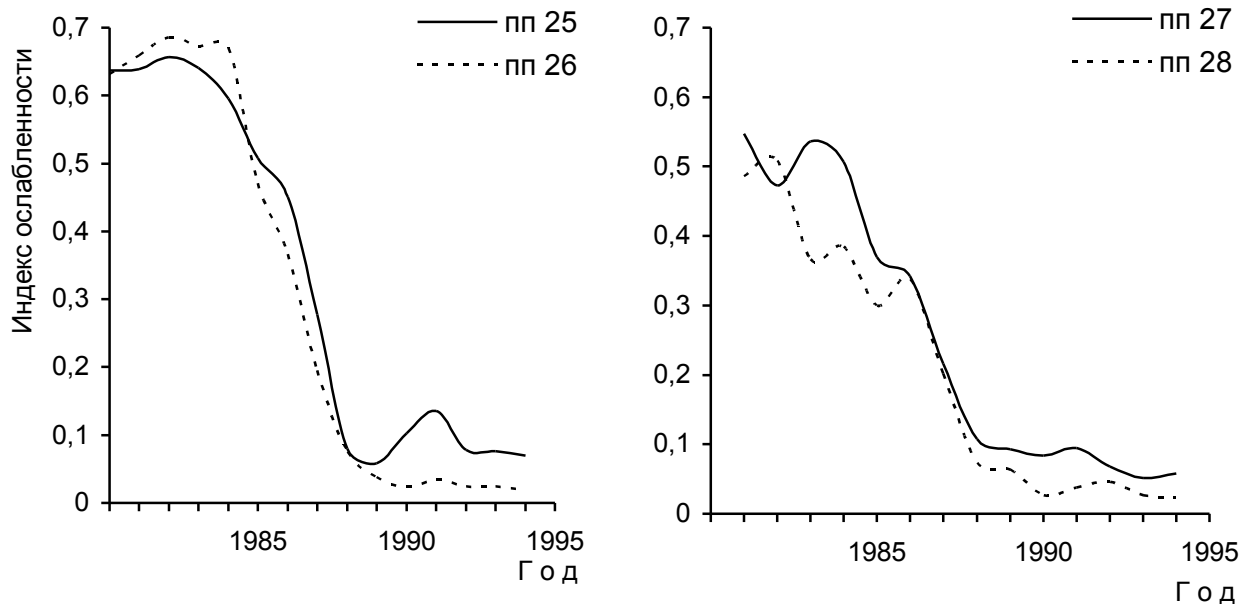


Рис. 4.10. Динамика состояния древостоя в 230-летнем сосняке сфагновом после погодных аномалий 1978-1980 гг.

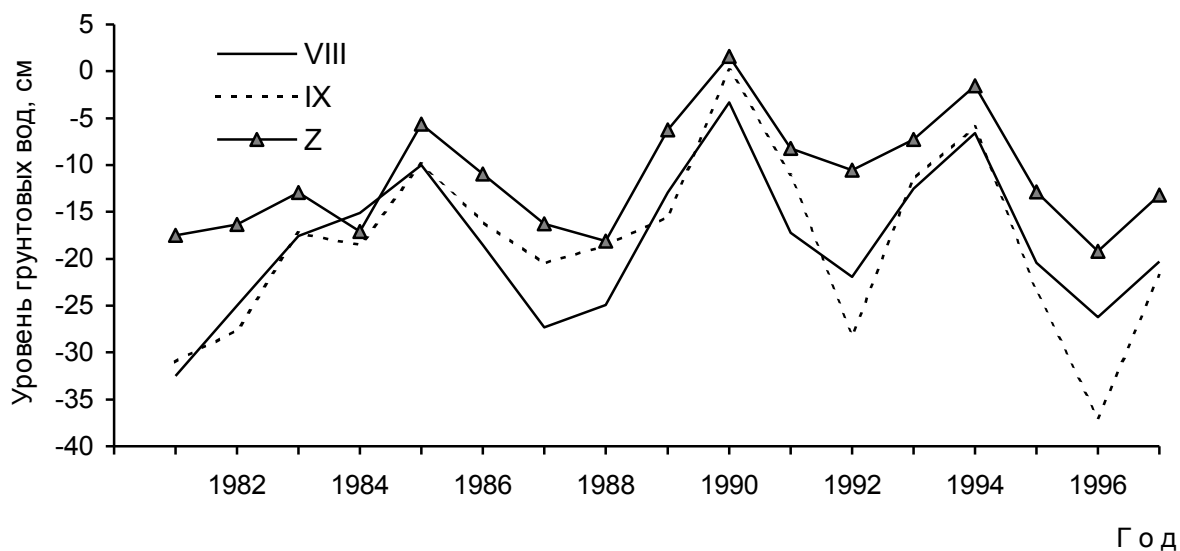
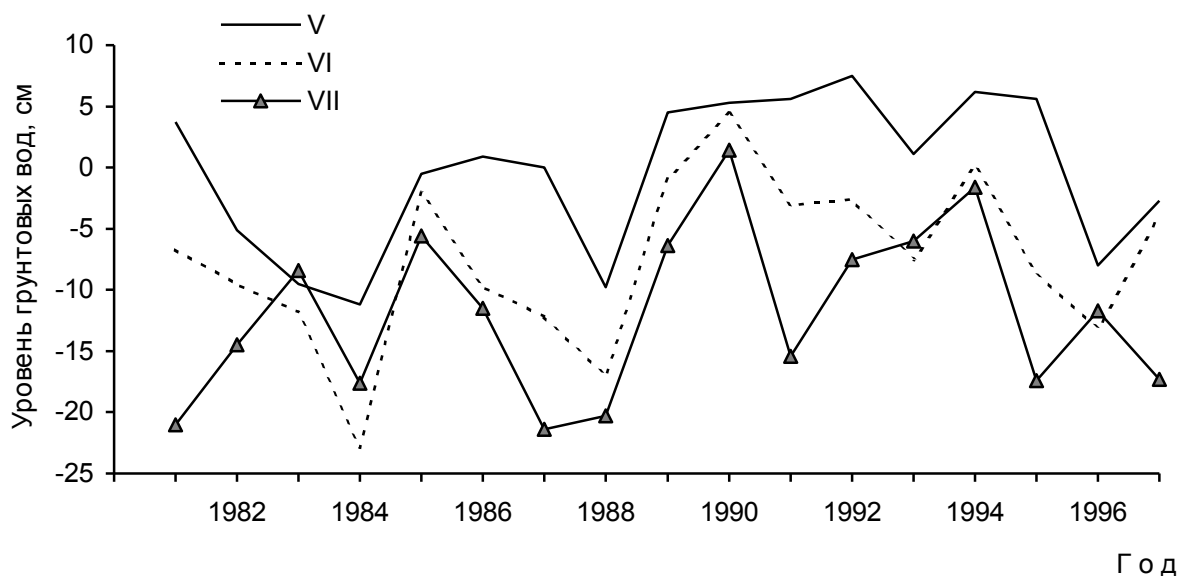


Рис. 4.11. Динамика уровня грунтовых вод в сосняке сфагновом (V-IX - средний УГВ по месяцам, Z - средний УГВ за вегетационный период).

Таблица 4.12

Параметры функции, описывающей временной тренд индекса ослабленности древостоев в климатогенной вымочке

№№ пр. пл	Мощность стресса	Значение параметров функции $Y = a \cdot t^{b-1} \cdot \exp(-c \cdot t^b) + m$				
		a	b	c	m	R ²
25	Средняя	0,329	1,860	0,0387	0,052	0,954
26	Высокая	0,329	1,958	0,0340	0,000	0,978
27	Низкая	0,315	1,732	0,0457	0,027	0,963
28	То же	0,300	1,708	0,0487	0,002	0,950

Примечание: $t_0 = 1978$.

Индекс ослабленности, как показали исследования, можно с успехом использовать не только для сравнительной количественной оценки текущего состояния древостоев в разных биотопах и анализа его динамики, но и прогноза величины отпада деревьев на ближайшие 5 лет ($Y, \%$), выражаемого уравнением регрессии $Y = 11,53 \cdot [\text{tg}(\pi \cdot J_{\text{oc}}/1,4)]^{0,331}$; $R^2 = 0,848$; при $n = 43$ и $0 < J_{\text{oc}} < 0,7$.

Результаты исследований позволяют сделать следующий ряд выводов:

1. Постпирогенная реабилитация состояния древостоев представляет собой сложный и длительный процесс, происходящий поэтапно.

2. Быстрее всего стабилизируется в насаждениях величина древесного отпада и несколько медленнее изменяется у деревьев внешний вид крон. Послепожарные же травмы ствола и корневых лап, снижающие жизнеспособность деревьев и способствующие поражению их патогенами, не зарастают длительное время, а иногда и всю жизнь.

3. Математическое моделирование последствий воздействия пожаров на древостой не представляет особой трудности. Модель постпирогенной реабилитации состояния дендроценоза является аддитивной смесью функций временного тренда и волны стрессового возбуждения, значения констант которых, вычисляемых эмпирически, зависят от возраста деревьев и степени их повреждения огнем. Модель же оценки вероятности выживания поврежденных деревьев представляет собой функцию конкурентного отпада, усиливаемую действием пирогенного стресса.

4. В качестве основных диагностических признаков жизнеспособности деревьев и предикторов этой модели выступают их размеры (диаметр, выраженный в долях от максимального для данного древостоя, и высота) и протяженность нагара на стволах. Дополнительными признаками являются внешний вид их крон и степень повреждения камбия в комлевой части ствола.

5. Послепожарный отпад деревьев протекает наиболее интенсивно в течение первых 2...5 лет. В этот период отмирают в основном деревья, получившие ожог кроны, а также тонкомер. Отмирание деревьев от огневых травм ствола и корневых лап начинается лишь на четвертый год после пожара.

6. Процесс дифференциации деревьев на категории живых и мертвых происходит довольно быстро при слабом или же, наоборот, сильном повреждении их огнем. При низовых пожарах средней интенсивности процесс реабилитации продолжался дольше - патологический отпад в древостоях не прекращается полностью даже спустя 20 лет после стресса.

7. Последствия воздействия пожаров в смешанных древостоях, при прочих равных условиях, оказываются более значительными, чем в чистых сосновых из-за низкой огнестойкости лиственных деревьев.

8. Сосняки довольно устойчивы к воздействию климатогенных стрессов - лишь значительные погодные аномалии и резкие смены гидротермического режима приводят к их расстройству.

9. Наиболее болезненно переносят погодные аномалии, особенно избыток осадков, перестойные сосняки сфагновые.

10. Улучшение состояния древостоев, подвергшихся климатогенной «вымочке», начинается спустя 3-5 лет после воздействия стресса, а полная реабилитация завершается через 10-12 лет.

11. Математическая модель динамики выживаемости деревьев после климатогенного стресса представляет собой, как и во всех других случаях, аддитивную смесь функций временного тренда, описываемого уравнением Ципфа-Парето-Мандельброта, и затухающей волны стрессового возбуждения.

12. Стрессовая ситуация, обусловленная пожарами и экстремальными погодными условиями, многократно усиливается во многих случаях воздействием на древостой, особенно перестойные, насекомых-ксилобионтов.

Г Л А В А 5

КОМПЛЕКС НАСЕКОМЫХ-КСИЛОБИОНТОВ КАК НЕОТЪЕМЛЕМЫЙ ЭЛЕМЕНТ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ И ИНДИКАТОР ИХ СОСТОЯНИЯ

Главные проблемы биологии связаны с системами и их организацией во времени и пространстве.

Н. Винер

... взаимодействие живых существ включает сознательное и бессознательное сотрудничество, а также сознательную и бессознательную борьбу.

Ф. Энгельс

... большая часть обобщений не более как гипотезы - они достигают известного возраста, а затем, вследствие накопления противоречащих им новооткрытых фактов, оставляются нами.

К. Фредерикс

Лес, как известно, – сложная природная термодинамически открытая экосистема, самоорганизовавшаяся на определенном этапе эволюции биосферы в некоторую саморазвивающуюся целостность, образованную множеством разнообразных биологических элементов, связанных воедино общей целью борьбы за существование в условиях нестабильности среды и крайней ограниченности всех ее ресурсов: вещества, энергии, пространства, времени и разнообразия. Все элементы экосистемы группируются вокруг центрального звена, которым является древостой, координирующего их совместную деятельность, движимую внутренними противоречиями и управляемую посредством эффективных обратных связей. Разработка мероприятий по повышению устойчивости и продуктивности лесов, ведению хозяйства в них, исходя из этих положений, возможны только на биоценотической (системной) основе. Детальное познание структуры и поведения всех компонентов лесных экосистем, а также особенности их взаимоотношений друг с другом позволяет целенаправленно использовать потенциальные возможности биогеоценоза по восстановлению нарушенного природного равновесия при минимальном хозяйственном вмешательстве со стороны человека.

Лесные экосистемы относятся к числу наиболее сложных объектов изучения. Сложность познания закономерностей их функционирования обусловлена не столько многокомпонентностью, сколько длительностью периода развития (десятки и сотни лет), что затрудняет, а порой исключает проведение прямого

эксперимента. Поэтому при исследовании приходится использовать косвенные методы, анализировать пространственно разобщенные динамические ряды и изучать поведение того или иного компонента биогеоценоза по отдельности, т.е. вольно или невольно системный подход заменять редуccionным (дифференцированным), который имеет массу недостатков и подвергается заслуженной критике (Кудрин, 1993; Реймерс, 1994). Для того, чтобы избавиться от демона редуccionизма, господствующего в биологии уже более 500 лет (Драгавцев, 1994), и не отрываться от системного подхода используются различные методы математического моделирования природных процессов, без которых никогда нельзя полностью решить задачи управления экосистемами.

Одной из неотъемлемых составных частей любого биогеоценоза, в т.ч. и лесного, являются насекомые - наиболее представительная группа организмов, обитающих на Земле (в настоящее время, по данным исследователей (Бей-Биенко, 1980), описано порядка 1 млн. видов - больше чем всех остальных видов растений и животных вместе взятых). Насекомые, как процветающая и исключительно хорошо адаптированная к изменениям условий среды группа животных, - серьезный противник человека в борьбе за ресурсы планеты: появившись в конце девонского периода палеозойской эры более 300 млн. лет назад (Камшилов, 1979; Шиманский, 1987), они проникли во все экологические ниши (более половины видов насекомых связали свою жизнь с лесом). Успешно перенесли многие природные катаклизмы, насекомые, несомненно, выдержат и наступление на них человека. Они, по словам А. Берримана (1990), научатся жить на загрязненных бросовых землях и пустошах, т.к. способны существовать даже при уровне радиации в 100 раз превышающем допустимый для человека (Панфилов, 1998). Насекомых, обладающих поразительной живучестью и большой биоценотической значимостью, нельзя полностью истребить и истреблять. Поэтому человечеству нужно научиться сосуществовать с ними в относительной гармонии, управляя состоянием популяций и экосистем, уменьшая наносимый насекомыми ущерб до какого-то приемлемого уровня. Для этого необходимо как можно глубже изучить особенности биологии, экологии и поведения насекомых, а также понять их биоценотическое значение в конкретных экосистемах, т.е. полностью раскрыть сильные и слабые стороны своих противников.

Наиболее распространенной, биоценотически и хозяйственно значимой группой насекомых в лесах, особенно хвойных, являются насекомые-ксилобионты, проводящие основную часть своей жизни в тканях флоэмы и ксилемы стволов, ветвей и корней деревьев. Во всех странах мира, где есть лес, во все времена эта группа насекомых была и есть объектом борьбы и предметом пристального изучения ученых. В настоящее время внимание работников лесного хозяйства и исследователей к ксилобионтным насекомым не только не ослабло, но и, наоборот, возросло. Это вызвано объективными причинами, а именно тем, что усиление негативного антропогенного воздействия на лес при недостаточном внимании к правилам ведения лесного хозяйства и потребительском отно-

шении к природным ресурсам создают благоприятные условия для развития и размножения этой группы насекомых, в результате чего их отрицательное значение в народном хозяйстве постоянно возрастает (Васечко, 1981; Мамаев, 1985; Линдеман, 1986, 1993; Маслов, 1987, 1991). Существенный экономический ущерб наносят при этом не только виды, вызывающие усыхание древостоев, но и вредители заготовленного круглого леса, способные в короткие сроки превратить высококачественную древесину в низкосортную или дрова (Маслов и др., 1990; Маслов, 1993). Актуальность изучения насекомых-ксилобионтов обусловлена также недавно обнаруженными возможностями использования их в системе лесоэкологического мониторинга (Катаев, 1982; Стадницкий, Страхов, 1987; Трофимов, 1987, 1990, 1991; Мозолевская и др., 1990; Яновский, 1990; Валента, 1991; Щербаков, 1991) в качестве чутких биоиндикаторов состояния природной среды.

5.1. Состояние вопроса

Усилиями нескольких поколений отечественных и зарубежных специалистов в области лесной энтомологии вскрыты многие стороны биологии и деятельности комплекса ксилобионтных насекомых. Однако, несмотря на практическую значимость проблемы и огромное число посвященных ей исследований, обобщенных в фундаментальных сводках и монографиях (Кеппен, 1882; Escherich, 1923; Коротнев, 1926; Руднев, 1926; Старк, 1931, 1952; Яцентковский, 1931; Гусев, 1932; Куренцов, 1941; Рихтер, 1949, 1952; Флоров, 1949; Черепанов, 1952; Ильинский, 1958; Кривошеина, 1958, 1961; Плавильщиков, 1958; Костин, 1964; Земкова, 1965; Петренко, 1965; Храмцов, Падей, 1965; Исаев, 1966; Строганова, 1968; Schwerdtfeger, 1970; Харитонова, 1972; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Мамаев, 1977, 1985; Никитский, 1980; Васечко, 1981, 1982; Катаев, Мозолевская, 1981; Мозолевская, 1982, 1983; Яновский, 1982; Синадский, 1983; Кривошеина, Потоцкая, 1984; Нуортева, 1985; Кривошеина, 1987 а, б; Кривошеина, Компанцев, 1987; Огибин, 1989), среди специалистов-энтомологов нет единства взглядов на многие важнейшие вопросы экологии ксилобионтных насекомых (взаимоотношения с кормовыми растениями, врагами и конкурентами), а особенно о роли их в лесных экосистемах, и они продолжают оставаться предметом оживленных дискуссий. Основная причина, по мнению О.А. Катаева (1983), заключается в том, что в прошлом недостаточно внимания уделялось проведению длительных систематических наблюдений за динамикой состояния популяций этих представителей лесной энтомофауны и среды их обитания в различных экологических условиях, в т.ч. и в здоровых нормально функционирующих лесных экосистемах, и часто отсутствовал биоценотический (системный) подход. Одновременно, как справедливо отмечает Н.П. Кривошеина (1980), имела место тенденция, сохраняющаяся в ряде случаев и поныне, отнесения всех дендрофильных насекомых, в т.ч. и ксилобионтов, к категории вредителей, стремление составить как можно больший их спи-

сок без анализа действительной роли и места в биоценозах (свидетельством этого служит справочник «Вредители леса» (1955), в котором приведено около 6 тыс. видов насекомых и клещей, питающихся древесными растениями в пределах нашей страны и на сопредельных территориях). В настоящее время многим исследователям (Рафес, 1968; Исаев, Гирс, 1975; Рожков, 1981; Катаев, 1982; Исаев и др., 1984; Линдеман, 1993; Берриман, 1990) удалось более или менее успешно избавиться от данных недостатков.

Долгое время дискуссионным оставался вопрос о способности ксилобионтов заселять здоровые деревья (Положенцев, 1950). К настоящему времени накоплен огромный материал, касающийся взаимоотношений деревьев и насекомых данной группы (Исаев, Гирс, 1975; Васечко, 1981; Рожков, 1981; Линдеман, 1993). Экспериментально установлено, что ряд видов способен успешно заселять вполне здоровые деревья, приводя их к гибели массовостью нападения. В природе, однако, эти случаи довольно редки и являются исключением из общего правила, согласно которому наиболее успешное развитие ксилобионтов происходит на ослабленных и отмирающих деревьях с низким уровнем резистентности. Неспособность потомства этих насекомых успешно развиваться на здоровых деревьях - результат длительной сопряженной эволюции (Линдеман, 1986, 1993). В сбалансированной лесной экосистеме сохраняются лишь деревья, устойчивые к ксилобионтам, и ксилобионты - «пожиратели» больных деревьев и их «теплых трупов». Случаи несбалансированных отношений отмечаются в результате либо преднамеренной интродукции древесных растений, либо случайного проникновения насекомых-ксилобионтов в новые для них регионы (Берриман, 1990). В некоторых случаях, по мнению Г.В. Линдемана (1986, 1993), речь может идти о недавнем эволюционном приобретении ксилобионтов в подавлении резистентности деревьев (ксилофагия, как считают специалисты (Рожков, 1981; Мамаев, 1985), - одна из древнейших пищевых специализаций насекомых; эволюция ксилобионтов шла в целом от детрито- и сапрофагии к потреблению свежееотмерших, а затем и живых тканей деревьев).

Биоценотическая роль насекомых-ксилобионтов, которая в различных лесорастительных условиях и природных зонах неодинакова, целиком зависит от состояния популяции кормового древесного растения и долговременных тенденций изменения параметров внешней среды. Она, как показано Г.В. Линдеманом (1986, 1993), может быть сведена к трем основным случаям: 1) ускорению экзогенных сукцессий, 2) углублению флуктуаций до уровня сукцессий, 3) вызыванию зоогенных сукцессий. В сбалансированной лесной экосистеме ксилобионты осуществляют регуляцию плотности популяции древесного растения на основе взаимоотношений с ним по принципу отрицательной обратной связи, а также участвуют в многочисленных цепях питания и общем круговороте вещества и энергии (Рафес, 1968). В степной и лесостепной зонах высокоагрессивные виды ксилобионтов ограничивают проникновение древесной растительности. Усыхание культур в степи - первый этап восстановления, как считает Г.В. Линдеман (1993), коренной (нелесной) растительности.

Основы методов оценки состояния популяций насекомых-ксилобионтов, анализа и прогноза динамики их численности были заложены в работах М. Зейтнера (Seitner, 1923), И. Трегорда (Trägårdth, 1925), З.С. Головянко (1926), А.И. Ильинского (1928, 1931б), С.С. Прозорова (1929) и В.Н. Старка (1931). Интерес исследователей к этой проблеме в связи с запросами практики лесозащиты постоянно возрастал, что вызвало целый поток публикаций (Катаев, 1952, 1980, 1982, 1983; Положенцев, 1953; Зиновьев, 1958; Валента, 1960; Панышин, 1964; Титова, 1966; Веггман, 1968; 1976; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Исаев, Гирс, 1975; Мозолевская, Галасьева, 1975, 1978; Богданова, 1976; Бородин, 1976; Киселев, 1977, 1978; Мозолевская, 1979, 1980, 1982, 1983а, 1983б, 1984, 1985; Мозолевская, Лебедева, Галасьева, 1979; Лебедева, Галасьева, 1980; Маслов и др., 1980, 1987; Мозолевская, Печенежская, Шарапа, 1980; Катаев, Мозолевская, 1981; Мозолевская, Галасьева, Лебедева, 1981; Рожков, 1981; Стадницкий, Бортник, 1981; Лебедева, 1983; Арефин, 1984; Исаев и др., 1984; Маслов, Матусевич, 1986; Быков, 1987; Линдеман, 1993; и многие другие).

Оценка состояния популяций организмов неразрывно связана с вопросами динамики их численности. Этой проблеме, начиная с работ Ч. Дарвина, посвящены тысячи специальных исследований и она, по общему признанию специалистов, считается главной и наиболее сложной в экологии (Рубцов, 1947; Яхонтов, 1964; Дажо, 1975; Одум, 1975; Воронцов, 1978; Максимов, 1984). Первоначально внимание исследователей обращалось главным образом на отдельные факторы, определяющие динамику популяций. Как пишет Г.А. Викторов (1960, с.5): «... предметом непрерывной дискуссии в области динамики численности ... всегда была оценка значения отдельных факторов». К ним относили: метеорологические условия, пищу, паразитов, хищников, хозяйственную деятельность человека и др. В результате исследования различных факторов был предложен ряд теорий динамики численности животных, основными среди которых были климатическая, трофическая, паразитарная, «синтетическая».

Основоположителем климатической теории динамики численности насекомых можно считать У. Ассмана (Assman, 1855). С того времени энтомологи многое внесли в выяснение влияния различных метеорологических факторов на изменения численности насекомых (Bodenheimer, 1928; Uvarov, 1931; Wellington, 1960; Егоров, Рубцова, Соложеникина, 1961; Распопов, 1961; Ильинский, Тропин, 1965; Кондаков, 1974). В указанных трудах разъяснялись не только детали, но и общие закономерности изменения численности популяций под прямым влиянием погоды, а чаще косвенным, опосредованным через ее воздействие на биоценозы и кормовую базу насекомых. Вариантом климатической теории является синоптическая теория (Воронцов, 1962, 1963, 1978). Большинство приверженцев климатической теории считает, что численность организмов изменяется под действием комплекса метеорологических факторов, определенных сочетаний температуры и влажности, температуры и осадков и т.д. Вспышки размножения, согласно взглядам А.И. Воронцова (1962, 1978), обусловлены лишь крайними отклонениями отдельных метеорологических

элементов от нормы и их стойкими аномалиями в течение нескольких лет. По мнению же И.А. Рубцова (1947), для реализации вспышки важно не количество осадков, не абсолютный минимум или максимум температур сами по себе, а текущие их изменения.

Климатическая теория, однако, не способна в полной мере объяснить закономерностей динамики численности организмов и причин их массовых размножений, возникающих иногда вне связи с текущими погодными условиями. Так, к примеру, Я.Кэмбелл и К. Смит (Cambell, Smith, 1980), не нашли достаточных доказательств наличия связи между числом действующих очагов массового размножения лубоеда *Dendroctonus frontalis* и погодными условиями. Массовые размножения отдельных видов насекомых имеют место и в условиях влажных тропиков, климат которых довольно стабилен (Рубцов, 1947; Яхонтов, 1964). Противоречат этой теории также факты более или менее строгой периодичности массовых размножений ряда видов организмов, далеко не всегда совпадающей с известными климатическими циклами и несинхронной у разных видов (Фредерикс, 1932; Рубцов, 1947; Яхонтов, 1964; Максимов, 1984). Массовые размножения многих видов организмов часто происходят к тому же одновременно на больших пространствах, в пределах которых нет единообразия климатических и погодных условий.

Согласно взглядам сторонников трофической теории главным фактором изменений численности как стволовых, так хвое- и листогрызущих вредителей леса является пища. Еще Ф. Кеппен (1881) считал, что размножения насекомых обусловлены существованием на обширных пространствах большого числа годных для питания растений. Количество и качество пищи связано, прежде всего, с физиологическим состоянием растений, которое обуславливается погодными, почвенными или антропогенными факторами (Положенцев, 1947; Тарануха, 1952; Ханисламов, 1958; Гримальский, 1961, 1971; Амирханова, 1962; Руднев, 1962; Ханисламов, Латышев, Яфаева, 1962; Танский, 1975; Васечко, 1981, 1982). По сути дела в этой теории рассматривается не один фактор, а несколько, только один из них (пища) воздействует на насекомых непосредственно, а другие - косвенно. Трофическая теория предусматривает саморегуляцию системы «дерево - вредитель» по типу «хозяин - паразит», что, по мнению А.И. Воронцова (1978), представляется перспективным в теоретическом и практическом отношениях. По мнению же И.А. Рубцова (1947, 1953), она оставляет без объяснения колебания численности многих растительноядных организмов, особенно полифагов, у которых в природе всегда налицо изобилие пригодной пищи, остающейся неиспользованной. Обилие корма, как отмечал И.В. Кожанчиков (1953), есть лишь фон, на котором наблюдаются разнообразные изменения численности насекомых, возникающие под действием различных факторов среды.

Несколько видоизмененными вариантами трофической теории, при которых количество и качество пищи вызывают не простое количественное изменение популяций насекомых в результате увеличения смертности от голода, но и ка-

чественные (изменение плотности поселения на кормовом субстрате, снижение плодовитости, падение сопротивляемости к заболеваниям, изменение соотношения полов, взаимные помехи между личинками вплоть до каннибализма и др.), являются теории перенаселения, емкости среды и миграций (Головянко, 1926; Ильинский, 1928; Eidmann, 1931, 1934, 1937; Thompson, 1939; Nickolson, 1954).

Паразитарная теория, основы которой были заложены К.Эшерихом (Escherich, 1923), главную роль в изменениях численности насекомых отводит паразитам, патогенным организмам и хищникам. Паразитарная теория -это не пройденный этап в науке. Отголоски ее в той или иной форме проявляются в среде энтомологов и сейчас (Morris, 1959; Харитонов, 1972; Гириц, 1975; Абросов, Ковров, Черепанов, 1982). Несмотря на очевидную роль энтомофагов и патогенов в изменении численности растительноядных насекомых, как отмечает А.И.Воронцов (1963), одна паразитарная теория не могла, объяснить причины их массовых размножений. С критикой паразитарной теории выступали и другие исследователи (Itô, 1961; Васечко, 1982), опираясь на факты отсутствия эффективных врагов у многих массовых видов насекомых, способных к вспышкам массового размножения. Ограничивающая роль комплекса патогенов, по мнению И.А. Рубцова (1947), более значительна в тропиках и менее существенна в пустынях, полупустынях и высоких широтах, где колебания климатических условий и их отклонения от оптимума наиболее велики.

Дальнейшим развитием взглядов на роль биотических факторов в изменении численности насекомых явилось создание биоценотической теории (Friederichs, 1927; Nickolson, 1933; Solomon, 1949), вариантом которой была также теория градоцена (Schennke, 1955; Schwerdtfeger, 1941, 1956, 1968; Thalenhorst, 1951). Простые отношения «пища - потребитель» и «хищник - жертва» были заменены представлением о сложных взаимоотношениях живых организмов в экосистеме. Эта теория не отрицает и влияния климатических факторов. Она рассматривает биоценоз, как равновесную, саморегулирующуюся систему. Данный подход представляется, на наш взгляд, весьма плодотворным и перспективным. Эта теория, однако, признавая саморегуляцию в экосистеме, не объясняла полностью причин изменения численности живых ее компонентов. Представление о многопричинности массовых размножений животных, хотим мы того или нет, неизбежно приводит, по мнению А.А. Максимова (1980), к изучению отдельных факторов динамики их численности и возвращению к факториальным теориям.

Биоценотическая теория продолжает совершенствоваться, что привело к созданию так называемой синтетической теории (Викторов, 1960, 1965, 1967, 1969, 1971, 1975). Движение численности популяций животных в экосистеме, согласно этой теории, определяют два принципиально различных процесса: модификация и регуляция. Модификация выражает подъемы и спады численности, обусловленные случайными по отношению к популяции изменениями факторов (в основном абиотической природы). Регуляция заключается в сглажива-

нии возникающих колебаний в результате действия механизмов, зависящих от плотности популяции и действующих по принципу отрицательной обратной связи.

Создателем «синтетической» теории обычно считают Г.А. Викторова, что не совсем соответствует действительности. Разделение факторов изменения численности популяции на зависимые и независимые от ее плотности было предложено давно (Smith, 1935; Nickolson, 1954). Заслуга Г.А. Викторова состоит лишь в развитии этой теории, выразившейся в более четком определении ее понятий и категорий.

«Синтетическая» теория, однако, не лишена недостатков, за что неоднократно подвергалась критике. Так, И.Я. Поляков (1968а, 1968б, 1973, 1976) видит ее недостатки в том, что она не уделяет должного внимания состоянию энергетических ресурсов среды, которые отнесены к категории модифицирующих факторов, и их влиянию на межвидовые отношения. По его словам, синтетическая теория не имела прямого выхода в сферу разработки прогнозов и не способствовала обогащению теории защиты растений и разработке практических мер борьбы с вредными организмами. Не согласен с регулирующей ролью внутривидовых отношений в динамике численности животных Л. Хэнсен (Hansson, 1978). Он считает, что внутривидовые отношения регулируют только распределение животных по территории, но не общий уровень численности популяций.

С трактовкой модифицирующих факторов, как случайных в динамике численности насекомых, не согласен и Ю.П. Кондаков (1974). В долгосрочных прогнозах динамики популяции сибирского шелкопряда, по его мнению, наибольшее значение имеют именно модифицирующие факторы. Благоприятная экологическая ситуация, стимулирующая нарастание численности этого вредителя, создается в результате не только прямого, но и преимущественно косвенного влияния погоды на таежные биоценозы.

И.Я. Поляковым (1973) был предложен свой вариант синтетической теории динамики популяций, названный им «современной объединительной теорией». «Суть синтетической теории динамики численности вредителей сельскохозяйственных культур, способной найти логическое объяснение всей совокупности накопленных наукой фактов, - пишет он, - состоит в признании иерархической соподчиненности факторов. Это выражается в том, что энергетические ресурсы и физические факторы среды формируют все свойства популяции, в том числе ее реакции на эти же факторы в будущем, а также природу и регулирующее значение внутри- и межвидовых отношений. Принцип обратной связи характерен для всей совокупности взаимоотношений популяций со средой. Однако определяющим становится взаимодействие «кормовая база - популяция» при одновременной зависимости обеих компонент от климатических факторов» (с.141). Эта теория, по словам автора, позволяет решать задачу прогноза по состоянию кормовой базы, физической среды и морфофизиологическим свойствам популяции.

Придерживаясь взглядов об авторегуляции популяции в экосистемах, А.С. Исаев и Р.Г. Хлебопрос (1973, 1977) разработали феноменологическую теорию динамики численности лесных насекомых. Авторы рассматривают изменения численности насекомых, используя анализ их фазовых портретов и функциональную связь коэффициента размножения с плотностью популяций. Анализ позволяет определить характерные точки и кривые динамики численности вида:

1) стабильную плотность разреженной популяции в устойчивом биогеноценозе;

2) пороговую кривую, превышение которой (по коэффициенту размножения при определенной плотности) обуславливает развитие вспышки массового размножения;

3) оптимальную плотность на фазе вспышки, соответствующую максимальному коэффициенту размножения;

4) предельную плотность, являющуюся границей максимума вспышки;

5) метастабильно повышенную плотность, обуславливающую длительное разрушительное воздействие насекомых на лесные биогеноценозы.

Одним из важных этапов своей работы авторы (Исаев и др., 1984) считают также развитие представления об инерционных и безынерционных механизмах регуляции, существенно влияющих на скорость и амплитуду изменения численности насекомых. Авторы феноменологической теории считают, что определение характерных точек и кривых систем позволяет не только выявить закономерности динамики численности различных видов насекомых, но и оценить степень нарушенности лесных биогеноценозов. На наш взгляд, однако, эта теория не объясняет изменений численности популяций насекомых и не помогает решить задачу их прогноза, особенно применительно к стволовым вредителям. Собственно говоря, она является методом популяционного анализа, а не теорией динамики численности насекомых.

Не ослабевающий интерес к вопросам динамики популяций организмов побуждает исследователей выдвигать новые гипотезы. Так, Г.В. Стадницким и А.М. Бортником (1974) была выдвинута гипотеза о компенсационном законе в динамике численности насекомых, которая объясняет этот процесс взаимобратным изменением пространственно-временной дискретности (разобщенности). Чем меньше изменчивость численности насекомых в пространстве, согласно положений этой теории, тем больше изменчивость во времени, и наоборот. Предложенный подход, по мнению авторов, позволяет уверенно предсказать характер многолетней динамики численности популяций конкретных видов насекомых и объяснить наличие или отсутствие вспышек массовых размножений у видов, динамика которых в настоящее время не изучена. Данная гипотеза, однако, не вскрывает конкретных причин изменения численности животных и противоречит многим экспериментальным данным.

Д. Читти (Chitty, 1960, 1967) была выдвинута гипотеза об эколого-генетическом контроле динамики численности популяций, основанная на предполо-

жении о том, что рождаемость и смертность эволюционируют вместе, поддерживая численность популяции на определенном уровне: изменение одного из параметров неизбежно приводит к изменению другого. Ряд исследователей (Артемьев, 1980, 1982; Гречаный и др., 1981; Гречаный, 1984, 1991; Гречаный, Никитин, 1984; Гринько, 1991) развивают данную концепцию, выдвигая ряд положений:

1) все природные популяции довольно гетерогенны по репродуктивной способности (уровню плодовитости) и степени устойчивости к плотности населения;

2) плодовитость особей и степень их устойчивости к плотности населения популяции - наследственно обусловленные признаки, возникшие в процессе длительной эволюции;

3) приспособленность особей к условиям среды (степень их жизнеспособности) находится в обратной зависимости от величины плодовитости родителей - чем больше потомства, тем ниже его жизнеспособность;

4) поддержание оптимальной численности популяции достигается совместным действием противоположно направленных векторов отбора по этим признакам.

Популяция животного, найдя благоприятные условия среды и начав усиленно размножаться, через определенное время, исходя из этих экспериментально подтвержденных положений, неизбежно генетически вырождается, т.к. в ней происходит накопление маложизнеспособных генотипов, произведенных наиболее плодовитыми родителями. Ухудшение условий среды и увеличение плотности населения приводят к элиминации именно этой части популяции. Данная концепция лучше, чем другие, объясняет циклические изменения состояния популяций организмов, происходящие, как показали опыты (Ермакова, Ефимов, 1995), даже в стабильных лабораторных условиях, а также удивительные случаи увеличения плодовитости животных при ухудшении условий их существования (Наумов, 1945).

Ни одна из рассмотренных теорий и концепций не объясняет причин редкости одних видов и массовости других (еще Ч.Дарвин пришел к выводу о том, что огромное число видов всех классов во всех странах принадлежит к категории редких, многочисленных же видов – меньшинство, но не мог найти удовлетворительного объяснения этому феномену), а также различий характера их популяционной динамики и стратегии жизненного поведения, являющихся, как и средний уровень численности, важнейшими признаками вида. Известны лишь многочисленные попытки классификации организмов по этим качествам (Bremer, 1928; Кожанчиков, 1948; Eidmann, 1949; Schwerdtfeger, 1956, 1957, 1968; Раменский, 1971; Пианка, 1981; Рожков, 1981; Исаев и др., 1984; Миркин, 1986). Объяснения же данного феномена могут быть найдены, как отмечали И.А. Рубцов (1947) и И.В. Кожанчиков (1948), только при рассмотрении вопроса с исторических позиций, поскольку все признаки видов оформлялись в процессе их длительной эволюции и приспособления к условиям среды, в том чис-

ле и к ее изменениям. Предыстория вида, таким образом, может объяснить многие особенности текущей популяционной динамики организмов. Эволюционный подход к проблеме динамики численности популяций организмов, затронутый также в работах И.И. Шмальгаузена (1939, 1946), Э Майра (1974) и С.С. Шварца (1980), не получил, однако, широкого распространения. Не являются исключением и насекомые-ксилобионты, исторические закономерности становления связей которых с кормовыми объектами и организации структуры сообществ, позволяющие глубже понять роль их в лесных экосистемах, изучены очень слабо (Мамаев, 1985). Подавляющее большинство исследователей по-прежнему фиксирует свое внимание на выяснение причин текущих колебаний обилия вида, упуская из поля зрения или недооценивая роль и значение исторического становления его средней численности, экологической ниши и ареала.

Наличие различных школ и многообразие теорий динамики популяций насекомых объясняется несколькими причинами. Во-первых, сказывается недостаток фактических материалов, особенно основанных на длительных комплексных наблюдениях на стационарных объектах при различных уровнях численности фитофагов. По этому поводу высказался около 40 лет назад А.И. Воронцов (1963). Он писал: «Трудности комплексного многолетнего изучения динамики численности насекомых в конкретных лесных биоценозах чаще всего приводят к тому, что в зависимости от вкусов исследователя делается упор на изучение только какой-то небольшой части факторов, действующих на популяцию. Обычно выбираются и исследуются те из них, которые оказывают в данный момент наиболее заметное влияние на численность. ... Отсюда, теоретически разделяя биоценотическую теорию динамики численности насекомых и признавая многопричинность массовых размножений, большинство исследователей в своих работах обращает внимание на какую-то одну сторону этой многогранной проблемы» (с.134). Эта проблема остается актуальной и сегодня (Катаев, 1982, 1983; Воронцов, 1987).

Многообразие теорий динамики популяций обусловлено, во-вторых, многообразием жизненных форм организмов, различающихся по экологическим свойствам, стратегии поведения и способности занимать определенное положение в биоценозах: одни виды способны доминировать и давать вспышки массового размножения, другие - нет (Фредерикс, 1932; Яхонтов, 1964; Работнов, 1973; Миркин, 1986). Единой теории, способной объяснить колебания численности всех живых организмов, быть, вероятно, не может и исследователям, по выражению Э. Пианки (1981), всегда следует опасаться излишних упрощений и мышления в рамках одного фактора, т.к. большинство или даже все рассмотренные гипотетические механизмы изменения состояния популяций могут действовать сообща, приводя к наблюдаемым циклическим колебаниям их численности. Усилия ученых, вероятно, должны быть направлены на разработку частных теорий популяционной динамики конкретных видов растений и животных.

Насекомые-ксилобионты являются довольно специфичной группой животных. Поиски закономерностей их массовых размножений привлекают все

большее внимание исследователей. Основные работы, выполненные в этом направлении, касаются анализа регуляторных механизмов, связанных с внутривидовой конкуренцией (McMullen, Atkins, 1961; Reid, 1963; Nuorteva, 1964; Паньшин, 1964; Eidmann, Nuorteva, 1968; Кобзарь, Катаев, 1968; Кирста, 1974; Исаев, Гирс, 1975; Киселев, Яновский, 1976; Киселев, 1977, 1978; Катаев, 1983; Лебедева, 1983; Мозолевская, 1983), играющей у ксилобионтов важную роль, что было убедительно продемонстрировано еще З.С. Головянко (1926) и А.И. Ильинским (1928). Большой интерес представляет изучение факторов смертности ксилобионтов, главным образом короедов, выполненное на основе анализа таблиц их выживаемости (Stark, Borden, 1965; Beaver, 1966; Knight, 1959, 1967; Koehler, 1966; Bergman, 1968; Кирста, 1973; Огибин, 1974 а, б; Галасьева, 1976; Лебедева, 1981, 1983; Матусевич, Маслов, 1982; Якайтис, Валента, Гавялис, 1982; Маслов, Матусевич, 1990; Матусевич, 1994).

Состояние популяций ксилобионтов неразрывно связано с состоянием древостоев, являющихся их кормовой базой и средой обитания. Многие годы большинство исследователей обходилось без количественной оценки степени ослабленности деревьев и не уделяло должного внимания изучению взаимоотношений между насекомыми и их кормовыми объектами. В результате этого роль многих ксилобионтов в лесу и их хозяйственное значение оценивались произвольно и нередко завышались. Лишь в последние десятилетия отношение к этим вопросам резко изменилось (Исаев, Гирс, 1975; Рожков, 1981; Линдеман, 1993).

В разработке методов оценки состояния древостоев выделяются два различных подхода. Первый из них опирается на глазомерную оценку внешних показателей и берет свое начало от методики, предложенной А.В. Яцентковским (1931). Этот подход подкупает своей простотой и доступностью. Точность этого метода зависит, во многом, от правильно подобранных и хорошо описанных признаков, поэтому исследователи продолжают его постоянно совершенствовать (Тальман, Носырев, 1948; Тальман, Катаев, 1964; Маслов, 1968; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Мозолевская, 1973, 1978, 1987; Наставление, 1975; Lekander et al., 1977; Исаев, Киселев, Ветрова, 1981). На оценке внешних признаков ослабления древостоев основаны также и методы дистанционного зондирования с аэрокосмических аппаратов, которые в последние годы начали очень бурно совершенствоваться (Синицин, Сухих, 1977; Сухих, 1979, 1984; Жирин, Бахтинова, Орлова, 1980; Ермаченков, Богданов, Катаев, 1983).

Второй подход основывается на оценке состояния древостоев и отдельных деревьев с помощью инструментального измерения показателей, круг которых очень велик - от простейших внешних морфологических (Медведев, 1884, 1910; Марченко, 1901; Гуняженко, 1958; Высоцкий, 1962; Романов, 1968; Габеев, 1973; Войнов, Софронов, 1976; Данилов, Шведов, 1976; Рожков, 1976; Шешуков, 1976; Валендик, Матвеев, Софронов, 1979; Цветков, 1990; Демаков, 1999), до анатомических (Грезе, Циопкало, 1936; Кудинов, 1968; Голосова, 1971; Kulmann, 1971; Битвинскас, 1974; Костин, 1974; Соков, Рожков, 1975; Моисе-

енко, Кожевников, 1976; Катаев, Лайранд, Ловелиус, 1978; Боева, 1980; Обыденный, Боева, Тихомиров, 1980; Сергеева, 1981; Матусевич, Маслов, 1982; Лебедев, 1987; Стравинскане, 1987), физиологических, биохимических и биофизических (Вотчал, 1926; Положенцев, 1951; Vite, Rudinsky, 1960; Rudinsky, 1966; Рутковский, 1967; Положенцев, Золотов, 1970; Исаев, Гирс, 1975; Ладейщикова, 1975; Рожков и др., 1975; Рожков, Габиб-заде, 1978; Коловский, 1980; Рутковский, Маслов, 1981; Волков, 1982; Гирс, 1982; Санников, Смольникова, 1983; Суховольский, 1987а, б; Суховольский и др., 1987; Усцкий, Пастернак, Ладных, 1987; Карасев, 1991).

Познание законов развития и механизма регуляции численности видов в экосистеме – задача сложная, требующая совместных усилий экспериментаторов и теоретиков. Важным моментом в совершенствовании теоретических исследований является математическое моделирование экологических процессов. Развитие математической экологии началось с работ А. Лотки (Lotka, 1920, 1925) и В. Вольтерра (Вольтерра, 1928, 1976; Volterra, 1931). В настоящее время в этой области достигнуты огромные успехи и она, вместе с тем, продолжает бурно развиваться (Уатт, 1971; Свирежев, Елизаров, 1972; Шапиро, 1974; Уильямсон, 1975; Смитт, 1976; Киселев, 1978; Свирежев, Логофет, 1978; Абросов, Ковров, Черепанов, 1982; Семевский, Семенов, 1982; Исаев и др., 1984). Создание математических моделей идет более быстрыми темпами, чем накопление и анализ фактического материала. В связи с этим многие модели основаны лишь на логических априорных допущениях и представлениях о реально происходящих процессах. Это, однако, не умаляет их ценности, а скорее указывает на недостатки в организации экспериментальных исследований. Дальнейшее развитие математической экологии и ее выход в практику лесозащиты сдерживает, в большинстве случаев, отсутствие количественной информации о взаимодействии компонентов экосистем; качественной информации по этому вопросу, как считает Ю. Одум (1975), значительно больше.

Проведенный анализ литературы показывает, что теория динамики популяций животных требует дальнейшего совершенствования как в общем плане, так и применительно к отдельным экосистемам и даже видам живых организмов. Применительно к насекомым-ксилобионтам слабо изучены их межвидовые отношения в лесных экосистемах и изменение поведенческих реакций в ответ на воздействие факторов внешней среды. Единичны пока и многолетние стационарные комплексные исследования (Катаев, 1982а, 1982б, 1983) и вообще отсутствуют работы по динамике состояния популяций, развивающихся одновременно в различных экологических условиях на небольшой территории, что могло бы рельефнее вычленивать некоторые факторы и оценить их влияние. Недостаточно изучена, по мнению исследователей (Мозолевская, 1979; Кривошеина, Потоцкая, 1984), и роль ксилобионтов в функционировании и сукцессии лесных экосистем.

Для дальнейшего совершенствования системы надзора за стволовыми вредителями леса и повышения эффективности исследований по динамике их численности, как считают исследователи (Мозолевская, 1986; Стадницкий, Страхов, 1987), необходим выбор наиболее информативных показателей, достоверно характеризующих качественное состояние популяций ксилобионтов, из большого их числа используемых и предложенных в последнее время (Мозолевская, 1974, 1981, 1982, 1983; Наставление, 1975; Катаев, 1980, 1983; Временные рекомендации ..., 1982). Этой проблеме посвящено пока еще очень мало публикаций (Мозолевская, 1985; Маслов. Матусевич, 1986; Липаткин, 1987; Демаков, 1988, 1990; Матусевич, 1994) и она требует тщательной проработки.

5.2. Структурная организация комплексов насекомых-ксилобионтов сосняков и биоэкологические особенности главнейших видов

Структура (лат. *struktura* - строение) - способ организации элементов в системе, определяющий их внутренние и внешние связи, а, следовательно, и закономерности функционирования. Структура - неотъемлемый атрибут систем, определяющий все их индивидуальные качества, позволяющий идентифицировать и классифицировать объекты. Преобразование или разрушение структуры ведет к существенной перестройке или гибели системы - пока сохраняется структура, сохраняется и система в целом. Структурность - всеобщее фундаментальное свойство материи (Свидерский, 1962; Овчинников, 1966). Познание устройства, закономерностей существования и развития материальных объектов, исходя из этого, возможно лишь на основе изучения их структуры. Познание структуры - есть способ познания системы.

Наиболее сложно устроены биологические системы, элементы в которых дифференцируются по очень многим признакам: таксономическому, трофическому, энергетическому, информационному и др. Частью таксономической структуры сообществ является видовая, под которой понимается набор входящих в них видов организмов и их обилие. Она во многом определяет степень организованности и устойчивости экосистем, так как теснейшим образом связана со всеми иными их структурами (Федоров, Сахаров, Левич, 1982), косвенно отражая условия среды обитания (в благоприятных условиях формируются, как правило, сложные сообщества, а в неблагоприятных - простые).

В биоценологии принято выделять несколько пространственно-временных уровней организации сообществ или, как их принято называть (Миркин, Розенберг, 1978; Чернов, 1991), уровней биоразнообразия: альфа, бета, гамма и дель-

та-разнообразии (для их обозначения обычно используют строчные буквы греческого алфавита). Под альфа-разнообразием понимается уровень организации элементарного сообщества в пределах одного биотопа и времени учета. Им, применительно к насекомым-ксилобионтам, является их комплекс на отдельном заселенном кормовом объекте (дереве), т.е. микробиотопе. Следует отметить, что даже в пределах одного дерева экологические условия для развития ксилобионтов складываются довольно неоднородные и поэтому их видовое разнообразие в некоторых случаях целесообразно оценивать по зонам ствола, выделяя естественные его части: прикомлеву (зона грубой коры), срединную и вершинную (зона кроны). Бета-разнообразие характеризует степень гетерогенности структуры сообществ либо в пределах станции для фиксированного времени, либо в пределах определенного временного ряда для конкретного биотопа (в первом случае речь идет о пространственном, а во втором - о временном разнообразии). Гамма-разнообразие, которое также может быть пространственным и временным, показывает степень разнообразия сообществ в пределах более крупных хронологических единиц. Дельта-разнообразие отражает степень разнообразия сообществ в пределах определенной географической зоны или, применительно к насекомым-фитофагам, ареала вида кормового растения.

Структура ксилобионтных энтомокомплексов может оцениваться либо по встречаемости видов (это самый простой, но недостаточно точный прием), либо по их численности и биомассе (это очень трудоемко и вряд ли осуществимо в массовых исследованиях), либо по площади кормового субстрата, на которой присутствует тот или иной вид. Последний прием, при использовании соответствующих методик (Демаков, 1986, 1988; Катаев, 1989), позволит получать количественную информацию о видовой структуре энтомокомплексов при минимальных затратах труда.

5.2.1. Состав энтомокомплексов и биоэкологические портреты основных представителей насекомых-ксилобионтов

Многолетние (1973-1996 гг.) исследования, проведенные в сосняках различного возраста, состояния и происхождения на территории Республики Марий Эл, а также анализ данных, почерпнутых из многочисленных литературных источников (Прозоров, 1929; Яцентковский, 1934; Машнина, 1958; Здрайковский, 1960; Воронцов, 1961, 1963; Волков, 1984; Ковалев, 1984; Селиховкин, 1988; Огибин, 1989; Шелуха, 1989; Быков, 1990; Чемерис, 1992), показали, что в первичном разрушении тканей флоэмы и ксилемы деревьев сосны участвует

порядка 30 видов насекомых-ксилобионтов, однако конкретные биотопические энтомокомплексы состоят обычно из 6...8 видов (как минимум в их состав входит четыре вида, как максимум - 12), большинство из которых можно считать эврибионтными (табл. 5.1). Они встречаются в древостоях практически всех типов леса и возрастов, начиная с 15-20 летнего, одинаково успешно заселяя как стоящие, так и поваленные деревья самого разного состояния и размера (диаметром от 2-3 см до максимально возможного в наших лесах). Особенно широко распространены лубоеды *Tomicus piniperda* L. и *T. minor* Hart., древесинник *Tripodendron lineatum* Ol., смолевка *Pissodes piniphilus* Hrbst., усачи *Monochamus galloprovincialis* Ol., *Acanthocinus aedilis* L., *Ragium inquisitor* L., индекс биотопического присутствия которых в исследованной гипервыборке превышает 80% (табл. 5.2). Довольно часто присутствуют в энтомокомплексах лубоед *Hylurgops palliatus* Gyl. и короед-гравер *Pityogenes monacensis* Fuch. В сложении состава 20...40% биотопических энтомокомплексов участвуют короеды *Ips acuminatus* Gyll. и *Ips sexdentatus* Boern., златка *Phaenops cianea* F., смолевка *Pissodes pini* L., рогахвосты *Sirex noctilio* F., *Sirex juvencus* L., *Urocerus gigas* L. Стенобионтных видов в числе массовых немного. В условиях Марий Эл ими являются лубоед *Dendroctonus micans* Kug., распространенный в сосняках сфагновых, и короед *Pityogenes chalcographus* L., заселяющий в ряде случаев деревья сосны в «вымочках».

Насекомые-ксилобионты, как показала кластеризация их по представительству в гипервыборке и доле участия в энтомокомплексах, четко разделяются на ряд групп (рис 5.1). Первый кластер состоит из трех подгрупп. В первую подгруппу вошло четыре вида *Pityogenes chalcographus* L., *Pissodes pini* L., *Ips sexdentatus* Boern. и *Ips acuminatus* Gyll., которые присутствуют в ограниченном числе биотопов, где, однако, часто являются массовыми. Вторая подгруппа, которая довольно близко примыкает к первой, состоит из трех видов (*Hylurgops palliatus* Gyl., *Sirex noctilio* F. и *Pityogenes monacensis* Fuch.), более широко распространенных в биотопах. К этим подгруппам довольно близко примыкает по характеру распространенности златка *Phaenops cianea* F. Второй кластер сложен широко распространенными видами *Tomicus minor* Hart., *Tripodendron lineatum* Ol., *Monochamus galloprovincialis* Ol., *Acanthocinus aedilis* L., *Ragium inquisitor* L., присутствующих во многих биотопах. В отдельный кластер вошли самые массовые виды *Tomicus piniperda* L. и *Pissodes piniphilus* Hrbst.

Таблица 5.1

Показатели распространения основных видов насекомых-ксилобионтов в сосняках Марий Эл

Вид насекомого	Встречаемость (%) на деревьях, ослабленных различными факторами						Диаметр заселенных деревьев, см	
	угнетением	пожаром	«вымочкой»	подсочкой	корневой губкой	смоляным раком	min	max
<i>Tomicus piniperda</i> L.	79	65	87	60	23	80	3	44
<i>Tomicus minor</i> Hart.	51	52	49	45	12	70	6	44
<i>Tripodendron lineatum</i> Ol.	42	16	23	55	4	65	6	44
<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.	24	0,3	9	19	5	20	3	44
<i>Pityogenes monacensis</i> Fuch.	23	11	8	48	5	30	9	40
<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	0	0	10	4	0	0	5	37
<i>Ips acuminatus</i> Gyll.	5	28	1	4	1	0	12	42
<i>Ips sexdentatus</i> Boern.	0,5	23	1	0	0	0	16	39
<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst.	86	11	63	95	89	75	2	44
<i>Pissodes pini</i> L.	1,3	0	3	5	19	0	2	31
<i>Phaenops cianea</i> F.	1,0	2	11	20	24	0	4	40
<i>Monochamus galloprovincialis</i> Ol.	16	54	68	49	49	90	5	44
Прикомлевые усачи*	62	65	67	82	22	30	3	44
<i>Siricidae</i> sp. **	13	0,2	0,4	47	0	30	7	32
Число модельных деревьев, шт.	804	264	220	22	233	20		

* *Acanthocinus aedilis* L. (чаще), *Rhagium inquisitor* L.** *Sirex noctilio* F. (чаще), *Sirex juvencus* L., *Urocerus gigas* L.

Таблица 5.2

Представительство и показатели изменчивости основных видов насекомых-ксилобионтов в гипервыборке

Вид насекомого	Индекс биотопи- ческого присутствия, %	Значение параметров изменчивости встречаемости в гипервыборке (N = 88)					
		M_x	S_x	m_x	C_x	As	E
<i>Tomicus piniperda</i> L.	98,9	70,6	24,9	2,66	35,3	-0,891	0,120
<i>Tomicus minor</i> Hart.	95,5	42,1	28,8	3,07	68,4	0,299	-0,924
<i>Tripodendron lineatum</i> Ol.	83,0	29,2	21,7	2,32	74,5	0,254	-0,976
<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.	54,5	11,0	15,2	1,62	137,4	1,643	2,633
<i>Pityogenes monacensis</i> Fuch.	53,4	13,4	21,9	2,33	163,9	1,911	3,082
<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	3,4	0,9	7,5	0,80	807,7	9,110	84,28
<i>Ips acuminatus</i> Gyll.	30,7	9,2	20,0	2,14	218,8	2,529	5,744
<i>Ips sexdentatus</i> Boern.	28,4	5,4	12,9	1,38	240,0	2,890	7,893
<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst.	86,4	53,6	39,0	4,16	72,8	-0,157	-1,596
<i>Pissodes pini</i> L.	23,9	3,2	9,2	0,98	283,0	4,387	22,41
<i>Phaenops cianea</i> F.	39,8	9,2	19,3	20,6	210,4	3,070	9,894
<i>Monochamus galloprovincialis</i> Ol.	88,6	36,9	30,8	3,28	83,5	2,855	8,363
Прикомлевые усачи	82,9	43,0	34,2	3,65	79,6	0,448	-1,137
<i>Siricidae</i> sp.	25,0	6,6	15,9	1,69	239,0	0,283	-1,293

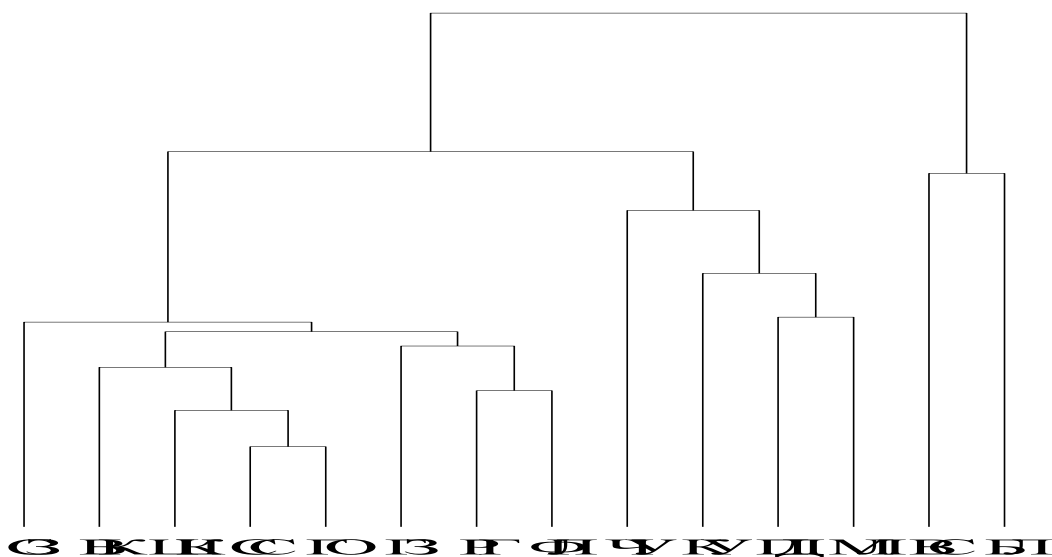


Рис 5.1. Дендрограмма сходства видов насекомых-ксилобионтов по их встречаемости в энтомокомплексах (БЛ - большой сосновый лубоед *Tomicus piniperda* L., МЛ - малый сосновый лубоед *T. minor* Hart., ПД - полосатый древесинник *Tripodendron lineatum* Ol., ФЛ - фиолетовый лубоед *Hylurgops palliatus* Gyll., ГЗ - гравер западный, или мюнхенский *Pityogenes monacensis* Fuch.; ГО - гравер обыкновенный *Pityogenes chalcographus* L.; ВК - вершинный короед *Ips acuminatus* Gyll.; ШК - шестизубчатый короед стенограф *Ips sexdentatus* Boern.; ВС - вершинная сосновая смолевка *Pissodes piniphilus* Hrbst.; СС - стволовая сосновая смолевка *P. pini* L.; СЗ - синяя сосновая златка *Phaenops cianea* F.; РГ - рогахвосты *Sirex noctilio* F., *S. juvencus* L., *Urocerus gigas* L.; ЧУ - черный сосновый усач *Monochamus galloprovincialis* Ol.; КУ - комлевые усачи *Acanthocinus aedilis* L., *Ragium inquisitor* L.)

Распространенность, характер популяционной динамики и ранговое положение организмов в ценозах определяют их биоэкологические качества, сформировавшиеся в процессе длительной эволюции и составляющие экологический портрет вида, который сугубо индивидуален (Раменский, 1971; Реймерс, 1994). Группа насекомых-ксилобионтов, как давно было отмечено исследователями, по своим биоэкологическим качествам довольно неоднородна. Они обладают определенной избирательностью заселения более или менее определенных частей ствола (Ильинский, 1958; Трофимов, Липаткин, 1986), различной активностью и трофической валентностью, проявляющейся в способности каждого вида заселять деревья на определенном этапе их физиологического ослабления. Эти насекомые имеют, как правило, свои специфические сроки лёта имаго и продолжительности жизненного цикла, обладают различными миграционными способностями. Различаются они также по характеру и способу питания в имагинальной и личиночной стадиях развития (Мамаев, 1966, 1977; Катаев, 1983).

Одним из главных биоэкологических качеств насекомых-ксилобионтов, определяющих в некоторой мере все другие их признаки, является активность, выражающаяся в способности каждого вида заселять деревья определенного физиологического состояния (Trägårdth, 1925; Ильинский, 1931, 1958; Вален-

та, 1960; Лурье, 1963, 1965). По этому качеству их принято делить на три группы (Воронцов, 1960; Исаев, Петренко, 1968; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Мозолевская, 1974; Исаев, Гирс, 1975; Катаев, Мозолевская, 1981; Мамаев, 1985):

- 1) способных поселяться и успешно развиваться на здоровых и незначительно ослабленных деревьях;
- 2) поселяющихся только на сильно ослабленных деревьях, свежем валеже и свежезаготовленной древесине;
- 3) заселяющие только мертвые деревья.

Эта классификация, которая слишком груба (большинство видов ксилобионтов, участвующих в первичном разрушении тканей флоэмы и ксилемы, следует отнести, согласно ей, ко второй группе), не вполне удовлетворяет исследователей. Так, А.С. Исаев (Исаев, Петренко, 1968; Исаев, Гирс, 1975) разработал ряды активности насекомых-ксилобионтов лиственницы, в которых каждый вид занимает определенное место (ранг). Этот же методический подход был использован рядом исследователей (Валента, 1977; Катаев, Мозолевская, 1981), которые составили ряды активности стволовых вредителей сосны и ели.

Существующие ряды активности ксилобионтов, однако, довольно условны, поскольку основаны, как отмечает Б.М. Мамаев (1985), не только на фактах, но и в значительной мере на интуиции составивших их исследователей. Так, к примеру, короед-стенограф у В.Т. Валенты занимает в ранговом ряду девятое место, а у О.А. Катаева и Е.Г. Мозолевской - третье. Не может не вызывать возражений очень высокая дробность шкал и закрепление за каждым видом строго определенного места на них – наблюдения показывают, что активность вида может существенно меняться в ту или иную сторону в зависимости от сложившейся экологической обстановки (при избытке кормовой базы ксилобионты резко снижают свою «агрессивность» и не нападают, как правило, на здоровые деревья, а при недостатке – увеличивают). Целесообразно, вероятно, составлять ряды активности ксилобионтов для конкретных регионов и типов ослабления древостоев. В общем же, как нам представляется, шкала активности данных насекомых должна включать пять градаций:

- 1) особо активные виды, первыми заселяющие здоровые и незначительно (обратимо) ослабленные деревья, *никогда* не встречающиеся на свежем валеже и заготовленной древесине;
- 2) виды, способные поселяться в определенных условиях на здоровых деревьях, но находящие оптимальные условия для развития потомства **только** на сильно (необратимо) ослабленных деревьях и свежем валеже, участвующие в сложении как исходных, так и производных экологических группировок ксилобионтов;

3) виды, не способные ни при каких условиях заселять здоровые деревья, развиваясь *только* на необратимо ослабленных и свежем валеже, участвуя в сложении, как правило, производных и окончательных экологических группировок ксилобионтов;

4) абсолютно пассивные виды, поселяющиеся последними на завершающем этапе отмирания деревьев и находящие на них оптимальные условия для своего развития;

5) виды, развивающиеся *только* на мертвых деревьях, старых пнях, валеже, лесоматериалах.

Другим довольно важным качеством насекомых-ксилобионтов, определяющим их распространенность и характер популяционной динамики, является широта трофической ниши, или трофическая валентность вида. По этому качеству их можно условно разбить на три группы: стенотрофы, мезотрофы и эвритрофы. Первые из них способны поселяться и успешно развиваться на кормовых объектах только строго определенного качества (например, на деревьях с белым сочным лубом, выделяющим живицу, или же, наоборот, на кормовых объектах с бурым обводненным лубом). Трофическая ниша мегатрофов очень широка - они могут поселяться и развиваться как на здоровых, так и отмирающих деревьях. Макротрофы занимают промежуточное положение. Схематическое изображение трофических ниш основных видов насекомых-ксилобионтов, развивающихся на сосне, представлено на рис 5.2.

Каждый вид ксилобионта, как известно, предпочитает заселять определенную зону ствола деревьев, метрики которой являются частью общей характеристики его трофической ниши. Существует несколько незначительно различающихся между собой классификаций насекомых этой группы по данному признаку (Trägårdth, 1925; Ильинский, 1931, 1958; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Мозолевская, 1974; Трофимов, 1994). Считаем целесообразным выделить три группы:

1) комлевые виды, поселяющиеся, как правило, только в нижней части ствола под толстой корой деревьев;

2) виды, предпочитающие среднюю часть ствола, но поселяющиеся, в зависимости от типа отмирания дерева и особенностей его строения, как в зоне толстой коры или, наоборот, кроны, включая толстые сучья, так и всего ствола (по доле заселенной боковой поверхности стволов эта группа ксилобионтов обычно доминирует в энтомокомплексе);

3) вершинные виды, поселяющиеся исключительно под тонкой корой верхней части стволов и на ветвях, развивающиеся в условиях быстрого высыхания кормового субстрата.

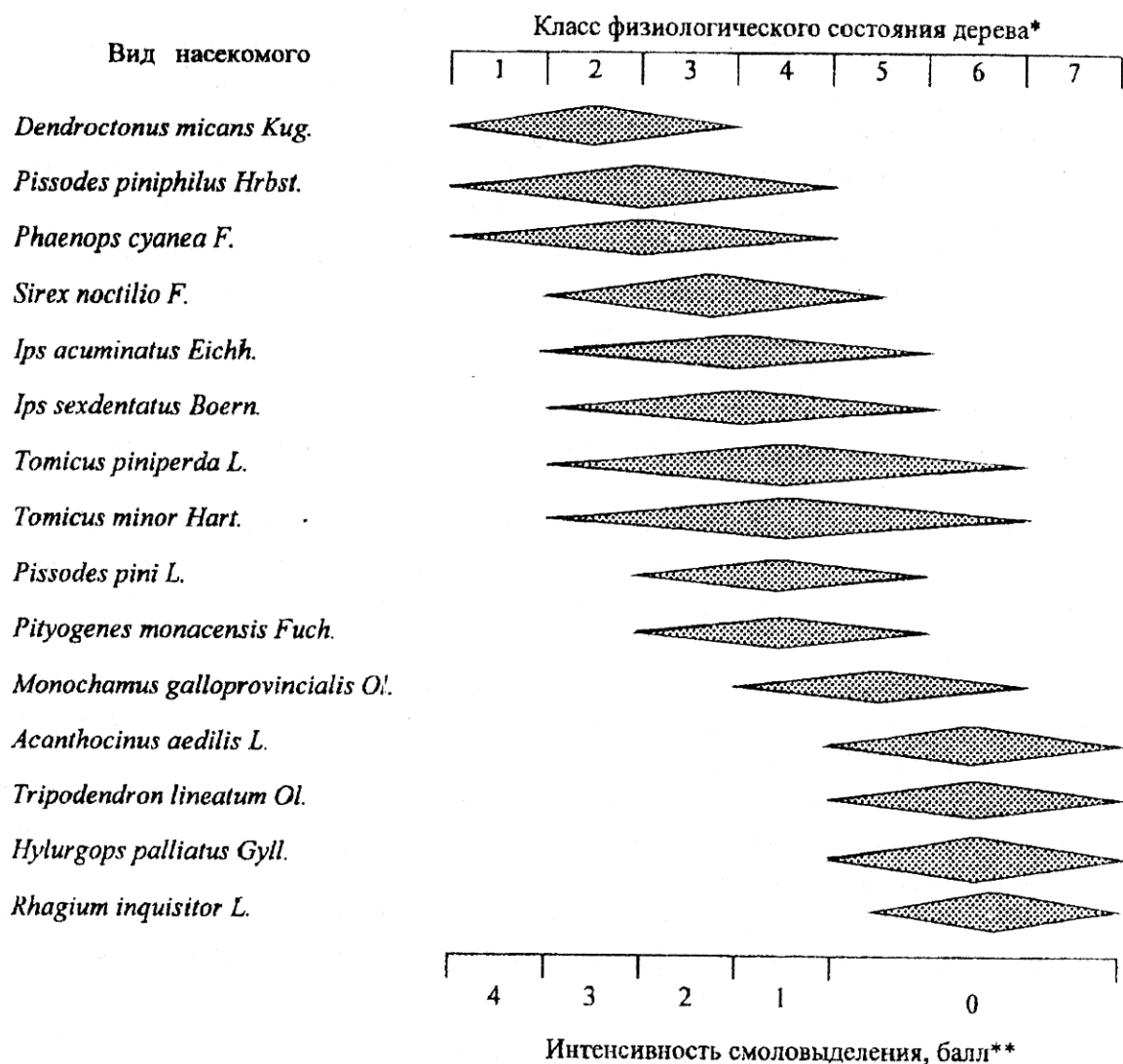


Рис. 5.2. Трофические ниши основных видов насекомых-ксилобионтов, поселяющихся на деревьях сосны:

* - класс физиологического состояния дерева: 1- здоровое, 2 – незначительно ослабленное, 3 – ослабленное, имеющее шансы на восстановление жизнеспособности, 4 – необратимо ослабленное, 5 – отмирающее, имеющее луб розовато-палевого цвета, 6 – отмирающее с бурящим лубом, 7 – отмирающее с бурым влажным лубом;

** интенсивность смоловыделения по П.А. Положенцеву: 4 балла – живица вытекает из раны, 3 балла – площадь раны заполнена живицей на 1/2...1/3 часть, 2 балла – точки живицы слились между собой, 1 балл – живица выделилась в виде отдельных точек, 0 – живица не выделилась.

В характеристику трофической ниши ксилобионтов необходимо также включить такие качества, как тип и место питания имаго, вид диеты (кормового субстрата) личинок и глубину их проникновения в древесину (объем кормового пространства). По типу и месту питания имаго их можно разделить на три группы: 1) питание отсутствует, 2) проходит под корой деревьев в местах рождения; 3) проходит вне мест рождения. У личинок этих насекомых, как было установлено Б.М. Мамаевым (1977), наблюдается пять типов питания. Для целей экологической классификации предложенную им шкалу целесообразно, на наш взгляд, несколько изменить и выделить по виду используемого кормового субстрата шесть типов их питания:

1) флоэмный - личинки питаются в течение всей своей жизни только лубяными тканями деревьев;

2) флоэмно-ксилемный - личинки питаются вначале флоэмой, а затем уходят в древесину;

3) флоэмно-мицельный - личинки питаются на первых порах лубом, а затем уходят в древесину, употребляя в пищу в основном мицелий деревоокрашивающих грибов, заносимых взрослыми насекомыми развивающихся на стенках ходов;

4) мицельный - на протяжении всей жизни личинки обитают в древесине, питаясь только мицелием деревоокрашивающих грибов (амброзийная ксиломицетофагия, по Б.М. Мамаеву);

5) ксилемно-мицельный - личинки питаются древесиной, пронизанной мицелием грибов и определенным образом ими разрушенной (деструктивная ксиломицетофагия, по Б.М. Мамаеву);

6) сапрофильный - личинки питаются древесиной, сильно разрушенной грибами (сукцессия грибов в древесине уже близка к завершению, обильны остатки отмершего мицелия грибов).

Удачная классификация ксилобионтов по глубине проникновения их личинок в древесину, которая может без каких-либо изменений быть использованной для экологической характеристики видов, предложена Е.Г. Мозолевской (1974). Ею выделено три группы видов: 1) вызывающие поверхностную червоточину глубиной до 1 см, 2) обитающие в заболони и никогда не заходящие в ядровую древесину; 3) пронизывающие ходами заболонь и ядро.

К числу биоэкологических качеств вида следует отнести характер его семейных отношений. Насекомых-ксилобионтов по этому признаку, экологическое значение которого, как и всех других качеств, - повышение успешности выживаемости вида в типичных для него условиях среды, можно разбить на три группы: 1) виды, у которых семья, как таковая, полностью отсутствует («свободные браки»), 2) моногамы, 3) полигамы.

«Свободные браки» имеют экологическое преимущество над другими формами организации семейных отношений в тех случаях, когда объем кормовой базы вида достаточно велик и доступные для поселения ксилобионтов деревья размещены в насаждении диффузно. При недостатке доступной пищи и агреги-

рованном размещении кормовых объектов в лесу, что усложняет их поиск, более выгоден для выживания популяции полигамный вид организации семьи, который наблюдается практически у всех видов собственно короедов. Их самцы, первыми основывающие поселения, имеют способность к выработке особых химических сигнальных веществ, называемых агрегационными феромонами, благодаря которым на благоприятные кормовые объекты слетается масса особей обоих полов. Роль вновь прилетевших самцов заключается при этом в усилении эффекта привлекательности объекта, а самок - в откладке на нем яиц и увеличении численности популяции.

Одним из показателей, в определенной мере связанным с типом семейных отношений насекомых-ксилобионтов и определяющим характер их развития на кормовых объектах, является тип размещения яйцекладок. По этому признаку можно выделить четыре их типа:

- 1) рассеянно-одиночные кладки в пределах определенной части ствола по одному, реже два яйца;
- 2) диффузно-групповые кладки по 3-9 яиц;
- 3) агрегированные кладки кучками по 20-300 яиц и небольшом числе кучек на одно дерево;
- 4) массово-семейные кладки по 10-100 яиц в специальные камеры, расположенные в стенках маточных ходов;

Для усачей, златок, долгоносиков-смолевков, рогахвостов, бабочек-стеклянниц и некоторых видов древоточцев, откладывающих яйца поодиночке или небольшими рассеянными группами, характерно полное отсутствие внутривидовой конкуренции за пищу или наличие ее только при очень высокой плотности поселения. Регулирующая роль этого фактора в динамике их численности, следовательно, незначительна. Активные виды ксилобионтов этой группы преодолевают резистентность жизнеспособных деревьев благодаря не столько массовости нападения, сколько устойчивости к токсическому и механическому воздействию живицы или соков.

Массово-семейные кладки, свойственные короедам, являются необходимым условием преодоления защитного барьера за счет большого числа плотно поселившихся особей. Это качество, направленное в общем-то на повышение успешности выживания популяции, приводит, однако, к обострению во многих случаях внутривидовой конкуренции, которая становится главнейшим фактором регуляции их численности.

Агрегированные кладки при небольшом их числе на дереве, производимые в частности лубоедом-дендроктоном *Dendroctonus micas* Kug. и древоточцем пахучим *Cossus cossus* L., являются наиболее удачным адаптивным качеством, обеспечивающим успешность преодоления резистентности заселяемых деревьев и не приводящим к обострению конкурентной борьбы личинок за пищу, качество которой никогда не выступает для данных видов лимитирующим фактором.

Характеристика экологической ниши насекомых-ксилобионтов, представляющей собой как и у всех видов многомерное гиперпространство (Одум, 1975), будет неполной без временной компоненты, описываемой количественно рядом параметров, к числу которых относится продолжительность жизненного цикла вида, время начала лёта и степень его растянутости. Ясно, что виды с небольшой продолжительностью жизненного цикла, способные в течение одного года давать несколько последовательных и так называемых сестринских поколений, быстро наращивают численность при резком увеличении объема кормовой базы. Виды же с длительным жизненным циклом, свойственным, как правило, крупным насекомым, относящимся к наиболее древним и примитивным родам (Бей-Биенко, 1980), не способны к этому. Ксилобионтов можно разделить по данному признаку на четыре группы:

- 1) поливольтинные виды, способные в течение года давать несколько основных и сестринских поколений;
- 2) моновольтинные виды, завершающие свое развитие в течение одного вегетационного периода;
- 3) виды, имаго у которых появляются и завершают половое развитие в следующем после заселения календарном году, обязательно проходя зимовку на одной из преимагинальных фаз;
- 4) виды с 2-3-летней генерацией.

По времени начала лёта выделяют обычно 2-3 фенологические группы (Ильинский, 1958; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Катаев, Мозолевская, 1981; Мамаев, 1985):

- 1) весенняя, представители которой начинают заселять кормовые объекты в апреле - первой половине мая;
- 2) раннелетняя, формирующаяся во второй половине мая - июне;
- 3) позднелетняя, которая складывается в июле-августе.

Эти сроки, естественно, могут несколько сдвигаться в ту или иную сторону в зависимости от погодных условий года и географического положения региона, в результате чего границы между фенологическими группами видов становятся размытыми. Многие виды, кроме того, обладают довольно растянутым летом, по продолжительности которого ксилобионтов можно условно разделить на три группы: 1) лёт не более 10 дней, 2) не более одного месяца, 3) 1,5...2 месяца.

Каждое из описанных биоэкологических качеств характеризует лишь одну из сторон поведения организма, не отражая всей сложности и многогранности путей адаптации к среде обитания, и в отрыве от других непригодно для сравнительной оценки степени экологического сходства видов и познания эволюции адаптации их к среде обитания. Для этой цели необходимо использовать всю совокупность качеств, которые составляют сугубо индивидуальный биоэкологический портрет вида (табл. 5.3). По степени их сходства, как показал кластерный анализ (рис 5.3), насекомые-ксилобионты

Таблица 5.3

Биоэкологический портрет насекомых-ксилобионтов, развивающихся на сосне в условиях Республики Марий Эл

№ п/п	Биоэкологический признак	Условное числовое значение признака у разных видов*														
		ЛД	БЛ	МЛ	ПД	ФЛ	ГЗ	ГО	ВК	ШК	ВС	СС	СЗ	РГ	ЧУ	КУ
1	Активность	1	2	2	3	4	2	3	2	2	2	2	2	2	3	4
2	Трофическая валентность	1	3	3	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1
3	Заселяемая часть ствола	1	1	2	1	1	3	2	3	1	2	1	1	1	2	1
4	Тип питания имаго	2	3	3	2	3	2	2	2	2	3	3	1	1	3	3
5	Тип питания личинок	1	1	3	4	1	1	1	1	1	1	1	1	5	2	1
6	Глубина проникновения ходов в древесину	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1
7	Тип семейных отношений	2	2	2	2	2	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1
8	Тип яйцекладок	3	4	4	4	4	4	4	4	4	2	2	1	1	1	1
9	Продолжительность жизненного цикла	4	2	2	2	2	2	2	1	1	3	3	3	4	3	2
10	Время начала лёта	2	1	1	1	1	3	2	1	1	2	2	3	3	3	1
11	Продолжительность лёта	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	3	3	3	2

* ЛД - лубоед-дендроктон *Dendroctonus micans* Kug., БЛ - большой сосновый лубоед *Tomicus piniperda* L., МЛ - малый сосновый лубоед *T. minor* Hart., ПД - полосатый древесинник *Tripodendron lineatum* Ol., ФЛ - фиолетовый лубоед *Hylurgops palliatus* Gyll., ГЗ - гравер западный, или мюнхенский *Pityogenes monacensis* Fuch.; ГО - гравер обыкновенный *Pityogenes chalcographus* L.; ВК - вершинный короед *Ips acuminatus* Gyll.; ШК - шестизубчатый короед стенограф *Ips sexdentatus* Boern.; ВС - вершинная сосновая смолевка *Pissodes piniphilus* Hrbst.; СС - стволовая сосновая смолевка *P. pini* L.; СЗ - синяя сосновая златка *Phaenops cianea* F.; РГ - рогахвосты *Sirex noctilio* F., *S. juvenis* L., *Urocerus gigas* L.; ЧУ - черный сосновый усач *Monochamus galloprovincialis* Ol.; КУ - комлевые усачи *Acanthocinus aedilis* L., *Ragium inquisitor* L.

объединяются в ряд групп. В первый кластер, состоящий из двух подгрупп, вошли четыре вида кородея-полигама: *Ips sexdentatus* Boern., *Ips acuminatus* Gyll., *Pityogenes chalcographus* L. и *P. monacensis* Fuch. Во второй кластер, примыкающий к первому и состоящий из трех подгрупп, вошло пять видов, четыре из которых также являются представителями подсемейства *Ipidae*. Все эти виды встречаются в энтомокомплексах чаще чем другие совместно. В третий кластер, далеко отстоящий от первых двух и являющийся самым представительным, вошло шесть видов, которых объединяет тип семейных отношений и кладки яиц, время начала лёта, продолжительность жизненного цикла, трофическая валентность и активность (по последнему качеству из этой группы выделяются *Dendtoctonus micans* Kug. и *Monochamus galloprovincialis* Ol.).

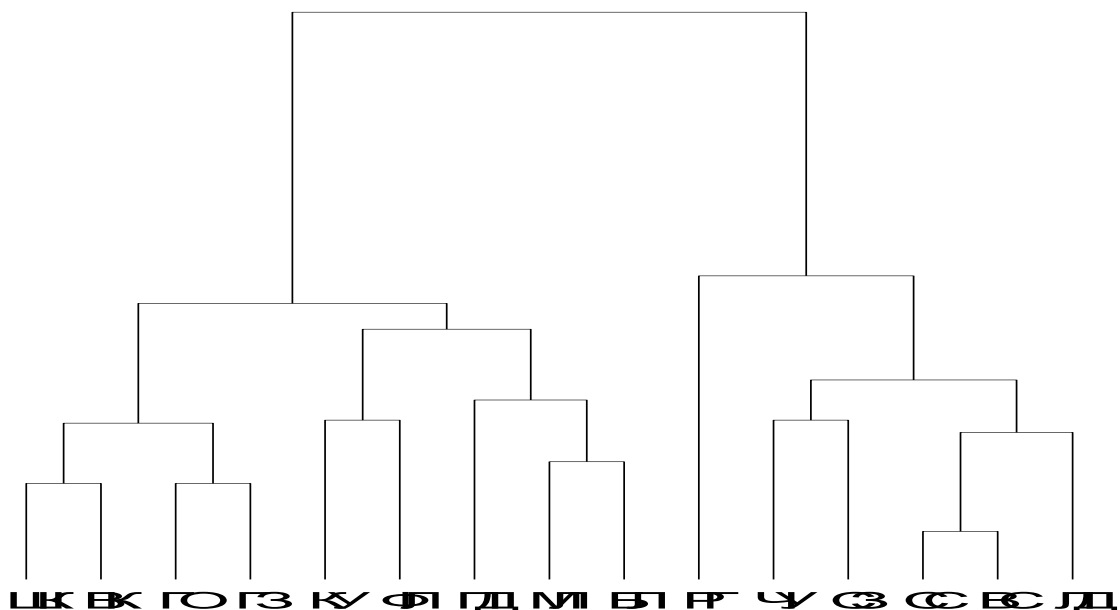


Рис 5.3. Дендрограмма сходства видов насекомых-ксилобионтов по их биоэкологическим портретам (условные обозначения те же, что и на рис 5.1).

Каждый вид насекомого-ксилобионта занимает, исходя из биоэкологических качеств, казалось бы сугубо индивидуальную филогенетически обретенную экологическую нишу, заселяя деревья на определенном этапе их физиологического ослабления, не оказывая при этом влияния на успешность развития других видов и не испытывая на себе воздействия с их стороны. На самом деле это не так. Рядом исследователей (Катаев, Мозолевская, 1981; Катаев, 1983) показано, что взаимоотношения между ксилобионтами отличаются сложностью и многообразием. Первопоселенцы, в качестве которых, исходя из характера, силы и, главное, времени воздействия ослабляющего дерева фактора, а также общей экологической обстановки, могут выступать различные виды (Trägårdth, 1925; Ильинский, 1931, 1958; Валента, 1960), подавляя резистентность заселяемых кормовых объектов,

создают, как правило, предпосылки для успешного поселения других менее активных насекомых-ксилобионтов, определяя закономерности формирования энтомокомплексов. Они, в то же время, частично перехватывают, за счет перекрытия потенциальных районов поселения, пищу у них и видов, обладающих высокой активностью, но летающих несколько позднее. Подобные взаимоотношения складываются, к примеру, между *Tomicus piniperda* L., *Ips sexdentatus* Boern., *Phaenops cianea* F. и *Sirex noctilio* F., поселяющимися в комлевой части стволов под толстой корой деревьев, и *Tomicus piniperda* L., *Ips acuminatus* Gyll., *Pissodes piniphilus* Hrbst., предпочитающими зону тонкой коры.

Установлено также, что агрегационные феромоны короедов являются в большинстве случаев репеллентами для конкурирующих видов (Wood, 1982), а нападение ксилобионтов вызывает ответную защитную реакцию у деревьев (Рожков, 1981), резистентность которых при этом сначала быстро возрастает и у ослабленных особей может достичь уровня, свойственного здоровым растениям. Затем она обычно спадает ниже исходной отметки, после чего медленно возвращается к первоначальному или близкому к нему состоянию. Возникает своеобразная затухающая волна стрессового возбуждения, мощность которой убывает по мере ослабления дерева, сходя постепенно на нет. Поселение на дереве вида-пионера, таким образом, приводит к своего рода кратковременной блокаде кормового объекта от возможных посягательств некоторых видов.

Увеличение же активности поздно летающих видов, возникшее в результате благоприятного стечения обстоятельств, отражается на следующий год на состоянии популяций рано летающих видов через изменение состояния их кормовой базы. Так, *Phaenops cianea* F., а также сестринское или второе поколение *Ips sexdentatus* Boern., летающие позднее *Tomicus piniperda* L., но не уступающие ему в агрессивности, в ряде случаев перехватывают у него кормовые ресурсы, на которые он мог бы рассчитывать в следующем году. То же самое делают *Ips acuminatus* Gyll. и *Pissodes piniphilus* Hrbst. по отношению к *Tomicus minor* Hart., а *Sirex noctilio* F. по отношению к *Tomicus piniperda* L., *Ips sexdentatus* Boern. и *Phaenops cianea* F.

Активная конкуренция за кормовые ресурсы происходит при этом не только между видами, поселяющимися в сходных, но и различных зонах ствола. Отмечено, к примеру (Trägårdth, 1925; Ильинский, 1931, 1958; Демаков, 1998), что на деревьях, заселенных *Pissodes piniphilus* Hrbst., формирование производных и окончательных экологических группировок ксилобионтов происходит в основном лишь на следующий год. В их составе никогда не принимают участия *Ips sexdentatus* Boern. и *Phaenops cianea* F., а потомство

Tomicus piniperda L. и *T. minor* Hart. развивается плохо из-за низкого качества пищи. При отсутствии в биотопах *Pissodes piniphilus* картина совершенно изменяется.

Между членами ксилобионтного энтомокомплекса, таким образом, происходит постоянная и жесткая конкурентная борьба за кормовые ресурсы, а не мирное сосуществование на основе принципа освоения сугубо индивидуальных неперекрывающихся экологических ниш. Этот принцип, вытекающий из представления о «скользящей» (ступенчатой) потере устойчивости деревьев и последовательном заселении ствола разными видами ксилобионтов (Исаев, Петренко, 1968; Исаев, Гирс, 1975), носит частный, а не всеобщий характер. Дело в том, что у деревьев гибель части некоторых органов или нарушение нормального течения физиологических процессов в них не отражаются во многих случаях на состоянии других органов или организма в целом (Крамер, Козловский, 1962). Резистентность тканей на участках ствола, заселяемых ксилобионтами в разное время, часто оказывается, исходя из этого, одинаковой. Иногда же, в зависимости от типа ослабления и заселения дерева, она может быть более высокой на участке ствола, заселенном позднее.

Структура ксилобионтных энтомокомплексов, исходя из принципа мирного сосуществования видов, последовательно друг за другом осваивающих доступные кормовые ресурсы, и неизменности их биоэкологических качеств, должна быть достаточно стабильной. Этого в природе не наблюдается – ранговое положение каждого вида по его обилию, как и численное значение встречаемости, соответствующее определенному рангу обилия, изменяется в довольно широких пределах (табл. 5.4, 5.5). По степени сходства характера рангового распределения, как показала кластеризация, насекомые-ксилобионты объединяются в ряд групп (рис 5.4), отличающихся по своему составу от групп, объединенных по встречаемости в энтомокомплексах, а особенно по степени сходства биоэкологических портретов. В первый наиболее крупный кластер вошло восемь видов, различающихся по активности, но занимающих в биотопических энтомокомплексах, как правило, самое низкое ранговое положение по встречаемости (их обилие составляет в среднем 6,04...7,50 балла). Второй кластер, тесно примыкающий к первому, включает четыре вида, занимающих в большинстве случаев довольно высокое ранговое положение, составляющее в среднем 3,89...5,15 балла. Третий кластер, самый малочисленный и стоящий особняком, состоит всего из двух видов: большого соснового лубоеда и вершинной смолевки, которые имеют высокую активность, часто являются первопоселенцами и занимают в основном высокое ранговое положение.

Таблица 5.4

Частотное распределение рангового положения основных видов насекомых в ксилобионтных энтомокомплексах

Вид насекомого*	Число встреч вида (%) в разных рангах обилия (N = 88)										Статистики		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	>9	M _x	S _x	m _x
<i>Tomicus piniperda</i> L.	26	35	15	12	8	3					2,49	1,37	0,15
<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst.	42	14	6	9	6		8	8			2,90	2,41	0,26
Прикомлевые усачи**	3	18	21	23	14	14	3	2			3,89	1,58	0,17
<i>Tomicus minor</i> Hart.	6	5	14	18	23	17	6	3	3		4,65	1,85	0,20
<i>Monochamus galloprovincialis</i> Ol.	11	14	11	9	11	11	12	17	3		4,83	2,50	0,27
<i>Tripodendron lineatum</i> Ol.		5	6	17	23	17	6	5	3		5,15	1,63	0,17
<i>Ips acuminatus</i> Gyll.	5	3	3	3	2	5	5	3	2	10	6,04	3,28	0,35
<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.			8	5	6	9	12	8	9	2	6,39	2,03	0,22
<i>Phaenops cianea</i> F.	3	2	2	3		2	8	8	3	4	6,59	2,89	0,31
<i>Pityogenes chalcographus</i> L.			2				2			2	6,67	3,51	0,37
<i>Siricidae</i> sp. ***		2	5		2	5	6	3	2	6	6,79	2,74	0,29
<i>Pityogenes monacensis</i> Fuch.		2	5		3	15	15	9	9	4	6,85	1,93	0,21
<i>Ips sexdentatus</i> Boern.	2	2		3	3		3	3	2	8	7,06	3,26	0,35
<i>Pissodes pini</i> L.		2	5		2		5	3	8	8	7,50	2,84	0,30

* В порядке убывания рангового положения, занимаемого в энтомокомплексах

** *Acanthocinus aedilis* L. (чаще), *Rhagium inquisitor* L.

*** *Sirex noctilio* F. (чаще), *Sirex juvencus* L., *Urocerus gigas* L.

Статистика значений встречаемости насекомых-ксилобионтов, занимающих в биотопических энтомокомплексах первые девять рангов по обилию

Параметры	Значение встречаемости (%) в различных рангах обилия (N = 88)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Среднее значение	87,5	71,3	59,6	46,0	33,4	23,0	9,5	7,0	4,9
Ошибка среднего	1,7	2,4	2,5	2,5	2,2	1,8	1,6	1,3	1,1
Максимум	100	100	90	80	70	60	50	40	30
Минимум	38	20	14	0	0	0	0	0	0

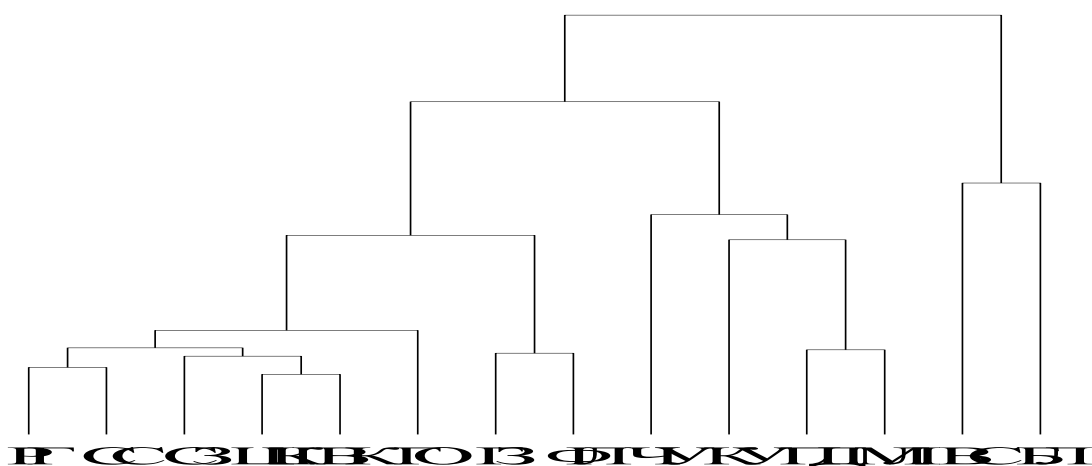


Рис 5.4. Дендрограмма сходства видов насекомых-ксилобионтов по их ранговому положению в энтомокомплексах (условные обозначения те же, что и на рис 5.1).

Какие же факторы определяют изменчивость структуры комплексов насекомых-ксилобионтов и рангового положения видов в них? Почему в состав энтомокомплексов входят виды, конкурирующие практически за один и тот же ресурс и не вытесняющие, согласно правилу Гаузе, друг друга? Почему обилие вида не связано со степенью его активности?

Анализ литературы (Koch, 1974; Armstrong, McGehee, 1976; Caswell, 1978; Grenny, Bella, Curl, 1978; Hsu, Humbell, Waltman, 1978; Ковров, Черепанов, 1979; Абросов, Ковров, Черепанов, 1982; Абросов, Елгин, 1982), что основным фактором, определяющим структуру сообществ и вызывающим ее перестройку, является изменчивость среды обитания (изменчивость порождает изменчивость). Доказано, что в периодически изменяющейся среде, при определенном соотношении частоты и амплитуды колебаний, возможно сосуществование нескольких видов, конкурирующих за один ресурс. Необходимо, однако, чтобы

для каждого вида существовал определенный временной интервал, на котором он имеет конкурентное преимущество перед другими видами. Если же внешние возмущения параметров системы достаточно часты или имеют очень большую амплитуду, то видовое разнообразие уменьшается или сообщество, как таковое, вообще не может существовать (Menge, Sutherland, 1976). Другая причина изменчивости структуры сообществ и устойчивого сосуществования нескольких видов, конкурирующих за один ресурс, как показывают исследования (Levin, 1976; Mimura, Kawasaki, 1980; Shigesada, 1980; Абросов, Ковров, Черепанов, 1982), - пространственная гетерогенность реальных биогеоценозов (среда обитания организмов и структура сообществ в разных точках пространства практически всегда различны). В условиях изменчивой среды повышается вероятность проявления преимущества одного вида над другим по тому или иному биоэкологическому качеству. Устойчивое сосуществование популяций различных видов насекомых-ксилобионтов поддерживается, таким образом, благодаря пространственно-временной гетерогенности среды их обитания (состояния, главным образом, кормовой базы, т.к. пища для многих из них является лимитирующим ресурсом).

Нестабильность видовой и ранговой структуры энтомокомплексов есть форма их адаптации к непостоянству среды, выработанная эволюционно и закрепленная в стратегии жизненного поведения (высокие миграционные способности, совершенная система хеморецепции и хемосигнализации, трофическая пластичность, взаимодополняемость и взаимозаменяемость видов, то есть их экологическое дублирование, обеспечивающее необходимую избыточность элементов в системе), позволяющая насекомым-ксилобионтам не только сохраняться, но и даже процветать в природе, поддерживая оптимальную видовую структуру, соответствующую сложившейся экологической обстановке в конкретной пространственно-временной точке. На ландшафтном уровне организации, т. е. в пределах достаточно больших лесных массивов, ксилобионтные энтомокомплексы обладают высокой структурной организованностью и пространственно-временной целостностью, т.е. всеми чертами истинных сообществ, представляя собой особую форму эфемероидных паразитоценозов (Демаков, 1997), постоянно присутствующих в экосистемах и устойчиво функционирующих в течение неограниченно долгого времени.

5.2.2. Оценка информативности параметров состояния популяций насекомых-ксилобионтов

Объективная оценка роли ксилобионтных насекомых в лесных экосистемах и причин изменения численности их популяций возможна лишь на основе анализа пространственно-временной динамики значений определенных показателей, характеризующих состояние энтомокомплексов как количественно (меры обилия), так и качественно (меры состояния). В практике лесозащиты и иссле-

довательской работе для оценки состояния насекомых-ксилобионтов используют большое число популяционных показателей (Ильинский, 1928; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Наставление ... 1975; Исаев, Гирс, 1975; Катаев, 1980, 1983; Катаев, Мозолевская, 1981; Мозолевская, 1983 а, б; Мозолевская, Катаев, Соколова, 1984; Мозолевская, Лебедева, 1986), в отношении биологической и градологической значимости которых в среде ученых нет пока единого мнения (Бородин, 1976; Мозолевская, 1985; Маслов, Матусевич, 1986; Липаткин, 1987; Матусевич, 1994). Чрезмерно большое число параметров, которыми можно описать систему, часто не только не способствует повышению глубины анализа, а, наоборот, как показывает опыт, затрудняет и усложняет его, приводит к возрастанию учетных и камеральных работ (избыток информации также вреден для ее потребителя, как и недостаток). Требуется определенное усилие, чтобы выделить необходимый минимум показателей, который достаточно полно отражает состояние популяций организмов и среды их обитания.

Противоречия в оценке информативности отдельных показателей, встречающиеся в литературе, объясняются, на наш взгляд, различиями поставленных целей, основными из которых являются:

- 1) оценка состояния жизнеспособности древостоев,
- 2) оценка состояния популяций насекомых-ксилобионтов и анализ факторов динамики их численности;
- 3) оценка роли насекомых-ксилобионтов в процессе отпада деревьев.

Выбор цели, как отмечалось в разделе 2.3.1, является необходимым условием оценки информативности показателей (известный методологический принцип, названный "бритвой Оккама", гласит, что не нужно добиваться результата методами, более сложными, чем того требует поставленная **цель**). Широкое использование в практике мониторинга состояния лесных экосистем популяционных показателей насекомых-ксилобионтов невозможно также без выяснения их семантического (смыслового) значения и наличия соответствующих нормировочных шкал, которые должны являться составной частью лесоэкологических стандартов, но пока отсутствуют. Все это свидетельствует о назревшей потребности проведения своеобразной ревизии показателей состояния комплексов данной группы лесных насекомых, необходимости их сравнительной оценки и информативной значимости.

Следует также отметить, что при высокой трудоемкости методов количественного учета насекомых-ксилобионтов (Головянко, 1926; Наставление ..., 1975; Трофимов, 1978, 1979; Рахов, Рахова, 1981; Временные рекомендации ..., 1982; Трофимов, Благовидов, Липаткин, 1982; Демаков, 1988, 1989) и большой изменчивости структуры энтомокомплексов крайне сложно получить полную и в тоже время оперативную информацию о состоянии популяций не только всех, но и даже массовых видов, которую можно было бы использовать для целей ле-

созвонического мониторинга. Решить эту задачу можно только путем минимизации до разумного предела числа поднадзорных индикаторных видов. Анализ биоэкологических качеств насекомых-ксилобионтов, выполненный в предыдущем разделе, показал, что всем необходимым для данной цели требованиям (Трофимов, 1990) больше всего отвечают два вида - *Tomicus piniperda* L. и *T. minor* Hart., которые являются классическими и наиболее изученными объектами лесной энтомологии (Кеппен, 1882; Escherich, 1923; Яцентковский, 1924, 1925, 1931; Грезе, 1926; Коротнев, 1926; Руднев, 1926; Ильинский, 1928; Старк, 1931, 1952; Schwerdtfeger, 1957; Панышин, 1963, 1964; Toko, Landgraf, 1979; Мозолевская, 1983; Липаткин, 1985; Демаков, 1986, 1990; Шалибашвили, 1987; Трофимов, Липаткин, 1988; Sanvord, 1989). Они имеют обширный ареал и широкую экологическую нишу, встречаясь почти во всех биотопах и заселяя деревья различного физиологического состояния, размера и положения (стоячие и лежащие). Их маточные ходы имеют простую форму, исключающую ошибку определения неспециалистом, хорошо отпечатываются на древесине и сохраняются несколько лет, позволяя проводить ретроспективную оценку динамики состояния популяций.

Достаточно исчерпывающее описание популяций организмов, позволяющее сделать объективные выводы и дать надежный прогноз на будущее, должно включать, как известно (Коли, 1979; Мозолевская, 1982, 1983; Катаев, 1983), определенный набор параметров, характеризующих как количественное, так и качественное их состояние. Количественную сторону популяций сосновых лубоедов, которые являются идеальными биоиндикаторами состояния сосняков в пределах лесной зоны европейской части России, отражают следующие показатели:

- 1) численность жуков родительского поколения, поселившихся на дереве (шт.) и в биотопе (шт./га);
- 2) численность жуков молодого поколения, вылетевших с одного дерева (шт.) и завершивших развитие в биотопе (шт./га);
- 3) площадь поверхности луба, заселенная видом на дереве (m^2) и в биотопе ($m^2/га$).

Для оценки жизнеспособности древостоев с помощью данных параметров и составления соответствующих нормировочных шкал необходимо, прежде всего, изучить закономерности и пределы изменения их величины в пространстве и времени. Довольно глубокие исследования этого вопроса проведены коллективом кафедры экологии и защиты леса МГУЛ (Мозолевская, 1979, 1982, 1983; Мозолевская, Лебедева, Галасьева, 1979; Мозолевская, Галасьева, Лебедева, 1981; Липаткин, 1985; Трофимов, Липаткин, 1988, 1989). Нами было установлено, что численность сосновых лубоедов в биотопах и заселенная ими площадь поверхности стволов изменяются в очень больших пределах под действи-

ем целого комплекса факторов, основными из которых являются величина текущего отпада деревьев и их размер. Эти переменные, в свою очередь, определяются густотой, возрастом и бонитетом древостоя. Следовательно, имея в распоряжении математические модели изменения всех переменных, а также сведения о встречаемости и экологической плотности видов, можно оценить значения величин показателей, характерные для здоровых сомкнутых древостоев, которые могут быть приняты в качестве экологических эталонов. Расчеты, проведенные по данным В.Н. Трофимова и В.А. Липаткина (1989), показали, что для аппроксимации возрастного тренда верхнего предела численности жуков родительского поколения лубоедов (Y , тыс. шт./га), развивающихся в этих условиях, лучше всего подходит функция $Y = a \cdot [1 - \exp(-b \cdot t)]^c \cdot \exp(-b \cdot t)$, параметры которой приведены в табл. 5.6.

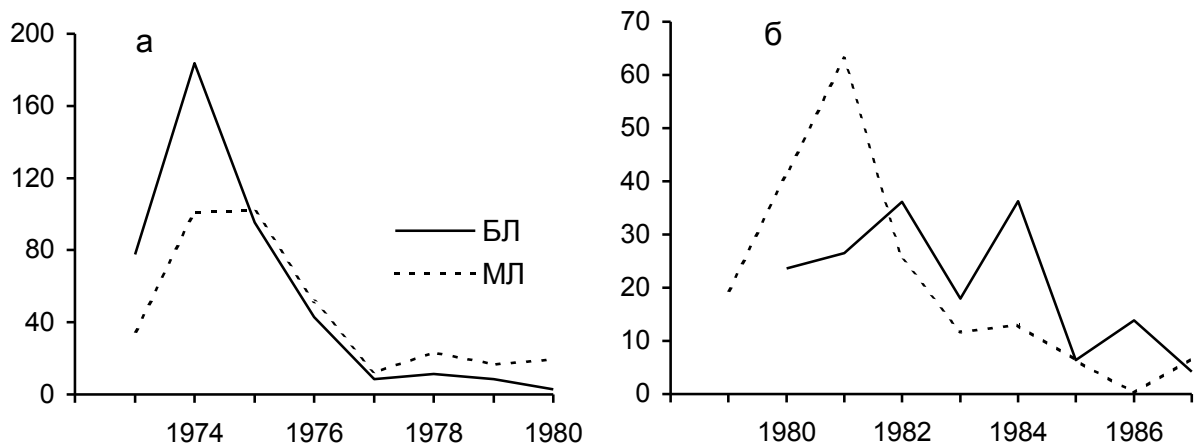
Таблица 5.6

Параметры математической модели возрастного тренда верхнего предела численности жуков родительского поколения сосновых лубоедов в здоровых сомкнутых древостоях разной производительности

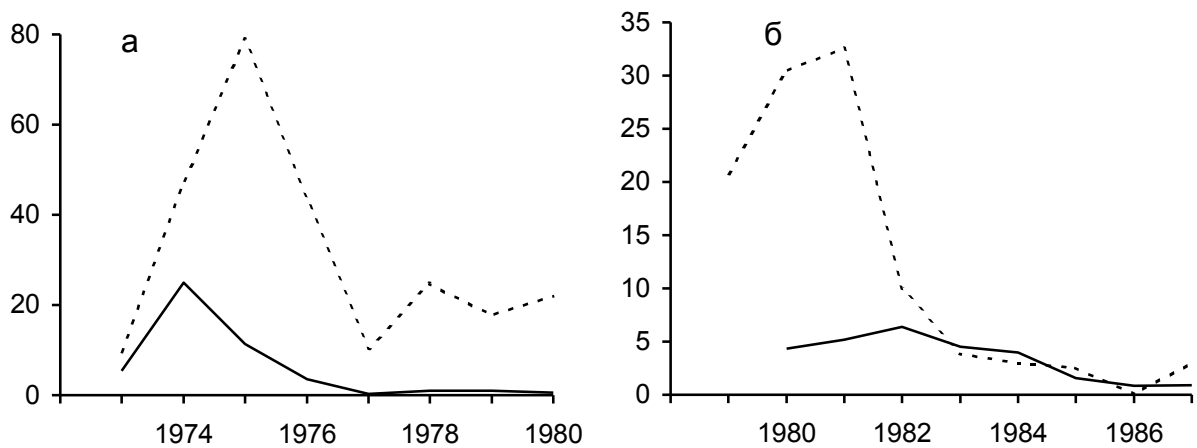
Вид лубоеда	Класс бонитета	Значение параметров модели $Y = a \cdot [1 - \exp(-b \cdot t)]^c \cdot \exp(-b \cdot t)$			
		a	b	c	R ²
<i>T. piniperda</i> L.	I	60	$3,421 \cdot 10^{-2}$	4,493	0,988
<i>T. minor</i> Hart.	I	2302	$3,344 \cdot 10^{-2}$	13,231	0,992
То же	II	2058	$3,244 \cdot 10^{-2}$	14,520	0,992
- « -	IV	643	$2,747 \cdot 10^{-2}$	13,073	0,975
- « -	V	388	$3,432 \cdot 10^{-2}$	25,580	0,986

Проведенные нами исследования показали, что параметры количественного состояния популяций сосновых лубоедов позволяют четко выделять фазы градиционного цикла в большинстве очагов их массового размножения (рис 5.5), однако для оценки жизнеспособности и устойчивости древостоев в отрыве от параметров качественного состояния они мало пригодны. Оказалось, что их значения в здоровых и ослабленных сосняках значительно перекрываются между собой (табл. 5.7), не отражают реального баланса системы «ресурс-потребитель» и исключают возможность однозначной оценки. Большим недостатком показателей является высокая вариабельность их значений ($C_x = 70 \dots 120\%$), зависящая от многих стохастически изменяющихся факторов и требующая, в результате этого, большого объема выборки для получения достоверных результатов. Данные показатели целесообразно, на наш взгляд, использовать лишь в научно-исследовательской работе при изучении факторов динамики численности ксилобионтов и точного выделения фаз очагов их массового размножения.

Ордината - заселенная площадь поверхности стволов деревьев, $m^2/га$



Ордината - численность жуков родительского поколения, тыс. шт./га



Ордината - численность жуков молодого поколения, тыс. шт./га

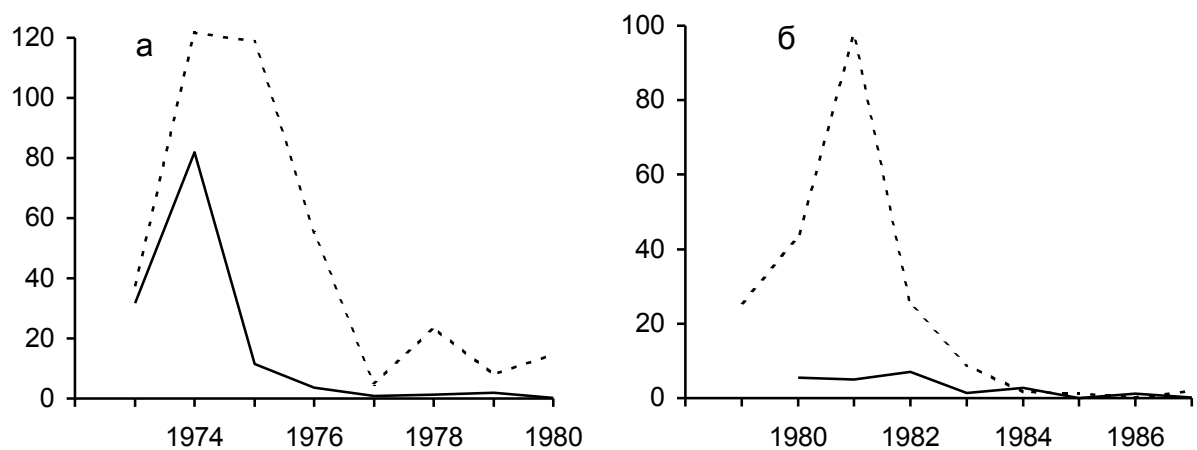


Рис 5.5. Динамика показателей количественного состояния популяций сосновых лубоедов в различных очагах их размножения (а - гарь 1972 года, б - древостои, ослабленные действием избыточного увлажнения).

**Динамика показателей количественного состояния популяций
лубоедов в загущенных сосняках брусничниковых**

Год	Значение популяционных параметров сосновых лубоедов*					
	<i>Tomicus piniperda</i> L.			<i>Tomicus minor</i> Hart.		
	S _{зас.}	N _{род.}	N _{мол.}	S _{зас.}	N _{род.}	N _{мол.}
55-65-летний древостой						
1982	37,1	8,89	-	14,5	5,10	5,6
1983	22,7	6,06	-	37,8	14,7	7,5
1984	86,6	21,0	2,31	34,9	6,90	3,8
1985	18,6	4,35	0,77	19,4	13,1	0,6
1986	40,3	4,58	2,62	13,6	2,90	6,9
1987	0,0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0
1988	23,8	1,98	0,67	18,0	3,70	5,7
1989	8,8	1,81	-	53,9	51,0	32,7
75-85-летний древостой						
1982	29,9	5,80	3,59	15,3	7,4	5,8
1983	23,1	5,92	2,58	18,3	12,6	4,9
1984	61,9	10,4	2,10	64,4	13,5	8,4
1985	5,8	1,22	0,15	12,3	6,4	0,1
1986	45,9	4,80	5,58	59,9	26,6	23,6
1987	7,2	1,50	0,93	27,2	54,4	7,7
1988	18,0	1,08	1,10	10,8	2,6	2,1
1989	9,1	2,27	0,34	31,0	25,1	26,4
Миграционный очаг в 90-летнем древостое, расположенном вблизи свежей лесосеки						
1983	51,8	20,7	-	87,0	90,8	69,2
1984	34,0	7,15	1,53	78,4	48,3	25,7
1985	20,3	7,70	0,81	56,1	55,6	13,9
1986	56,3	4,42	2,14	59,9	26,6	23,3
M _x	30,1	6,08	1,70	35,6	23,4	13,7
m _x	4,92	1,29	0,32	5,61	5,45	3,67
C _x	73,3	94,9	85,6	70,4	104,3	120,0

*-S_{зас.} – заселенная площадь поверхности стволов деревьев, м²/га; N_{род.} – численность жуков родительского поколения, тыс. шт./га; N_{мол.} – численность жуков молодого поколения, тыс. шт./га.

Качественное состояние популяций сосновых лубоедов характеризует значительно большее число параметров. Наиболее распространенным из них является **экологическая плотность популяции**, или плотность поселения на кормовом субстрате, выражающаяся обычно числом маточных ходов на 1 дм² поверхности луба. Экологическая плотность популяции, по мнению Е.Г. Мозолевской (1981, 1982, 1983, 1985), – базисный показатель, от которого зависят многие другие параметры популяции. Материалы наших исследований и анализ литературных данных (Воронцов, Галасьева, 1976; Душин, Горячева, 1978; Мо-

золевская, Галасьева, 1978; Агафонов, Куклин, 1979; Лебедева, Галасьева, 1980; Маслов и др., 1980; Мозолевская, Галасьева, Лебедева, 1981; Мозолевская, 1982; Трофимов, Липаткин, 1988) показывают, что плотность поселения короедов является видоспецифичным биоэкологическим параметром: сосновые лубоеды, имея почти сходные размеры тела жуков, существенно различаются между собой по среднему его значению и размаху изменений в выборке (табл. 5.8). Кривые распределения, лучше всего описываемые функцией Вейбулла (у БЛ $Y = 100 \cdot [1 - \exp(-0,7974 \cdot X^{1,561})]$, $R^2 = 0,998$; у МЛ $Y = 100 \cdot [1 - \exp(-0,2057 \cdot X^{1,263})]$, $R^2 = 0,999$) у обоих видов сильно асимметричны со сдвигом в область низких значений (табл. 5.9, рис 5.6). Случаи высокой плотности поселения крайне редки.

Таблица 5.8

Параметры изменчивости значений плотности поселения сосновых лубоедов на первичных учетных элементах (палетках)

В и д лубоеда	Значение статистических показателей						
	N, шт.	$M \pm m$	max	$C_x, \%$	$P_x, \%$	As	E
Данные Е.Г. Мозолевской (1983)							
<i>Tomicus piniperda</i>	577	$0,98 \pm 0,037$	6,75	91,2	3,8	-	-
<i>Tomicus minor</i>	457	$8,63 \pm 0,116$	14,80	67,8	3,2	-	-
Собственные данные							
<i>Tomicus piniperda</i>	1028	$1,06 \pm 0,024$	5,57	71,7	2,2	1,731	5,173
<i>Tomicus minor</i>	1362	$3,36 \pm 0,075$	21,08	83,0	2,3	1,614	3,588

Таблица 5.9

Характер распределения значений плотности поселения сосновых лубоедов на круговых палетках в исследованной выборке

Диапазон значений, % *	<i>Tomicus piniperda</i> L.			<i>Tomicus minor</i> Hart.		
	n, шт.	p, %	$\Sigma p, \%$	n, шт.	p, %	$\Sigma p, \%$
0 ... 10	288	28,02	28,02	560	41,12	41,12
10 ... 20	331	32,20	60,21	426	31,28	72,39
20 ... 30	247	24,03	84,24	175	12,85	85,24
30 ... 40	91	8,85	93,09	116	8,52	93,76
40 ... 50	39	3,79	96,89	55	4,04	97,80
50 ... 60	16	1,56	98,44	16	1,17	98,97
60 ... 70	7	0,68	99,12	8	0,59	99,56
70 ... 80	3	0,29	99,42	4	0,29	99,85
80 ... 90	3	0,29	99,71	0	0,00	99,85
90 ... 100	3	0,29	100,0	2	0,15	100,0

* - по отношению к максимальному значению.

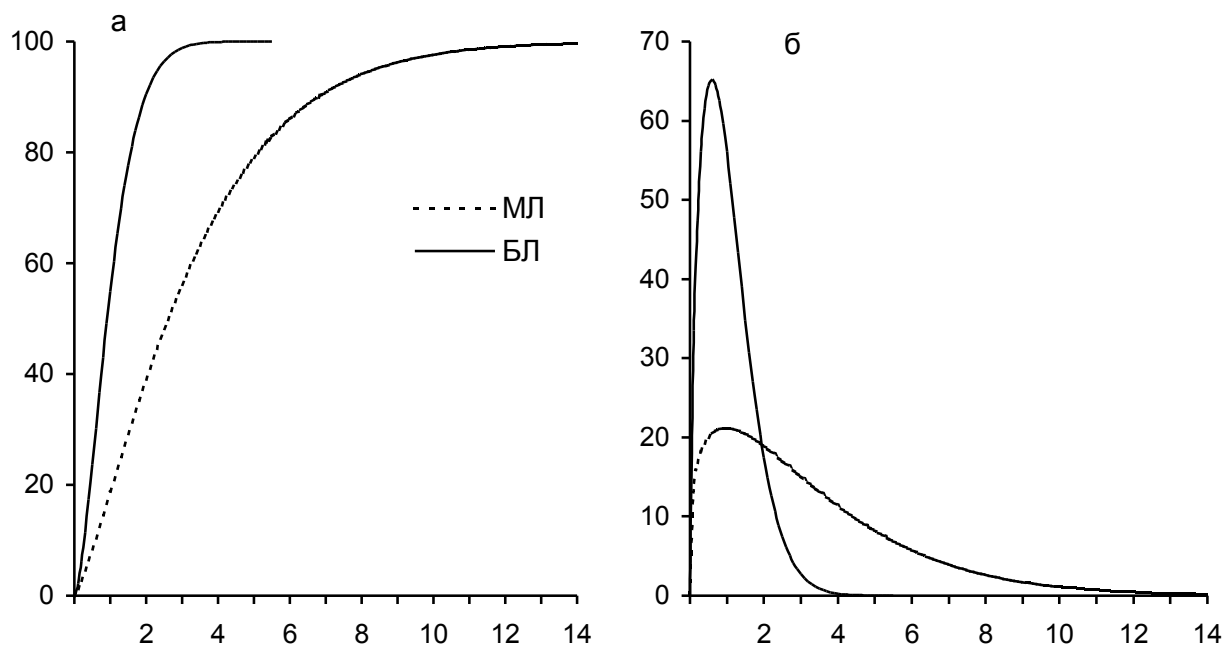


Рис 5.6. Интегральное (а) и частотное (б) распределение значений показателя плотности поселения сосновых лубоедов в исследованных выборках: ось абсцисс - значение показателя плотности поселения лубоедов, семей/дм², ось ординат - значение плотности распределения величины, %.

Плотность поселения у сосновых лубоедов значительно изменяется также по годам, фазам очагов и их типам (табл. 5.10), характеризуюсь отсутствием какой-либо общей закономерности динамики - по результатам разового учета очень трудно, а порой и практически невозможно достоверно определить фазу очага и его тип. Отмечено, что в большинстве случаев плотность поселения этих ксилобионтов минимальна в начальной фазе очагов. Максимальные же отметки отмечаются, по данным одних авторов (Душин, Горячева, 1978; Агафонов, Куклин, 1979; Маслов и др., 1980), в фазу собственно вспышки, по другим же (Мозолевская, Галасьева, 1978) - в период кризиса очагов. По наблюдениям на горях Башкирского заповедника (Лебедева, Галасьева, 1980; Мозолевская, Галасьева, Лебедева, 1981; Мозолевская, 1982), у малого соснового лубоеда этот показатель в течение пяти лет развития очага вообще оставался на довольно низком и стабильном уровне. В окружающих же гари насаждениях он был максимальным в первый год возникновения миграционного очага - его значения были здесь в два раза большими, чем в поврежденных огнем древостоях. В очаге массового размножения сосновой совки плотность поселения *Tomicus minor* Hart. изменялась, по данным В.Н. Трофимова и В.А. Липаткина (1988), скачкообразно со слабо выраженной тенденцией к возрастанию. Следует также отметить, что значения показателя у обоих видов лубоедов слабо сопряжены между собой ($r = 0,247$), т.е. изменяются во времени не синхронно.

Таблица 5.10

**Динамика показателей качественного состояния популяций
лубоедов в различных условиях их размножения**

Год	Значение популяционных параметров сосновых лубоедов*							
	<i>Tomicus piniperda</i> L.				<i>Tomicus minor</i> Hart.			
	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>c</i>	<i>l</i>	<i>a</i>	<i>p</i>	<i>c</i>	<i>l</i>
Здоровый загущенный древостой (усредненные данные по соснякам брусничниковым)								
1982	1,09	1,20	0,60	85	2,08	3,84	0,95	66
1983	1,31	1,12	0,41	88	2,70	2,35	0,45	69
1984	1,03	0,31	0,15	78	1,02	1,20	0,60	75
1985	1,11	0,34	0,16	80	3,00	0,20	0,03	58
1986	0,54	0,94	0,86	101	1,65	4,52	1,63	93
1987	1,05	1,30	0,62	62	10,0	2,83	0,14	60
1988	0,36	0,45	0,67	112	1,10	2,54	1,18	72
1989	1,14	0,37	0,07	69	4,39	7,29	0,85	60
1990	0,74	0,87	0,59	104	1,99	5,02	1,26	71
1995	-	-	-	-	9,40	8,62	0,46	68
1996	-	-	-	-	11,5	9,78	0,42	52
Миграционный очаг в 90-летнем древостое, расположенном вблизи свежей лесосеки								
1983	2,00	-	-	78	5,22	7,96	0,76	72
1984	1,05	0,45	0,21	74	3,08	3,28	0,53	65
1985	1,90	0,40	0,12	65	4,96	2,49	0,25	63
1986	0,39	0,38	0,49	88	2,22	3,89	0,88	82
75-85-летний древостой, поврежденный пожаром 1972 года								
1973	0,35	4,09	5,84	106	1,37	10,9	3,98	75
1974	0,68	4,46	3,28	111	2,33	12,1	2,59	64
1975	0,60	1,20	1,00	64	3,89	11,7	1,50	64
1976	0,42	0,84	1,00	85	4,34	11,0	1,27	55
1977	0,19	1,03	2,71	94	4,30	3,87	0,45	50
1978	0,47	1,10	1,17	106	5,29	10,2	0,97	59
1979	0,62	2,24	1,81	87	5,27	4,62	0,44	62
1980	0,94	0,47	0,25	78	5,65	7,48	0,66	63
180-240-летний сосняк сфагновый, ослабленный в результате подтопления								
1980	0,92	2,37	1,29	76	3,68	10,4	1,41	72
1981	0,98	1,88	0,96	93	2,58	15,5	3,00	77
1982	0,88	1,96	1,11	82	1,96	9,85	2,51	71
1983	1,26	0,73	0,28	83	1,65	7,63	2,31	82
1984	0,55	0,74	0,67	88	1,13	1,28	0,57	77
1985	1,23	0,04	0,02	56	1,98	1,88	0,47	78
1986	0,31	0,82	1,33	99	1,00	9,15	4,57	128
1987	1,11	0,31	0,14	64	2,22	2,70	0,61	59
M_x	0,88	1,06	0,91	86,8	3,33	5,77	1,15	70,7
m_x	0,10	0,23	0,26	3,50	0,55	0,86	0,23	3,34
C_x	47,9	95,0	125,5	18,0	73,6	67,0	88,8	21,2

* *a* - плотность поселения, семей на 1 дм²; *p* - продукция, шт./ дм²; *c* - энергия размножения, отн. единицы; *l* - средняя длина маточного хода, мм.

Что же определяет то или иное значение плотности поселения ксилобионтов в насаждении? Динамику этого показателя, как показали проведенные нами исследования и анализ литературных данных (Васечко, 1981; Мозолевская, 1982, 1983, 1985; Арефин, 1983; Катаев, 1983; Исаев и др., 1984), определяет комплекс факторов. Наиболее важные из них - качество пищи и резистентность деревьев. Плотность их поселения, согласно априорных предположений, должна возрастать по мере улучшения качества пищи и увеличения сопротивляемости деревьев. Это положение экспериментально подтверждают проведенные нами наблюдения. Так, в миграционном очаге размножения лубоедов в 1983 году ими было заселено три категории кормовых объектов: 1) угнетенные, естественно отмирающие деревья; 2) внешне здоровые толстомерные, погибшие исключительно благодаря нападению этих ксилобионтов (патологический отпад); 3) снеголом. Плотность поселения лубоедов на них была различной (табл. 5.11).

Таблица 5.11

Значения плотности поселения сосновых лубоедов в миграционном очаге их размножения на различных кормовых объектах

Вид насекомого	Плотность поселения на кормовых объектах, семей / дм ²		
	естественный отпад, d = 8 ...16 см	патологический отпад, d = 26...32 см	снеголом, d = 13...16 см
<i>Tomicus piniperda</i> L.	1,32 ± 0,05	2,11 ± 0,24	1,31 ± 0,30
<i>Tomicus minor</i> Hart.	1,64 ± 0,24	5,95 ± 0,56	2,71 ± 0,17

У обоих видов лубоедов, как свидетельствуют приведенные данные, наибольших значений этот показатель достигает на деревьях патологического отпада, обладающих наибольшей резистентностью. Деревья естественного отпада и снеголом заселены большим сосновым лубоедом с одинаковой плотностью. Ввиду небольшого числа наблюдений по деревьям патологического отпада и снеголому (по пять деревьев) достоверность различий данного показателя между ними статистически не доказана ($t_{\text{факт.}} = 2,07 < t_{0,05} = 2,30$). Между деревьями естественного (N = 33) и патологического отпада различия статистически доказаны на очень высоком уровне ($P > 0,999$). Малый сосновый лубоед с наименьшей плотностью заселил деревья естественного отпада, значения показателя на которых существенно отличаются от снеголома ($P = 0,95$) и деревьев, отмерших патологически ($P > 0,999$). Различия между снеголомом и патологическим отпадом также статистически доказаны ($P > 0,999$). Следует отметить, что разница между максимальными и минимальными отметками у малого соснового лубоеда была значительно выше, чем у большого.

Наблюдения В.А. Липаткина (1985), проведенные в здоровых сосняках Окского заповедника, показали, что плотность поселения *Tomicus minor* Hart. функционально связана с размером деревьев, а следовательно и их резистент-

ностью (одним из критериев жизнеспособности деревьев в одновозрастных здоровых древостоях, как отмечалось в главе 3, является их размер). Математической моделью этой зависимости является, по данным наших расчетов, функция Вейбулла $Y=6,06 \cdot [1-\exp(-4,12 \cdot 10^{-3} \cdot D^{2,047})]$, $R^2 = 0,997$ (Y - плотность поселения, семей / дм^2 ; D - диаметр дерева, см). Различие плотности поселения большого соснового лубоеда на различных кормовых объектах было также установлено исследованиями О.А.Анисимовой и М.К.Сокова (1975), проведенными в древостоях, ослабленных выбросами алюминиевого завода.

Еще одним ярким доказательством влияния качества корма на плотность поселения насекомых-ксилобионтов является наличие у них функционального изменения этого показателя по градиенту длины ствола (Головянко, 1926; Bergman, 1968; Бородин, 1970, 1971, 1976; Бородин, Кирста, 1974; Кирста, 1976; Никитский, 1980; Волков, 1983; Мозолевская, 1983) - никаких других объяснений этого явления мы не видим. Характер кривых распределения показателя довольно изменчив (рис 5.7), однако, при этом всегда довольно четко выделяется зона оптимума, где плотность поселения максимальна.

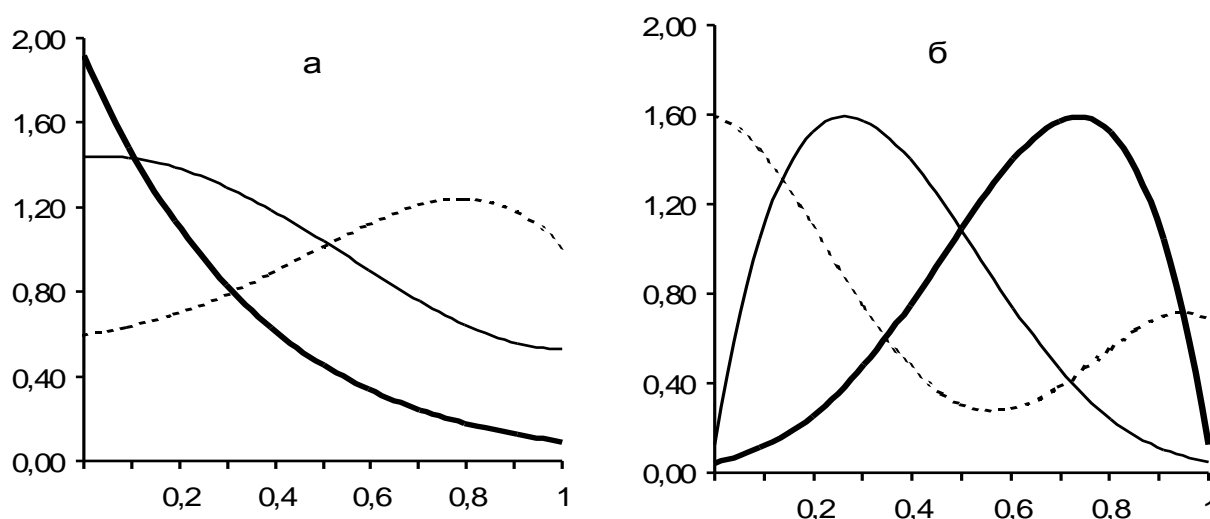


Рис 5.7. Типы кривых изменения плотности поселения сосновых лубоедов по градиенту длины ствола дерева (а - *Tomicus piniperda*, б - *T. minor*; по оси абсцисс - относительная длина района поселения, по оси ординат - плотность поселения по отношению к средней на дереве; жирная линия - наиболее типичный тип кривой).

Динамику данного показателя в очагах размножения лубоедов нельзя полностью объяснить изменениями качества корма. Интенсивность поселения зависит также от количества кормового субстрата. Так, по наблюдениям М.Нуортевы (Nuorteva, 1964), в Финляндии после сильного снеголома плотность поселения большого соснового лубоеда снизилась в 1959 году в 6,6 раза по сравнению с предыдущим годом и составила 0,174 сем/ дм^2 . На следующий год показатель опять возвратился к отметке, свойственной для популяции в "норме" - 1,00 сем/ дм^2 . По данным И.Треггарда и В.Бутовича (Trägårdth,

Butovitsch, 1935), в Швеции в первое лето после сильной бури плотность поселения этого же лубоеда на поврежденных деревьях составила 0,4 сем/дм².

На величину плотности поселения оказывает влияние также и численность ксилобионтов в насаждении (Катаев, 1983; Исаев и др., 1984 Мозолевская, 1985). Для оценки влияния этих параметров нами был проведен анализ взаимосвязи плотности поселения лубоедов с их численностью в насаждении, величиной площади поверхности кормового субстрата, потенциально возможного для заселения (для большого соснового лубоеда - зона грубой коры на деревьях текущего отпада, а для малого - весь ствол), и короедной нагрузки, вычисленной как частное от деления первого показателя на второй. Результаты обработки материала по всем очагам размножения за период с 1973 по 1986 гг. показали, что влияние численности жуков родительского поколения в насаждении на изменение плотности их поселения было прямым (у *T. piniperda*. коэффициент корреляции составил 0,151, у *T. minor* $r = 0,560$), а площади кормового субстрата - обратным ($r_1 = -0,423$, $r_2 = -0,387$). Теснота связи, однако, была невысокой.

Наибольшее влияние на плотность поселения оказывала величина короедной нагрузки (у БЛ $r = 0,83$, у МЛ $r = 0,85$). Взаимное изменение этих показателей у обоих видов лубоедов в различных очагах их размножения в один и тот же период (1983-1986 гг.) происходило довольно согласованно, хотя траектории их движения были различными (рис 5.8), что вполне объясняется изменением качества корма. Так, у обоих видов лубоедов при одной и той же короедной нагрузке большинство значений плотности поселения в резервациях и «вымочке» были значительно ниже, чем в миграционном очаге размножения, где качество корма было естественно выше.

Колебания плотности поселения, происходившие в связи с изменением соотношения между численностью ксилобионтов в лесу и количеством пищи, были зафиксированы нами также с помощью проведенного в 1984-1987 гг. эксперимента, заключавшегося в определении данного показателя на ловчих отрезках стволов, выставленных в различных участках леса (по 5 шт. в двух повторностях для каждого биотопа). Результаты эксперимента показали, что лес буквально наводнен жуками большого соснового лубоеда и они могут находить и заселять подходящие кормовые объекты даже в насаждениях, совсем не свойственных их условиям обитания (табл. 5.12). Наибольшая плотность поселения ксилобионта, в среднем за все годы, отмечена в здоровом 160-170-летнем сосняке сфагновом, где уровень отпада деревьев был самым низким из всех древостоев; наименьшая же – в молодых сосновых культурах и чистом березняке, где собственный запас зимующих жуков лубоеда практически отсутствовал, а заселение происходило особями, залетающими сюда из окружающих насаждений. Динамика плотности поселения на ловчих отрезках, как свидетельствуют приведенные данные, полностью синхронна с изменениями этого показателя как в резервациях, так и в очагах размножения (гидрогенном и миграционном).

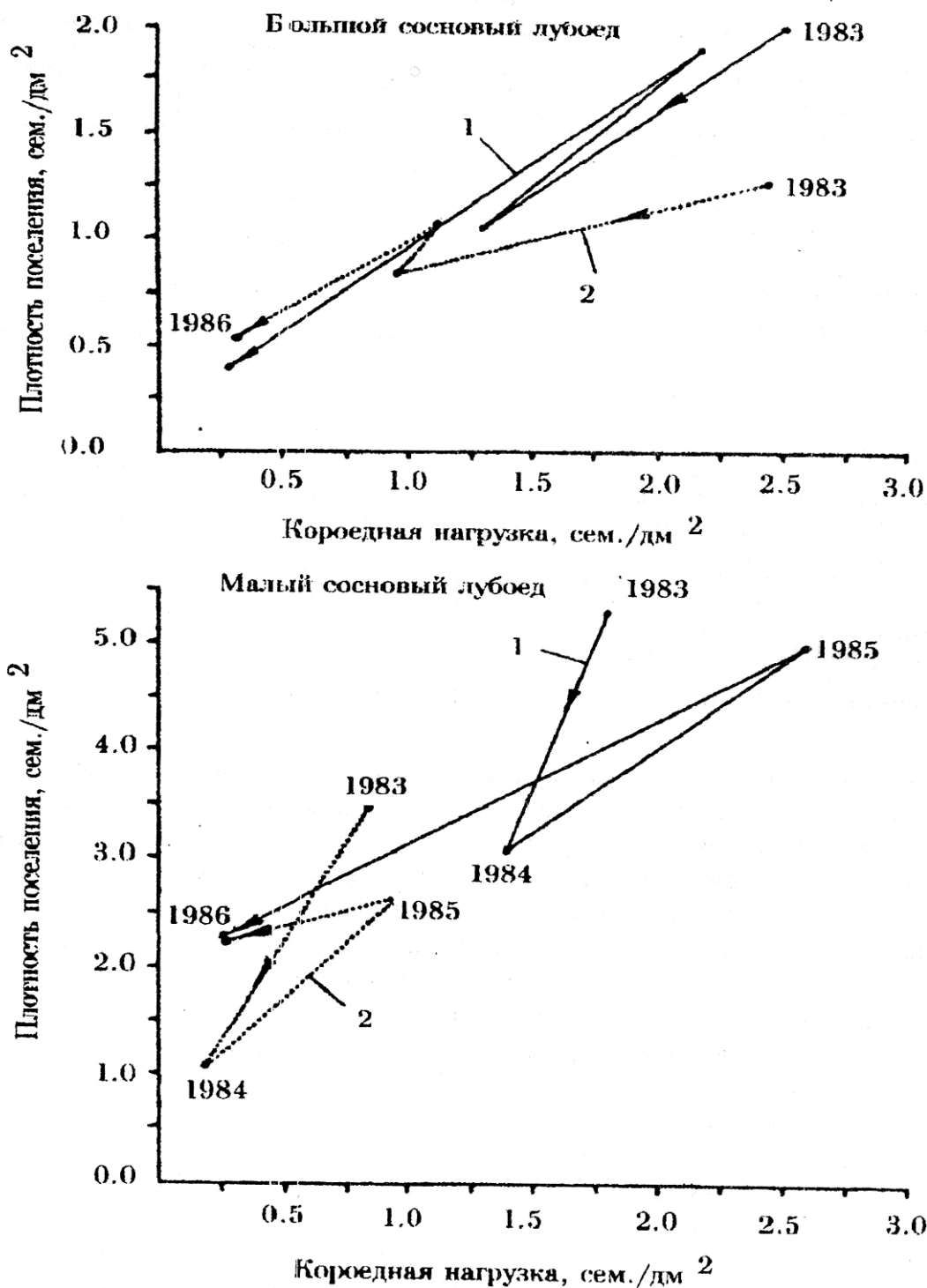


Рис. 5.8. Траектории взаимного изменения показателей плотности поселения и короедной нагрузки у сосновых лубоедов в различных биотопах: 1 – миграционный очаг размножения по периферии свежей лесосеки, 2 – резервации.

**Пространственно-временная динамика плотности поселения большого
соснового лубоеда на ловчих отрезках ствола деревьев**

Характеристика биотопа	Значение плотности поселения по годам, семей / дм ²				
	1983	1984	1985	1986	1987
Здоровый 70-80-летний сосняк брусничниковый	1,87	0,79	1,57	0,94	1,23
Здоровый 180-240-летний сосняк сфагновый	-	1,65	1,36	1,23	-
Сильно ослабленный 180-240-летний сосняк сфагновый	2,39	0,64	1,80	0,95	1,75
80-90-летний сосняк брусничниковый, поврежденный пожаром и удаленный от здоровых сосняков на 1,5-3,0 км	-	0,76	1,39	0,52	-
Массив сосновых культур, созданных в 1975 году и удаленных от взрослых сосняков на 1,5-2 км	1,11	0,25	1,15	0,70	0,13
Массив 60-70-летнего березняка липового, удаленный от взрослых сосновых древостоев на 0,4-0,5 км	-	0,74	1,55	0,38	0,56
В среднем по всем биотопам	1,79	0,81	1,47	0,79	0,92

Информативность показателей плотности поселения, полученных с помощью ловчих отрезков, может быть значительно повышена. Для этого их необходимо сопоставлять с данными, полученными в одних и тех же насаждениях на заселенных лубоедами деревьях. Так, для характеристики качества кормового субстрата можно использовать показатель добротности корма, являющийся отношением плотности поселения на заселенных лубоедами деревьях к величине этого показателя на ловчих деревьях или отрезках ствола, заготавливаемых и вывешиваемых в каждом году в одно и то же время (например, в середине марта) и в одном и том же месте. Для оценки же дефицита корма может служить отношение фактической плотности поселения на ловчих отрезках к предельно возможной величине для каждого вида насекомого, которая определяется опытным путем (для большого соснового лубоеда, по нашим данным, она равна 5,6 семей/дм²). Чем ниже значения этого показателя, тем больше в лесу доступной для ксилобионта пищи.

Изменения этих показателей прослежены нами в 1983-1987 гг. в «вымочке», т.е. сосняке, ослабленном действием избыточного увлажнения (табл.5.13). Изменения обоих показателей свидетельствуют о том, что качество пищи и ее дефицит постоянно колебались по годам. Причем колебания показателя дефицита пищи происходили синхронно с колебаниями показателя плотности поселения лубоеда на ослабленных деревьях и ловчих отрезках во всех биотопах.

Таблица 5.13

**Значение индексов качества пищи и ее дефицита у большого
соснового лубоеда в гидрогенном очаге его размножения**

Индекс	Значение показателя (доли единицы) по годам				
	1983	1984	1985	1986	1987
Качества пищи	0,53	0,86	0,68	0,33	0,63
Дефицита пищи	0,43	0,11	0,32	0,17	0,31

Хорошим показателем, характеризующим баланс между численностью лубоедов в насаждениях и количеством потенциально пригодного для них корма, является, как показали наши исследования, продолжительность и интенсивность их весеннего лета, определенная также с помощью ловчих отрезков, заменяемых в лесу ежедневно (по 3-5 шт. на каждые сутки). В периоды большого дефицита пищи, что наблюдалось в 1983, 1985 и 1987 гг. (в эти годы сосновые лубоеды заселяли деревья в основном по комлевому и одновременному типам в качестве первопоселенцев), лёт большого соснового лубоеда, а, следовательно, и поиск жуками подходящих для заселения деревьев был очень продолжительным (табл.5.14, рис 5.9-5.12). Приведенные данные показывают, что при высокой обеспеченности данного лубоеда кормом (1984 и 1986 гг.), который ему "поставляла" сосновая вершинная смолевка, продолжительность лёта, наоборот, значительно сокращалась. Суммарная "уловистость" ловчих отрезков была наибольшей в годы дефицита корма и снижалась в годы его обилия.

Таблица 5.14

**Динамика показателей продолжительности и интенсивности
весеннего лёта большого соснового лубоеда в 1983-1987 гг.**

Название показателя	Единица измерения	Значение показателей по годам				
		1983	1984	1985	1986	1987
Продолжительность лёта	День	16	6	10	4	21
Суммарная уловистость	Семей / дм ²	9,41	1,39	1,96	0,80	3,15
Средняя дневная уловистость	Семей / дм ²	0,59	0,23	0,20	0,20	0,15

Из всего изложенного вытекает, что плотность поселения сосновых лубоедов – довольно информативный экологический показатель, характеризующий как соотношение между численностью их популяций и кормовой базой, т.е. баланс потребностей и возможностей, так и степень исходной жизнеспособности заселенных деревьев и дендроценоза в целом. Наиболее надежным биоиндикатором, как показали исследования, является *Tomicus minor*, имеющий значительную изменчивость значений плотности поселения. Для оценки степени исходной жизнеспособности заселенных им деревьев (в том случае, если он являлся первопоселенцем) составлена нормировочная шкала (табл. 5.15).

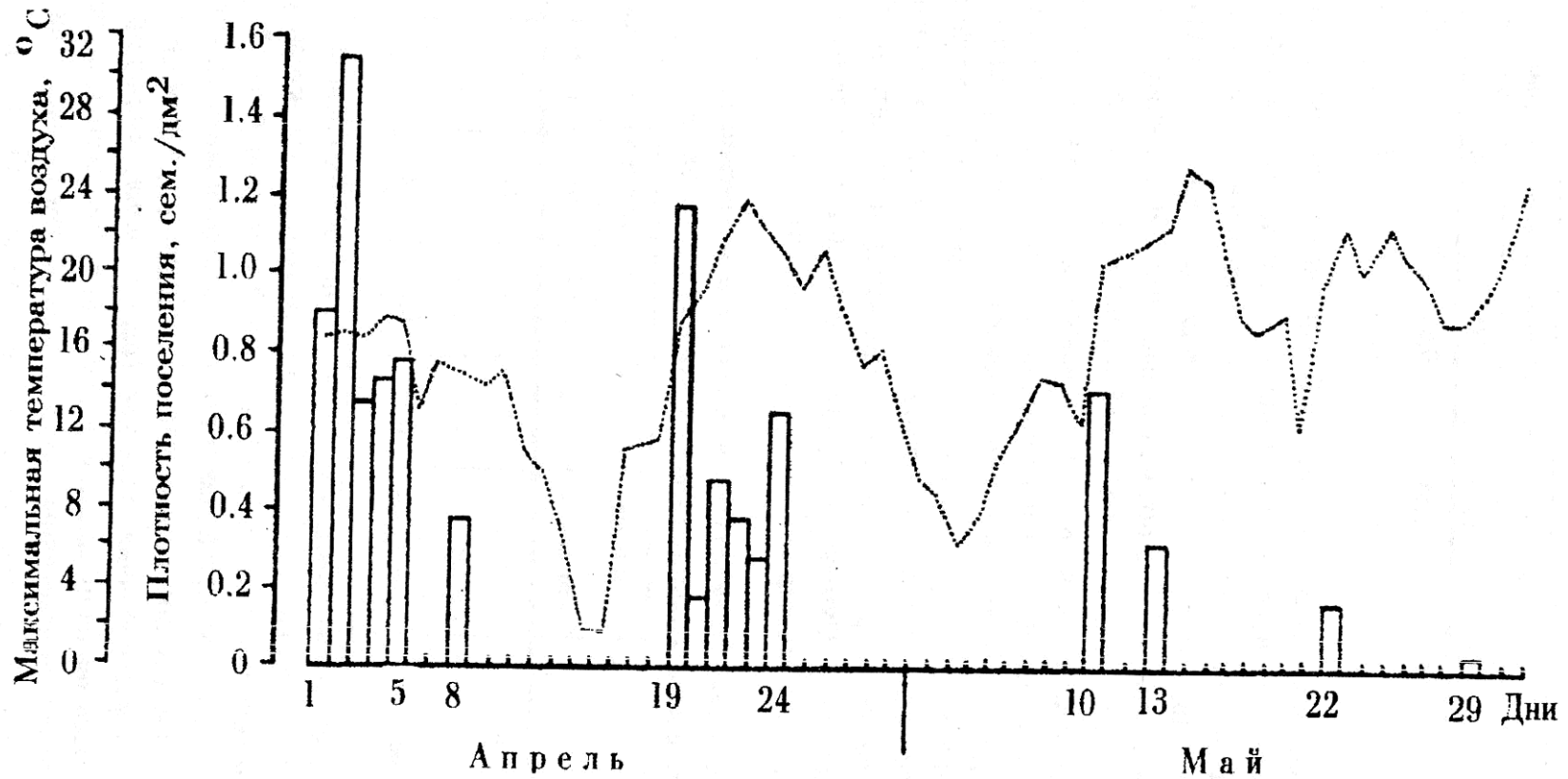


Рис. 5.9. Динамика весеннего лёта *Tomicus piniperda* L. В 1983 году (столбики — плотность поселения лубоеда на ловчих отрезках стволов, семей/дм², линия суточный максимум температуры воздуха, °C).

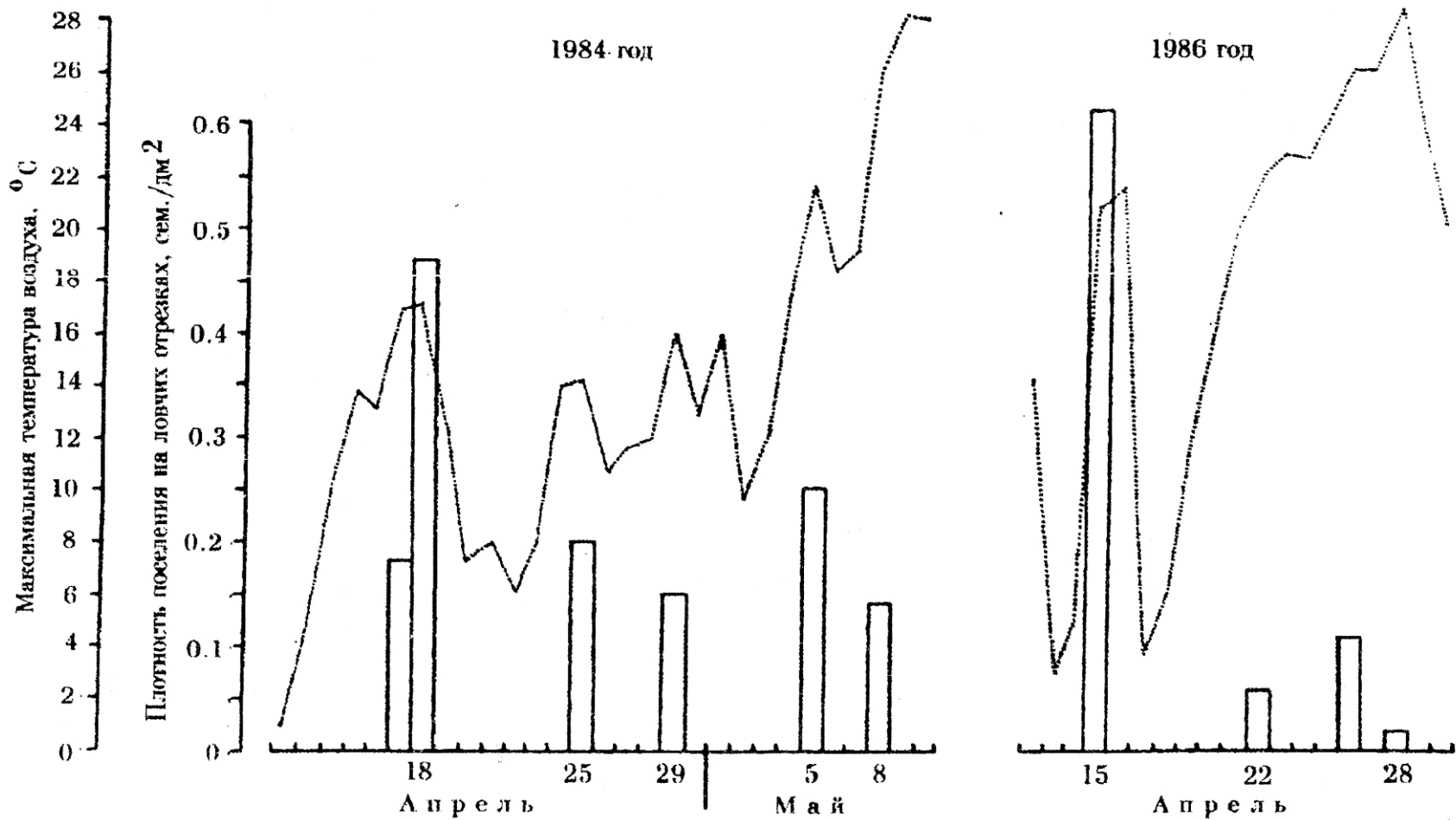


Рис. 5.10. Динамика весеннего лёта *Tomiscus piniperda* L. В 1984 и 1986 гг. году (столбики – плотность поселения лубоеда на ловчих отрезках стволов, семей/дм², линия суточный максимум температуры воздуха, °C)

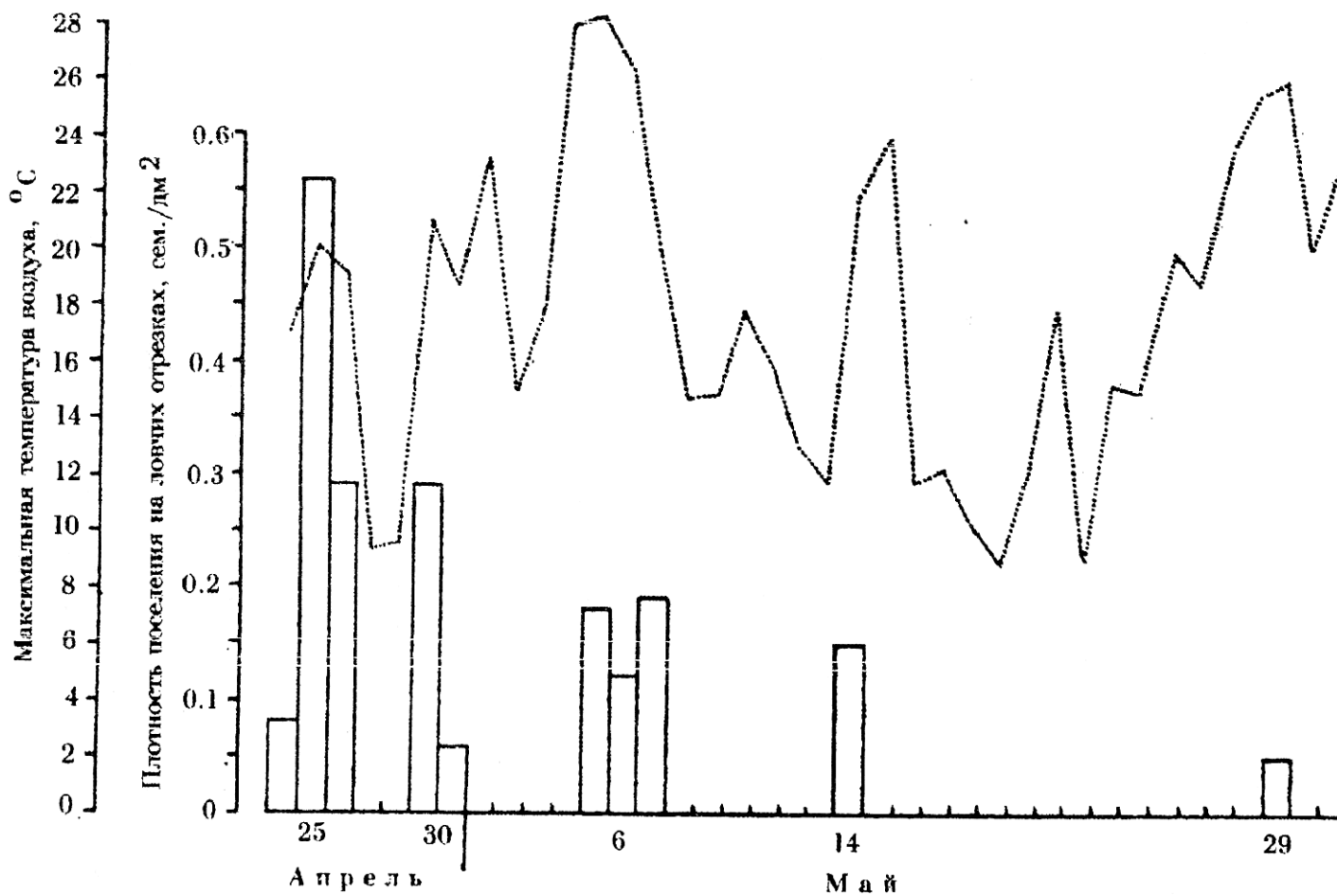


Рис. 5.11. Динамика весеннего лёта *Tomiscus piniperda* L. В 1985 году (столбики – плотность поселения лубоеда на ловчих отрезках стволов, сем./дм², линия – суточный максимум температуры воздуха, °C)

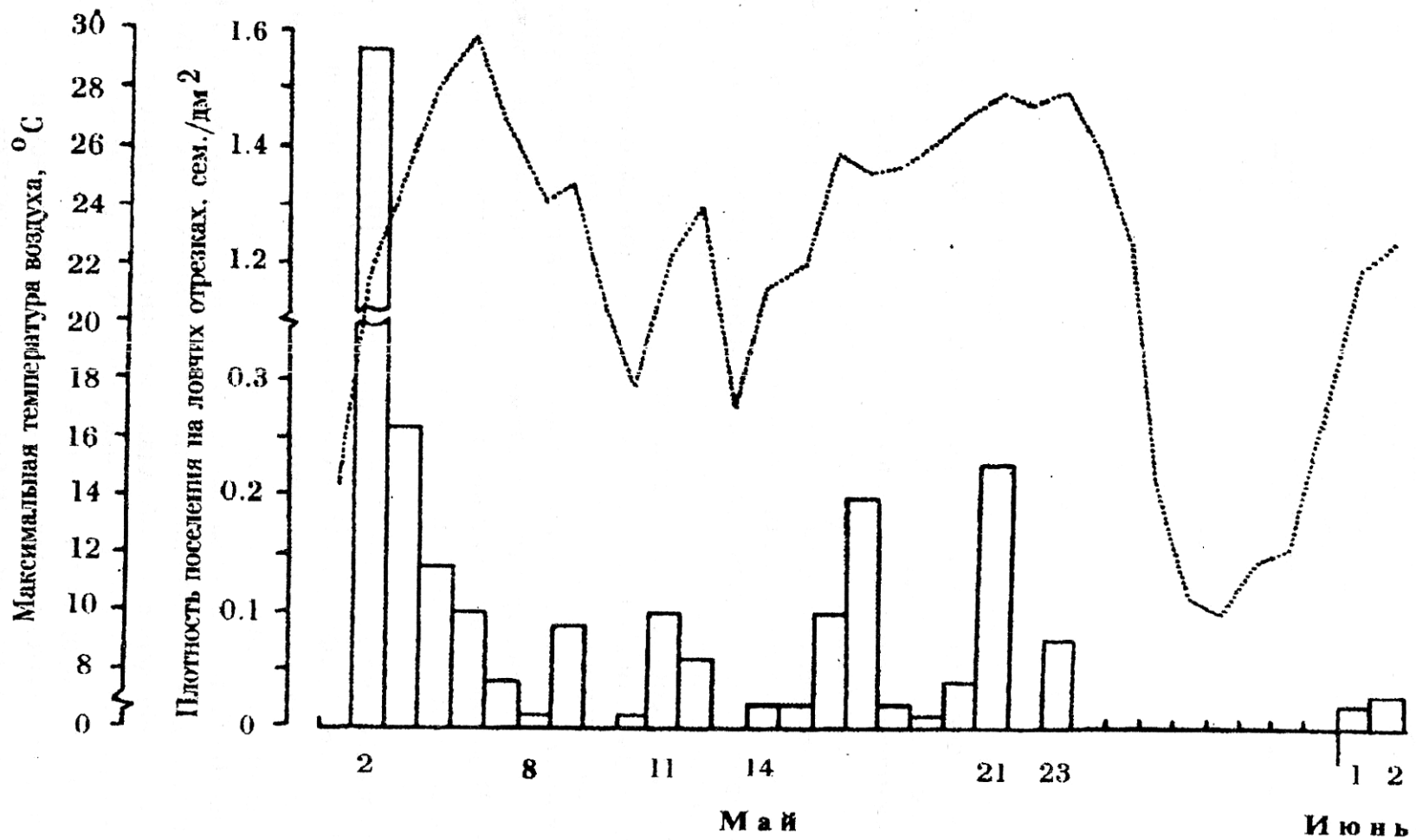


Рис. 5.12. Динамика весеннего лёта *Tomicus piniperda* L. В 1987 году (столбики – плотность поселения лубоеда на ловчих отрезках стволов, семей/дм², линия суточный максимум температуры воздуха, °C)

Шкала оценки исходной жизнеспособности деревьев по значению плотности поселения *Tomicus minor* Hart.

Категория жизнеспособности дерева	Значение плотности поселения, семей / дм ²	
	в среднем на дереве	в наиболее заселенной части ствола
Отмирающее	менее 1,75	менее 2,1
Сильно ослабленное без шансов на выздоровление	1,75 ... 3,0	2,1 ... 4,6
Ослабленное, способное к выздоровлению	3,1 ... 5,2	4,6 ... 9,8
Здоровое	более 5,2	более 9,8

При анализе динамики состояния древостоев удобнее использовать не абсолютное значение параметра, а нормированное, представляющее собой следующее отношение: $ИЖД = \ln(a_{\text{факт.}}) / \ln(a_{\text{max}}) = \ln(a_{\text{факт.}}) / \ln 14$, где ИЖД - индекс исходной жизнеспособности заселенного лубоедом дерева, доля единицы; a - фактическая (факт.) и предельно возможная (max) плотность поселения в среднем на дереве, семей/дм². Использование данного показателя в практике лесозащиты и лесоэкологического мониторинга позволит объективнее оценить степень ослабленности древостоев и по-иному взглянуть на роль насекомых-ксилобионтов в процессе их изреживания или распада. Анализ литературы и материалов собственных наблюдений показывает, что даже в очагах массового размножения *Tomicus minor* заселяет в основном отмирающие и сильно ослабленные деревья (рис 5.13). Состояние жизнеспособности деревьев изменяется по годам, как правило, не монотонно, а в виде флуктуаций, отражающих процесс самонастройки системы на устойчивый режим функционирования. Величина флуктуаций и характер временного тренда изменяются в зависимости от вида и силы воздействующего на лесные биогеоценозы фактора.

Анализ литературы (Berryman, 1968; Berryman, Pianaar, 1973; Исаев, Гирс, 1975; Киселев, 1977, 1978; Арефин, 1983; Исаев и др., 1984; Мушников, 1989) показывает, что информацию о степени исходной жизнеспособности деревьев, заселенных насекомыми-ксилобионтами, несет также показатель длины маточных ходов короедов. Наиболее длинные ходы, по единодушному мнению исследователей, жуки короедов прокладывают на оптимальных для своего развития кормовых объектах. На деревьях, обладающих высокой резистентностью или, наоборот, полностью утративших ее и имеющих бурый отмирающий луб, маточные ходы короткие. Информативная значимость (диагностическая и градологическая) данного показателя, однако, значительно ниже, чем плотности поселения короедов, т.к. его значения, как показано исследователями (Мозолевская, 1983; Трофимов, Липаткин, 1988; Осипов, 1993), варьируют в пространстве и времени в гораздо меньшей степени. Полученные нами данные (табл. 5.16) полностью подтверждают это положение. Характер распределения значений

показателя также совершенно иной (табл. 5.17, рис 5.14) - для его описания, согласно проведенных расчетов, лучше всего подходит функция Пюттера-Берталанфи (y БЛ $Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-0,042 \cdot (X - 10)]\}^{13,563}$, $R^2 = 0,998$; у МЛ $Y = 100 \cdot [1 - \exp(-0,059 \cdot X)]^{35,154}$, $R^2 = 0,999$).

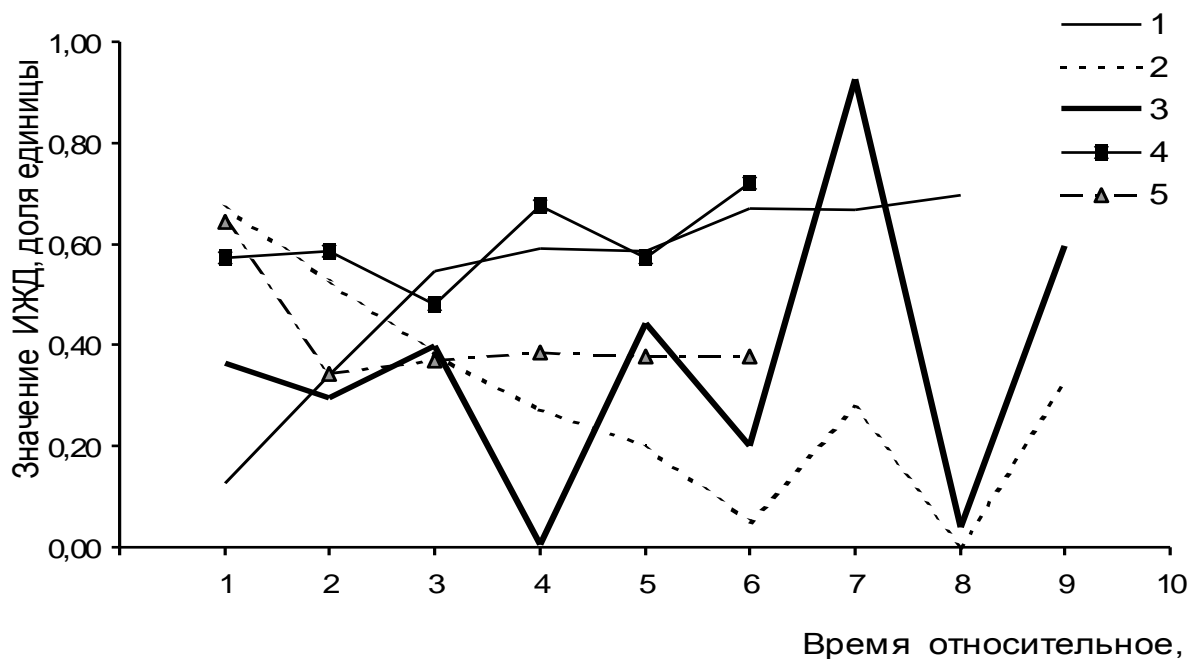


Рис 5.13. Динамика индекса жизнеспособности деревьев, заселенных *Tomicus minor* в различных биотопах: 1 - гарь 1972 года (собственные данные); 2 - «вымочка» 1978 года (собственные данные); 3 - загущенные древостои в период массового размножения *Pissodes piniphilus* (собственные данные); 4 - древостои, объединенные сосновой совкой, по данным В.Н. Трофимова и В.А. Липаткина (1988); 5 - гарь 1975 года в Башкирском заповеднике, по данным Е.Г. Мозолевской (1982).

Таблица 5.16

Параметры изменчивости значений средней длины маточных ходов (мм) сосновых лубоедов на первичных учетных элементах (палетках)

В и д лубоеда	Значение статистических показателей						
	N, шт.	M ± m	max	C _x , %	P _x , %	As	E
Данные Е.Г. Мозолевской (1983)							
<i>Tomicus piniperda</i>	472	84,9 ± 1,4	208	36,1	1,7	-	-
<i>Tomicus minor</i>	386	62,4 ± 0,9	173	30,7	1,6	-	-
Собственные данные							
<i>Tomicus piniperda</i>	1028	87,5 ± 0,92	196	33,5	1,1	0,977	0,986
<i>Tomicus minor</i>	1362	69,5 ± 0,57	180	30,1	0,8	0,722	1,211

**Характер распределения значений средней длины маточных ходов (мм)
сосновых лубоедов на круговых палетках в исследованной выборке**

Диапазон значений, % *	<i>Tomicus piniperda</i> L.			<i>Tomicus minor</i> Hart.		
	п, шт.	р, %	Σр, %	п, шт.	р, %	Σр, %
0 ... 10	0	0,00	0,00	4	0,29	0,29
10 ... 20	7	0,68	0,68	35	2,57	2,86
20 ... 30	132	12,84	13,52	288	21,14	24,01
30 ... 40	340	33,07	46,60	513	37,67	61,67
40 ... 50	233	22,67	69,26	314	23,05	84,73
50 ... 60	160	15,56	84,82	147	10,79	95,52
60 ... 70	88	8,56	93,39	45	3,30	98,83
70 ... 80	39	3,79	97,18	11	0,81	99,63
80 ... 90	16	1,56	98,74	4	0,29	99,93
90 ... 100	13	1,26	100,0	1	0,07	100,0

* - по отношению к максимальному значению.

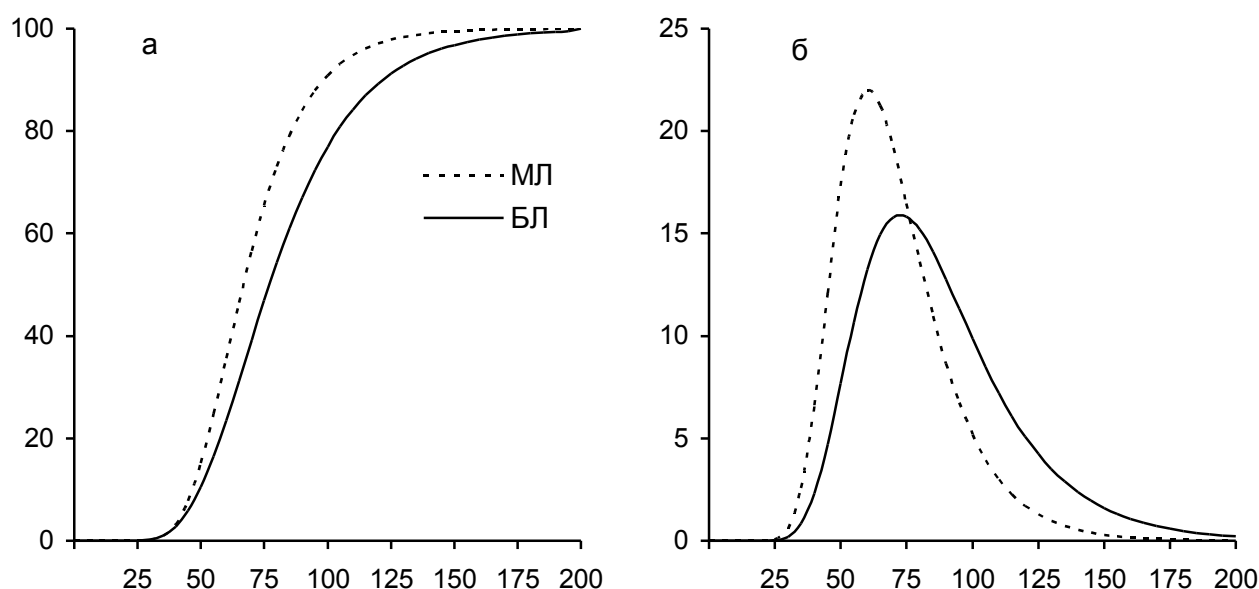


Рис 5.14. Интегральное (а) и частотное (б) распределение значений показателя средней длины маточных ходов сосновых лубоедов на круговых палетках в исследованных выборках: ось абсцисс – значение показателя средней длины маточных ходов на палетке, мм, ось ординат - значение плотности распределения величины, %.

Приведенные данные показывают, что длина маточного хода короедов, как и плотность их поселения, является видоспецифичным биоэкологическим параметром: сосновые лубоеды, имея почти сходные размеры тела жуков, существенно различаются между собой по среднему значению показателя и размаху его изменений в выборке. Следует также отметить, что значения показателя у обоих видов лубоедов слабо сопряжены между собой ($r = 0,259$), т.е. изменяются во времени не синхронно.

Длина маточных ходов короедов, как свидетельствуют многочисленные исследования (Ильинский, 1931б; Berryman, 1968; Арефин, 1983; Лебедева, 1983; Мозолевская, 1983; Маслов, Матусевич, 1986; Матусевич, 1986), является косвенным показателем реальной плодовитости самок. Наши наблюдения показали, что если рассматривать каждый ход в отдельности, то здесь обнаруживается очень большая изменчивость плодовитости даже в пределах одного значения длины хода (рис.5.15). Вся область изменения значений показателей, как показывают приведенные данные, ограничена, однако, довольно четко выраженными пределами. Установлено, что нижним пределом изменений является ось абсцисс (нулевые значения показателя) – число пустых ходов, длина которых достигает иногда 90 мм, в выборке, правда, невелико (19 из 1641 маточного хода, что составляет 1,2%). Линию же верхнего биологического предела $Y_{sup.} = f(x)$ можно выразить асимптотической функцией Пюттера-Берталанфи $Y = 117 \{1 - \exp[-0,0215 (X-13,2)]\}$, в которой Y – максимально возможное число яиц в маточном ходу, шт; X – длина маточного хода, мм.

Приведенные экспериментальные данные, таким образом, свидетельствуют о том, что по протяженности отдельного маточного хода нельзя достаточно точно оценить количество отложенных в нем яиц. Причины изменчивости плодовитости самок при прокладке ими ходов равной длины могут быть самые различные: отсутствие самца, стерилизация жуков полостными нематодами, их физиологическое состояние и другие индивидуальные особенности (Яцентковский, 1924; Chararas, 1960; Блинова, 1971; Berryman, 1968; Огибин, 1974). Собственных исследований по данному вопросу мы не проводили.

Если рассматривать не каждый ход в отдельности, а средние значения по палеткам, включающим 5...10 маточных ходов, то связь между показателями проявляется более четко (у *Tomicus piniperda* $r = 0,608$, у *T. minor* $r = 0,721$). Наилучшее приближение к эмпирическим данным обеспечивают, согласно расчетов, линейные уравнения регрессии: у *T. piniperda* $Y = 0,386X + 1,42$; у *T. minor* $Y = 0,264X + 1,00$ (Y – среднее число яиц в маточном ходу, шт; X – средняя длина маточного хода, мм).

Многочисленными исследованиями показано, что длина маточных ходов и число отложенных в них яиц зависят от плотности поселения короедов и изменяются обратно пропорционально ей (Головянко, 1926; Ильинский, 1931б; Thalenhorst, 1958; Мельникова, 1960; McMullen, Atkins, 1961; Рафес, 1962; Титова, 1966; Cole, 1967; Eidmann, Nuorteva, 1968; Огибин, 1974; Лебедева, 1981, 1983; Мозолевская, 1983; Маслов, Матусевич, 1986; Матусевич, 1986). Вместе с тем имеются публикации (Исаев и др., 1984; Липаткин, 1985; Трофимов, Липаткин, 1988), в которых указывается на отсутствие данной связи или очень низкую ее тесноту. Эти расхождения могут быть вызваны тем, что исследования проводились в разных экологических условиях и диапазонах значений плотности поселения короедов. Рассматривая характер связи между этими величинами по данным отдельных палеток или модельных деревьев в целом,

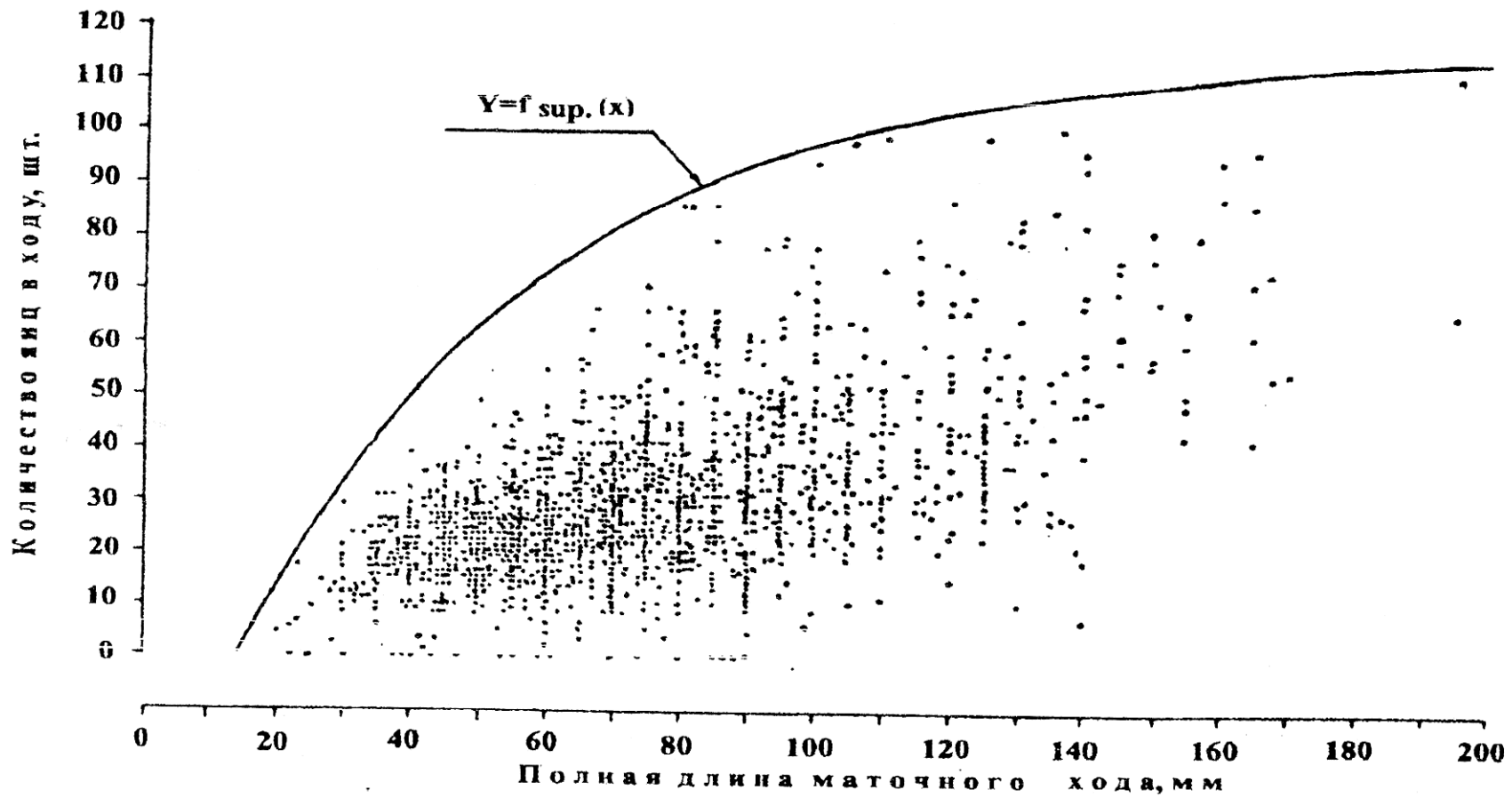


Рис 5.15. Зависимость числа яиц, отложенных самками *Tomicus piniperda* L. От полной длины маточных ходов (N = 1641 шт.)

обнаруживаем слабое влияние одного показателя на другой (рис 5.16). Речь в данном случае может идти лишь о верхнем биологическом пределе, ограниченном линией, которую у *Tomicus piniperda* аппроксимирует функция $Y = 132,2 \cdot \exp(-0,0602 \cdot X^{2,690}) + 76,5$, а у *T. minor* $Y = 134 \cdot \exp(-0,0542 \cdot X^{1,341}) + 46$ (Y – максимально возможная длина маточных ходов в среднем на палетке, мм; X – плотность поселения лубоедов на палетке, семей / дм^2).

Установлено также, что в пределах одного дерева на палетках, взятых в разных местах заселенной зоны ствола, средняя длина маточных ходов изменялась у сосновых лубоедов часто даже прямо пропорционально плотности их поселения. Объясняется данное явление тем, что длина маточного хода, как отмечалось выше, является функцией не только плотности поселения, но и качества пищи.

Для того, чтобы оценить роль плотности поселения, т.е. эффективность действия механизма авторегуляции, необходимо проанализировать характер связи показателей протяженности маточных ходов и общего числа яиц, отложенных самками на единицу площади кормового субстрата. Мнения исследователей по этому вопросу довольно противоречивы. Так, Р.Н. Кулсон с соавторами (Colson et al, 1976) обнаружили, что у лубоеда *Dendroctonus frontalis* значения данных показателей остаются постоянными в широком диапазоне плотности поселения. По данным же Мак-Мюллена и Аткинса (McMullen, Atkins, 1961), значения параметров при постепенном увеличении плотности поселения короедов стабилизируются на определенном уровне. Подобная зависимость, судя по приведенным графикам, выявлена и Г.С. Лебедевой (1983), хотя она считает, что связь между популяционными параметрами лучше всего описывает функция оптимума, т.е. кривая Олли. Другие исследователи (Eidmann, Nuorteva, 1968; Огибин, 1974) показывают, что для аппроксимации исходных данных лучше всего подходят полиномы второй-третьей степени. По данным Е.Г. Мозолевской (1983) связь между показателями прямая и линейная.

Результаты проведенных нами исследований показывают, что общая протяженность маточных ходов сосновых лубоедов на единице площади кормового субстрата увеличивается с ростом плотности поселения асимптотически и монотонно без каких-либо перегибов (рис 5.17). Верхний биологический предел у *Tomicus piniperda* ограничен линией, которую описывает функция $Y = 435 \cdot [1 - \exp(-0,593 \cdot X)]$, а у *T. minor* – $Y = 1074 \cdot [1 - \exp(-0,160 \cdot X)]$, где Y – максимально возможная общая протяженность маточных ходов, мм/ дм^2 ; X – плотность поселения лубоедов на палетке, семей/ дм^2 . Стабилизация значений, как следует из приведенных данных, наступает при очень высокой плотности поселения, встречающейся в природе крайне редко, что является свидетельством невысокой эффективности работы механизма авторегуляции численности популяции сосновых лубоедов, особенно у *Tomicus minor*, на данном этапе их жизненного цикла

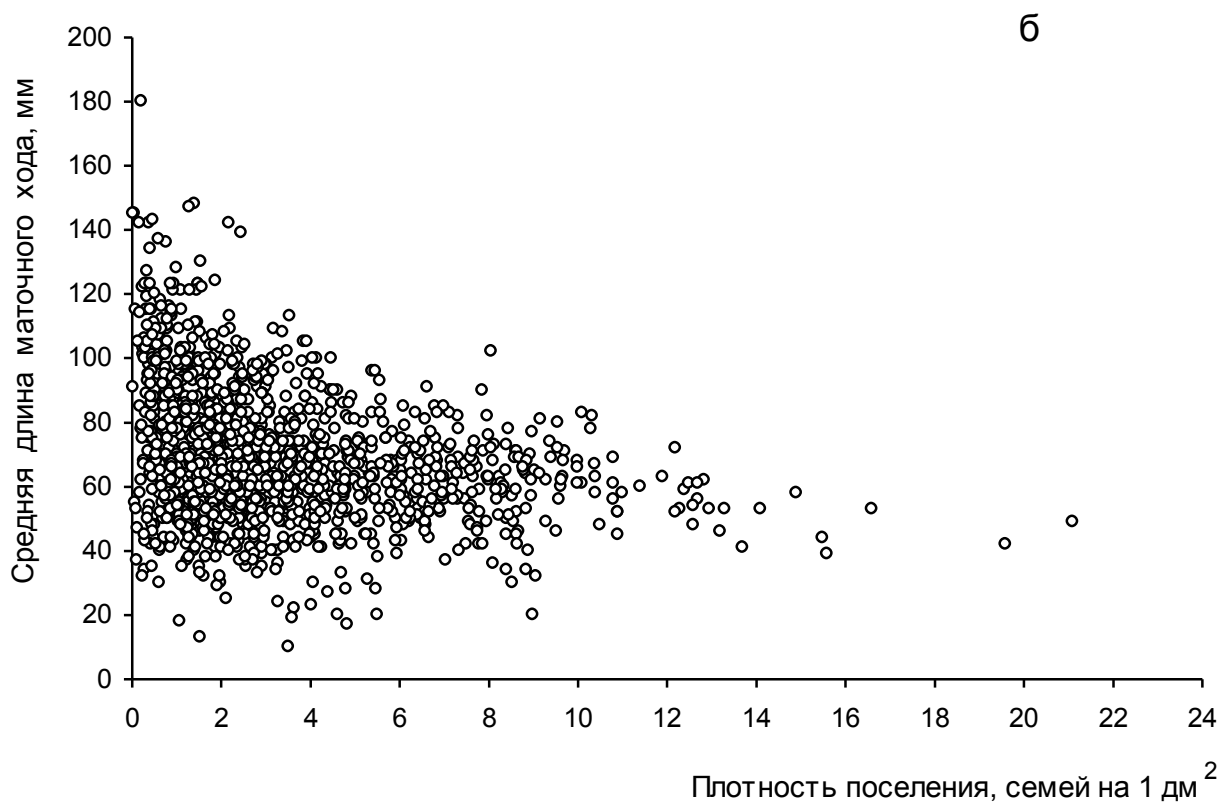
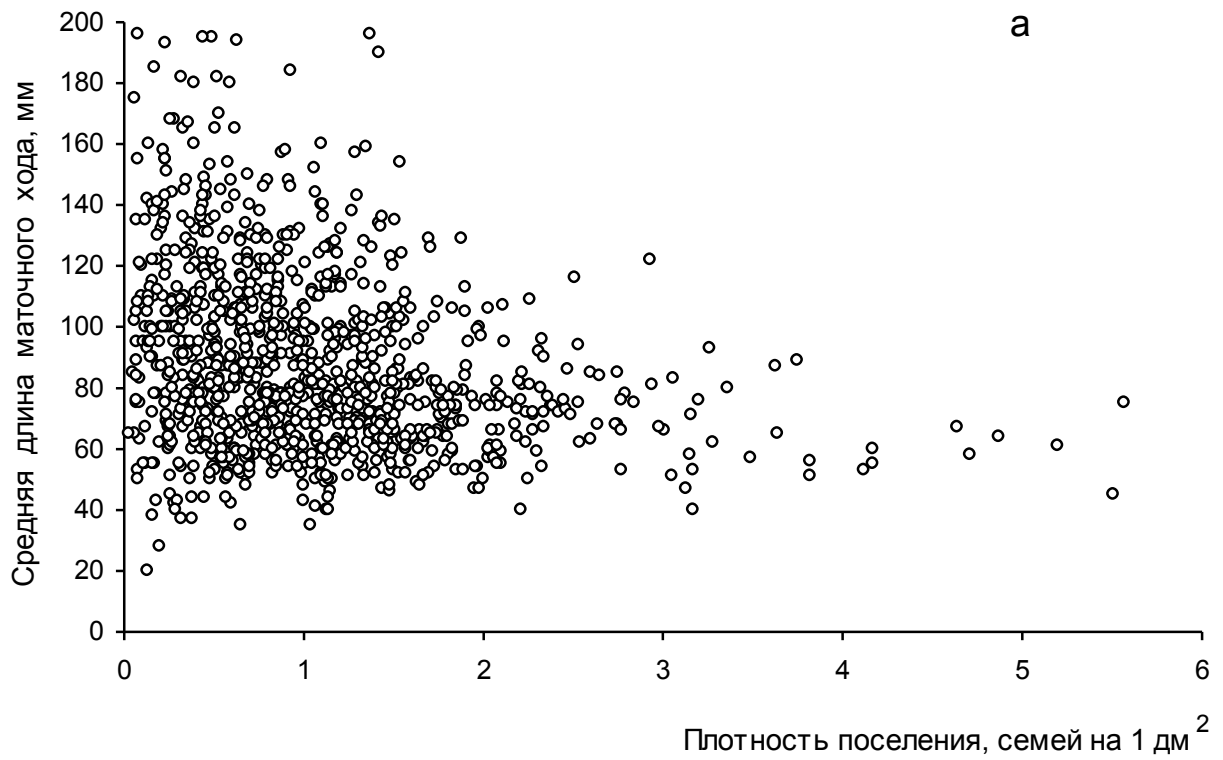


Рис 5.16. Изменение значений средней длины маточных ходов сосновых лубоедов при различной их плотности поселения на палетках (а - *Tomicus piniperda*, б - *T. minor*).

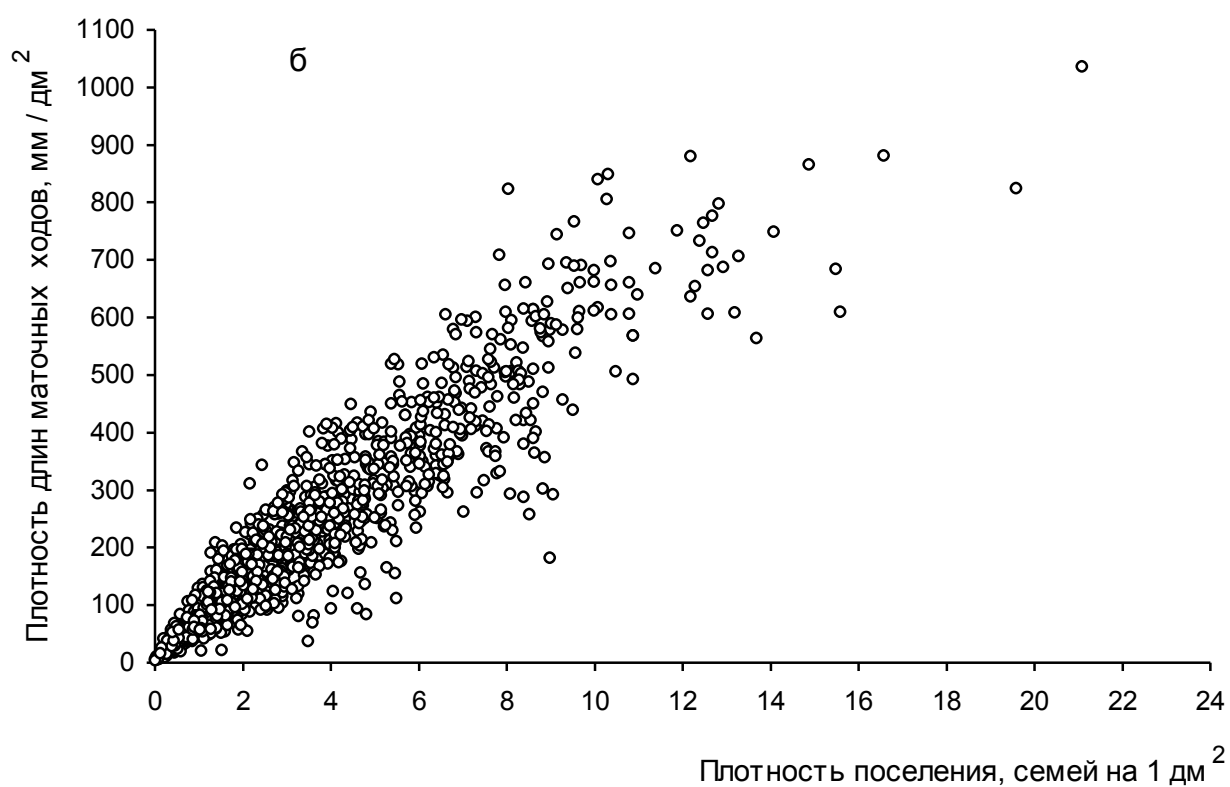
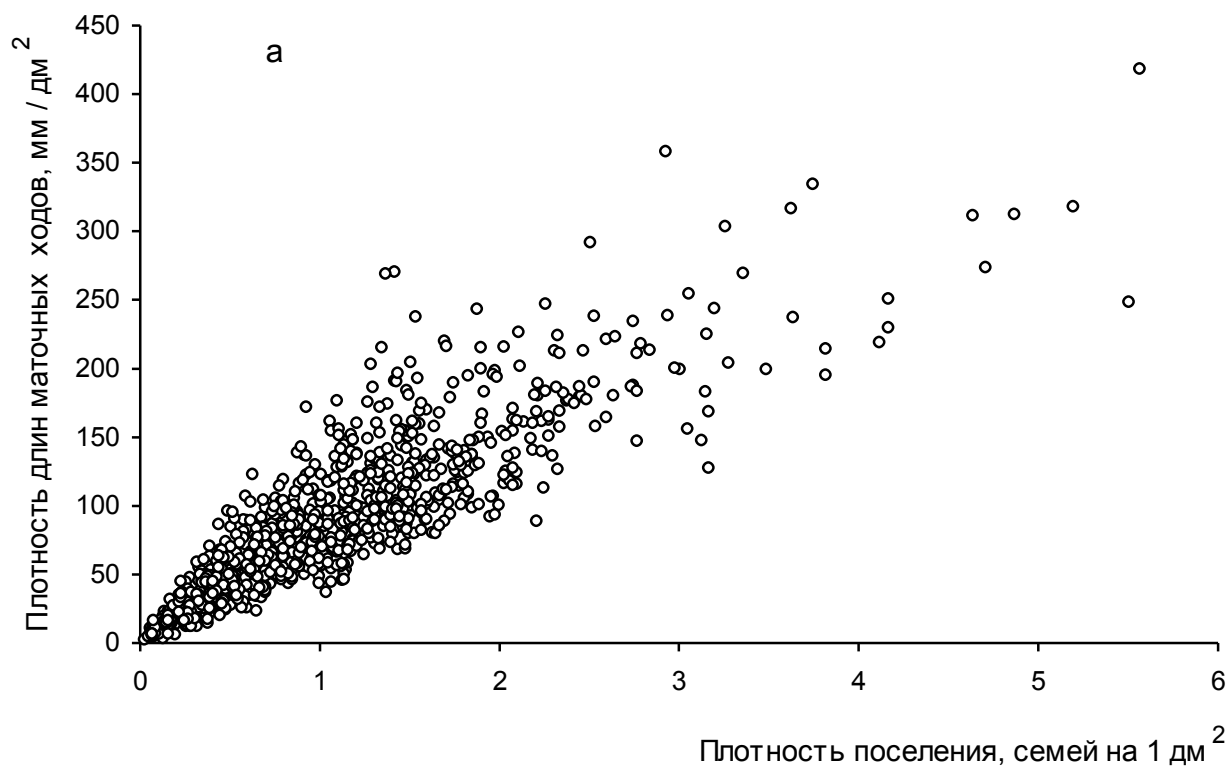


Рис 5.17. Изменение значений общей длины маточных ходов сосновых лубоедов при различной их плотности поселения на палетках (а - *Tomicus piniperda*, б - *T. minor*).

Не менее важным и столь же распространенным параметром качественного состояния популяций ксилобионтов является показатель **короедной продукции**, выражающийся обычно числом лётных отверстий молодых жуков на 1 кв. дм поверхности коры и характеризующий, по мнению З.С. Головянко (1926) и А.И. Ильинского (1928), степень добротности экологической обстановки в период развития потомства насекомых на деревьях. Этот показатель они отождествляли, в некоторой степени, с понятием "урожай" и считали, что короеды поселяются и отрождаются на кормовом субстрате с определенной средней нормой, свойственной виду, и не имеют временной динамики. Этому же мнению придерживался А.Л. Бородин (1976). Литературные материалы (Анисимова, Соков, 1975; Мозолевская, Галасьева, 1976; Душин, Горячева, 1978; Мозолевская, 1978; Агафонов, Куклин, 1979; Лебедева, Галасьева, 1980; Мозолевская, 1978, 1982; Трофимов, Липаткин, 1988), а также данные собственных наблюдений показывают, однако, что величина короедной продукции изменяется в значительно большей степени, чем плотности их поселения и длины маточных ходов (табл. 5.10, 5.18). Кривые распределения, описываемые функцией $Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-0,212 \cdot (X - 0,15)^{0,825}]\}$, $R^2 = 0,998$, сильно асимметричны со сдвигом в область низких значений (рис 5.18). Высокие значения продукции крайне редки. Так, к примеру, вероятность обнаружения поселений *Tomicus minor*, в которых величина продукции составляет более 10 шт./дм² не превышает 24%, а 20 шт./дм² – всего 8 %.

Таблица 5.18

Параметры изменчивости значений продукции (шт./дм²) сосновых лубоедов

В и д лубоеда	Значение статистических показателей						
	N, шт.	M ± m	max	C _x , %	P _x , %	As	E
Данные Е.Г. Мозолевской (1983)							
<i>Tomicus piniperda</i>	454	3,11 ± 0,18	17,6	129,9	5,8	-	-
<i>Tomicus minor</i>	420	11,7 ± 0,66	75,8	116,3	5,7	-	-
Собственные данные							
<i>Tomicus minor</i>	1362	7,11 ± 0,25	78,1	127,9	3,5	3,001	13,401

Изменения показателя во времени происходят у ксилобионтов примерно одинаково во всех очагах их размножения. Наиболее высокие значения отмечаются в фазах нарастания численности и ее максимума, а низкие - в фазы разреживания популяции и особенно ее депрессии. Однако, картина эта в каждом конкретном очаге, также как и у каждого вида насекомого, имеет свои особенности, а величина показателя бывает самой разной. Продукция большого соснового лубоеда, к примеру, в условиях резерваций не превышает 1,3 шт./дм², а малого - 7,6 шт./дм². На горях же в первых двух фазах градационного цикла значения показателя составляют соответственно 4,0 ... 4,5 и 10 ... 12 шт./дм².

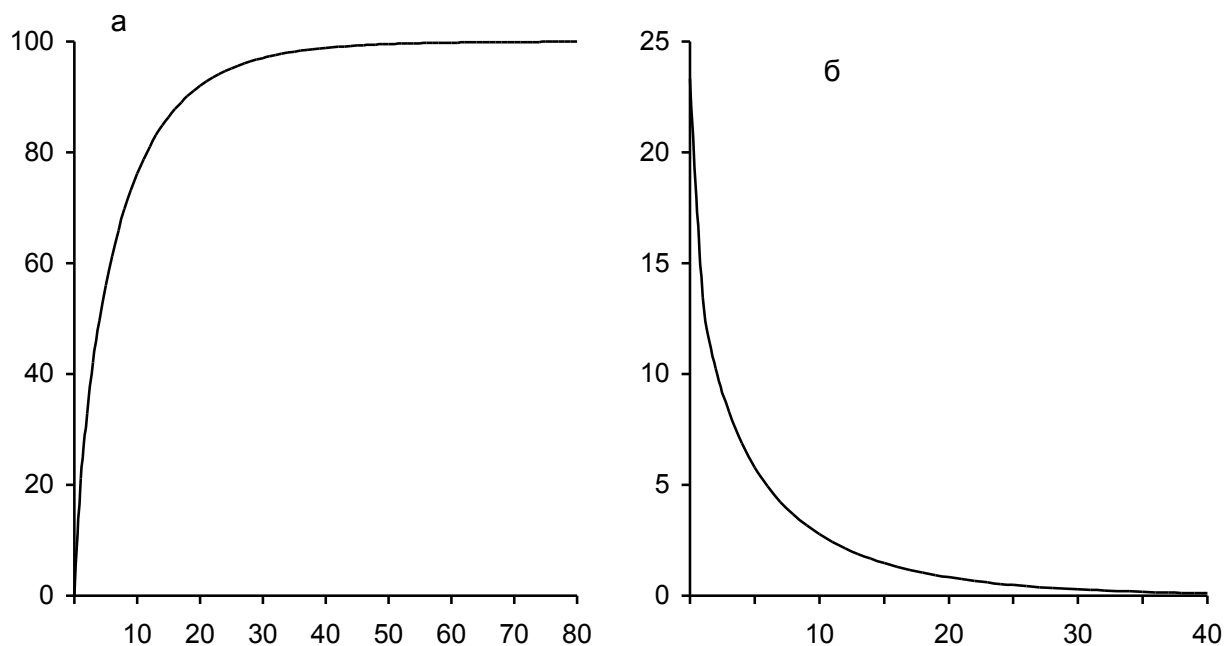


Рис 5.18. Интегральное (а) и частотное (б) распределение значений показателя продукции *Tomicus minor Hart.* в исследованной выборке: ось абсцисс - значение показателя продукции лубоеда, шт./ дм², ось ординат - значение плотности распределения величины, %.

Анализ данных свидетельствует о том, что показатель продукции позволяет довольно успешно оценить условия развития ксилобионтов в том или ином насаждении. Установлено, что нормативы для большого лубоеда, рекомендованные для этой цели «Наставлением по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей лесов» (М., 1975), полностью оправдывают себя. Для оценки же успешности развития малого соснового лубоеда в насаждениях данную шкалу целесообразно скорректировать – средние значения продукции на дереве в целом будут составлять 6,1...12,0 шт./дм², а высокие - более 12,1 шт./дм² (на отдельных палетках соответственно 8,3 ... 16,6 шт./дм² и более 16,6 шт./дм²).

Данные нормативы позволяют объективно оценить состояние популяций сосновых лубоедов и перспективы развития вспышки их массового размножения, а также наметить необходимые санитарно-оздоровительные мероприятия в ослабленных насаждениях. Низкие значения продукции (у большого соснового лубоеда менее 3,0 шт./дм², а у малого – менее 6,0 шт./дм²) свидетельствуют о неудовлетворительных условиях для развития ксилобионтов и отсутствии угрозы расширения очага размножения. Средние значения показателя (у БЛ 3,1...5,0, а у МЛ 6,1...12,0 шт./дм²) в действующем очаге указывают на его затухание. Эти же значения в ослабленных насаждениях или в резервациях должны настоятельно лесопатологов и обязывают их выяснить причины благоприятных условий развития лубоедов. Высокие значения продукции требуют принятия опера-

тивных мер по ликвидации очага размножения ксилобионтов и оздоровлению насаждений.

В процессе изменения величины продукции лубоедов не остается постоянной и плотность их поселения. Это обстоятельство не следует упускать из виду, т.к. многочисленными исследованиями давно доказана зависимость первого показателя от второго (Головянко, 1926; Ильинский, 1928, 1931б; Nuorteva, 1954; Паньшин, 1964; Кобзарь, Катаев, 1968; Огибин, 1974б; Berryman, 1974, 1976; Лебедева, 1981, 1983; Липаткин, 1985). Для анализа взаимозависимости между этими двумя популяционными параметрами все исследователи использовали усредненные данные отдельных палеток. В результате этого были выявлены закономерности, но оказалась упущенной весьма важная информация. В частности, из поля зрения выпал тот факт, что продукция ксилобионтов имеет значительную вариацию даже в пределах одного значения плотности поселения. Эта изменчивость вызывается различиями экологической обстановки, складывающейся в период их подкорового развития. Здесь налицо оказался тот случай, когда, по словам Ф. Кнайта (Knight, 1967), из-за чрезмерного увлечения вычислениями средних величин упускается из виду поведение животных и не замечается резких индивидуальных различий в измеряемых популяционных параметрах.

При анализе зависимости величины продукции от плотности поселения лубоедов, как и других популяционных параметров между собой, нами был использован точечный график. Преимущество такого графика заключается в том, что он показывает не только взаимное изменение показателей, но и наглядно отражает все разнообразие значений, свойственное им. Учет же изменчивости позволяет экологу получить значительно больше информации, чем оперирование средними величинами (Whitham, 1981). Данные графики, к сожалению редко пока используемые исследователями (Hellqvist, 1984), являются очень емкими и компактными носителями информации.

На графике, построенном по данным 1362 круговых палеток, видно, что точки рассеяны на довольно обширном, но замкнутом поле, которое ограничено снизу осью абсцисс, а сверху линией, проходящей через точки максимальных значений показателя продукции (рис 5.19). С биологических позиций это поле отражает условия существования и продуктивность популяции лубоеда во всем диапазоне разнообразия экологической обстановки, а функция $Y_{sup.} = f(x)$ показывает успешность его развития в оптимальных экологических условиях при изменении плотности поселения и может быть названа **кривой биологического предела продуктивности вида**. Данную кривую, которая резко выраженную точку оптимума, *Tomicus piniperda* описывает уравнение регрессии $Y = 94,9 \cdot X \cdot \exp(-1,12 \cdot X)$, а у *Tomicus minor* $Y = 32,82 \cdot X \cdot \exp(-0,103 \cdot X^{1,187})$, где Y – значение продукции лубоеда, шт./дм²; X – значение плотности его поселения, семей/дм².

Результаты исследований показывают, что полной гибели потомства лубоеда, при развитии его в оптимальных экологических условиях, не происходит

не только во всем диапазоне эмпирических значений плотности поселения, но и даже при тех значениях, когда теоретически, по А.И.Ильинскому (1928), должно наблюдаться полное вымирание в результате "самоудушения" (при $a = 15,5$ семей/дм²). Таким образом, подтверждаются высказывания И.В.Паньшина (1962, 1963) и Р.Бивера (Beaver, 1974) о том, что смертность короедов от внутривидовой конкуренции никогда не достигает в природе 100%. Прямое доказательство этого факта обнаружено нами в 1996 году в дереве, отмершем в здоровом 80-летнем древостое - на палетке площадью 10,2 дм², взятой в середине района поселения лубоеда, продукция составляла 13,63 шт./дм² при плотности поселения 21,08 семей/ дм².

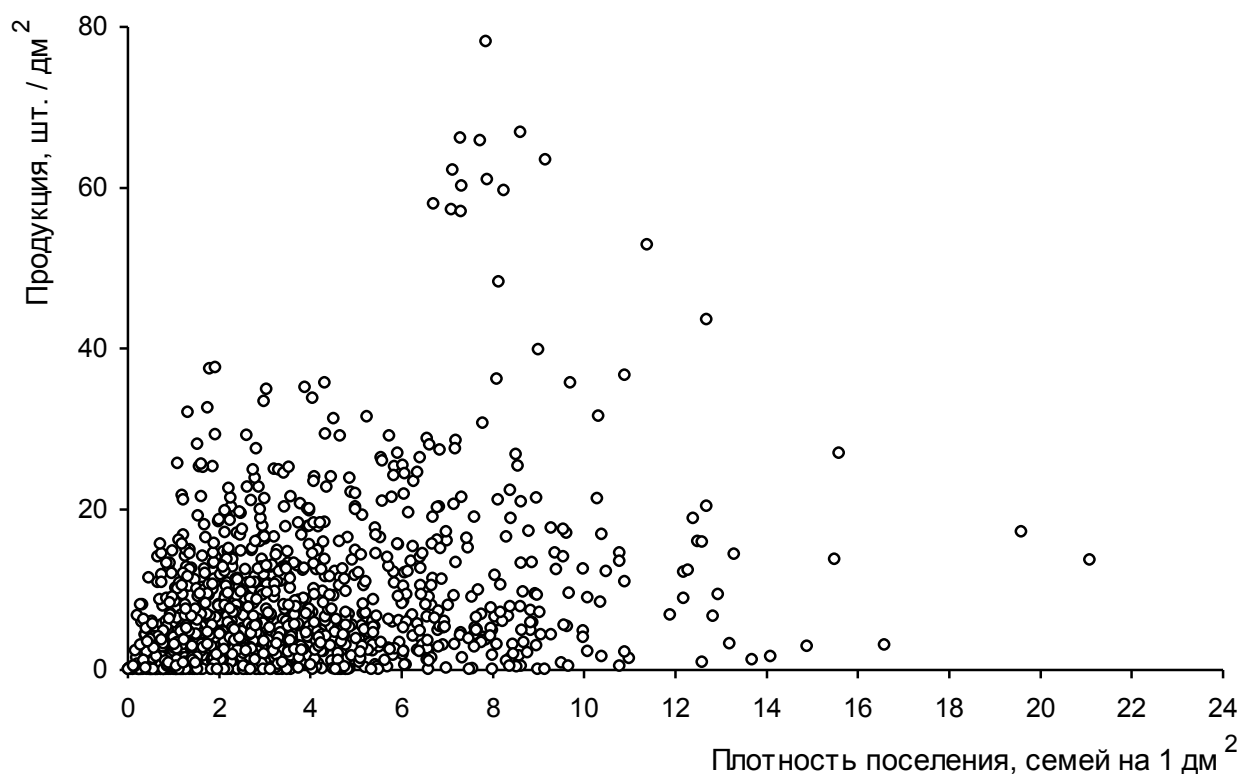


Рис 5.19. Изменение значений продукции у *Tomicus minor* Hart. на круговых палетках при различной плотности поселения.

Выявленный предел величины продукции, функция кривой биологического предела продуктивности вида и координаты ее точки перегиба (оптимума) имеют большое информативное значение, т.к. позволяют глубже проанализировать популяционную динамику короедов. Для этой цели можно предложить ряд новых показателей: $K_1 = a_{\text{факт}} / a_{\text{опт.}}$, $K_2 = p_{\text{факт}} / p_{\text{мах}}$, $K_3 = p_{\text{факт}} / p_{\text{суп}}$, где $a_{\text{факт}}$ - фактическое значение плотности поселения короеда, семей/дм²; $a_{\text{опт.}}$ - оптимальная плотность поселения, при которой отмечается наивысшая продуктивность микропопуляции (соответствует точке перегиба кривой; у *Tomicus piniperda* $a_{\text{опт.}} = 0,89$ семей/ дм², а у *T. minor* - 5,87 семей/дм²);

p -фактическое (факт.) и максимальное (max) значения продукции, шт./дм²; p_{sup} - предельно возможное значение продукции, вычисленное по функции $Y_{sup} = f(x)$. Показатель K_1 можно назвать коэффициентом оптимальности поселения, K_2 - коэффициентом реализации потенциальной продуктивности, а K_3 - коэффициентом качества условий среды в период подкорового развития его потомства. Использование последнего из них, предложенного А. Берриманом (Berryman, 1976 а, б), позволяет исключить влияние показателя плотности поселения ксилобионтов на изменение продуктивности их популяции и объективно оценить при популяционном анализе роль факторов среды в этом процессе.

Исследования показали, что плотность поселения у *Tomicus piniperda* в большинстве случаев близка к оптимальной (ср. $K_1 = 1,19$), однако, несмотря на это, потенциальная продуктивность реализуется у него в среднем не более, чем на 10%. Основная причина - низкое качество среды обитания. У *T. minor* плотность поселения значительно ниже оптимума (ср. $K_1 = 0,57$), что свидетельствует в какой-то степени о слабой резистентности заселяемых им деревьев и его пассивности в процессе их отмирания. Значения коэффициентов K_2 и K_3 у него также невысокие.

Одним из важнейших популяционных параметров является **энергия размножения**, вычисляемая как отношение численности молодого поколения к старому (родительскому). Этот показатель наилучшим образом характеризует условия развития ксилобионтов, направление и темпы изменения их численности. Энергия размножения, как показали исследования, - очень изменчивый показатель (табл. 5.10, 5.19). Кривые распределения, лучше всего описываемые функцией Вейбулла $Y=100 \cdot [1 - \exp(-0,854 \cdot X^{0,838})]$ при $R^2 = 0,997$, сильно асимметричны со сдвигом в область низких значений (рис 5.20). Средняя величина показателя составляет 1,38 единиц, высокие значения крайне редки. Так, вероятность обнаружения поселений *Tomicus minor*, в которых энергия размножения составляет более двух единиц, не превышает 20 % .

Таблица 5.19

Параметры изменчивости значений энергии размножения сосновых лубоедов

В и д лубоеда	Значение статистических показателей						
	N, шт.	M ± m	max	C _x , %	P _x , %	As	E
Данные Е.Г. Мозолевской (1983)							
<i>Tomicus piniperda</i>	452	3,10 ± 0,27	28,6	186,8	8,7	-	-
<i>Tomicus minor</i>	419	2,47 ± 0,19	19,6	156,7	7,7	-	-
Собственные данные							
<i>Tomicus minor</i>	1362	1,38 ± 0,048	15,2	127,5	3,5	2,897	11,811

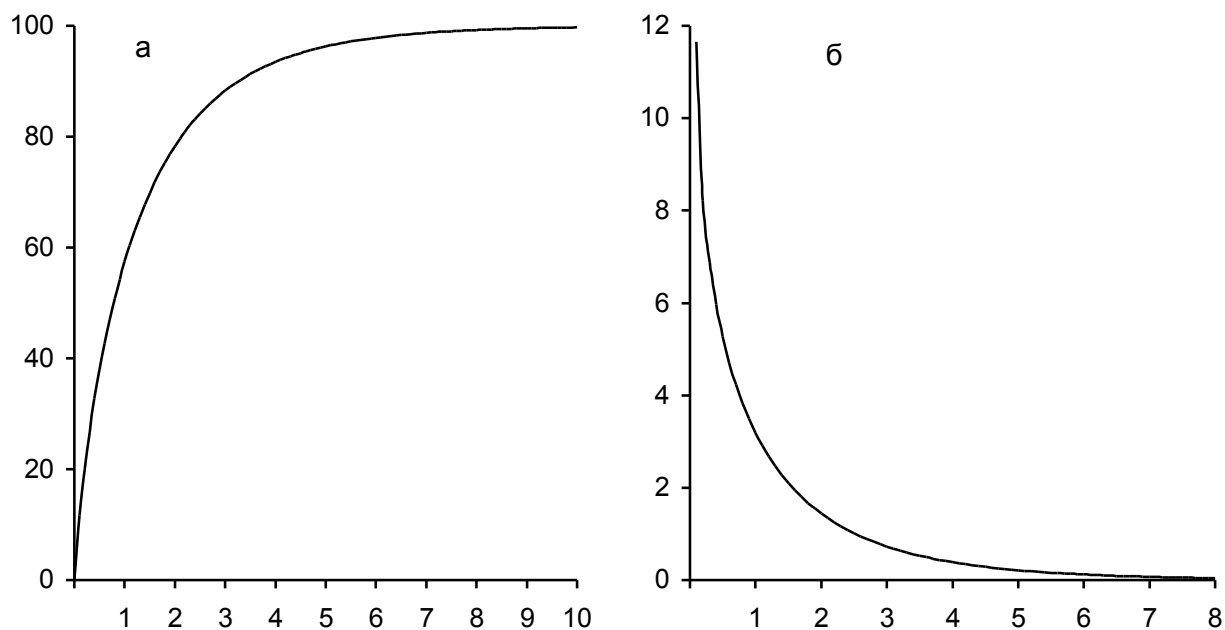


Рис 5.20. Интегральное (а) и частотное (б) распределение значений показателя энергии размножения *Tomicus minor* Hart. в исследованной выборке: ось абсцисс - значение показателя энергии размножения лубоеда, отн. единиц; ось ординат - значение плотности распределения величины, %.

Многими исследователями (Головянко, 1926; Ильинский, 1928, 1931б; Nuorteva, 1954; Паньшин, 1964; Кобзарь, Катаев, 1968; Огибин, 1974; Вегуман, 1974, 1976а; Лебедева, 1981, 1983; Катаев, 1983; Мозолевская, 1983; Липаткин, 1985;) показано, что энергия размножения у короедов функционально связана с плотностью их поселения на кормовых объектах. Проведенные нами исследования не подтвердили этого вывода. Рассматривая характер связи между этими величинами, обнаруживаем слабое влияние одного показателя на другой ($\eta^2 = 0,056$). На графике видно, что точки рассеяны на довольно обширном поле, которое ограничено снизу практически осью абсцисс, а сверху линией биологического предела, проходящей через точки максимальных значений показателя (рис 5.21) и описываемой у *Tomicus piniperda* уравнением регрессии $Y = 47,45 \cdot \exp(-1,12 \cdot X)$, а у *T. minor* $Y = 16,41 \cdot \exp(-0,103 \cdot X^{1,187})$, где Y – значение энергии размножения лубоеда, относительных единиц; X – значение плотности его поселения, семей/дм².

Энергия размножения, как и все предыдущие популяционные показатели, значительно изменяется во времени (табл. 5.10). Результаты исследований, а также анализ литературного материала (Агафонов, Куклин, 1979; Анисимова, Соков, 1975; Быков, 1987; Галасьева, 1977; Душин, Горячева, 1978; Лебедева, Галасьева, 1980; Мозолевская, 1981; Мозолевская, Галасьева, 1978; Мозолевская, Галасьева, Лебедева, 1981; Трофимов, Липаткин, 1988) свидетельствуют о том, что ход его изменения в очагах общих (развивающимся очагам свойственны высокие отметки, а затухающим – низкие), но скорость изменения значений, как и

сами значения, довольно различны, что ограничивает градологическую значимость абсолютных значений показателя. К такому же выводу пришли А.Д.Маслов и Л.С.Матусевич (1986), проанализировав популяционную динамику короеда типографа.

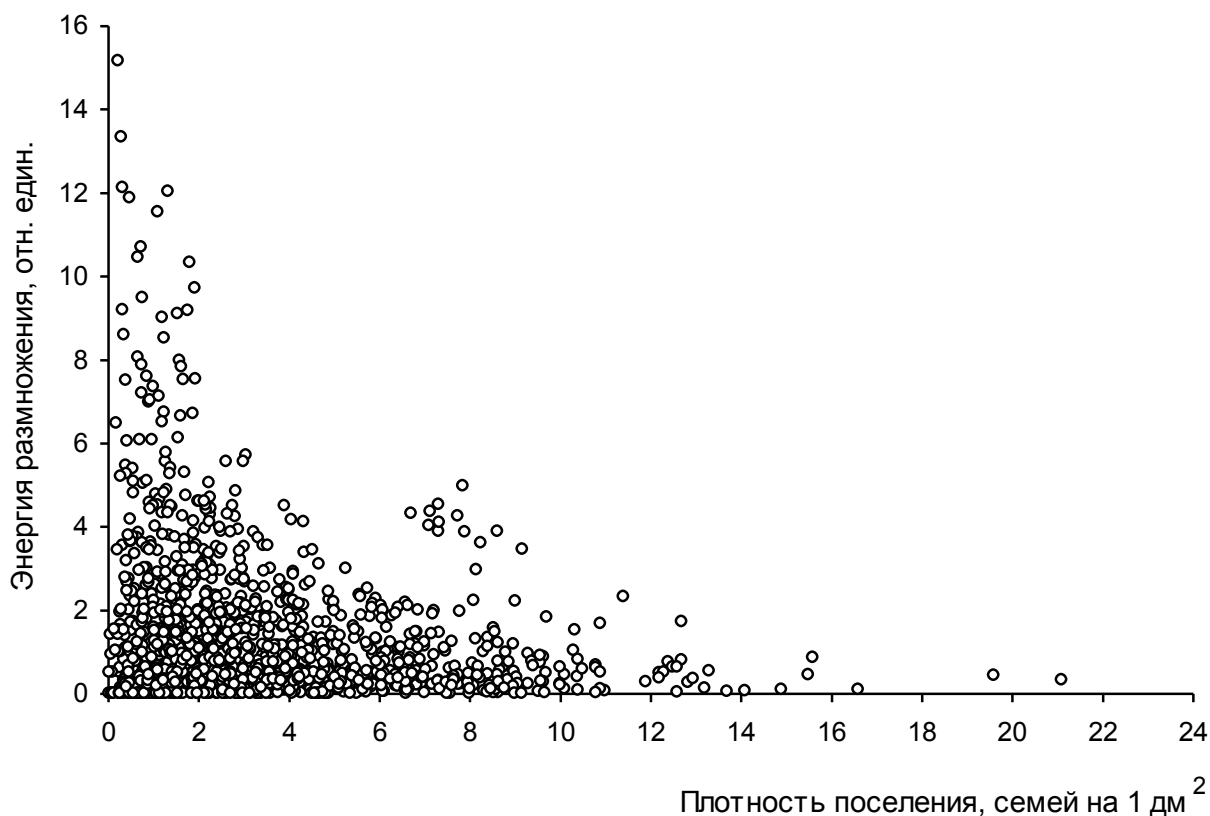


Рис 5.21. Изменение значений энергии размножения *Tomicus minor Hart.* на круговых палетках при различной плотности поселения.

Проведенные исследования позволили выделить на плоскости "плотность поселения - энергия размножения" ряд зон, соответствующих определенным условиям развития лубоедов: ограниченного роста популяции, благоприятных и особо благоприятных условий (рис 5.22). Зона ограниченного роста популяции расположена между осью абсцисс и кривыми $Y = 3,45 \cdot \exp(-1,12 \cdot X)$ у *Tomicus piniperda* и $Y = 3,22 \cdot \exp(-0,233 \cdot X^{1,187})$ у *T. minor*, где Y – значение энергии размножения лубоеда; X - значение плотности его поселения, семей/дм². Зона особо благоприятных условий ограничена сверху кривой биологического предела значений энергии размножения, а снизу кривыми: у *Tomicus piniperda* $Y = 9,15 \cdot \exp(-1,12 \cdot X)$, у *T. minor* - $Y = 7,95 \cdot \exp(-0,168 \cdot X^{1,187})$. Каждой из зон характерны свои особенности развития популяций лубоедов. Каждая из зон, в свою очередь, подразделяется на области роста численности и ее снижения, границей между которыми является прямая, соответствующая значению энергии размножения, равному единице.

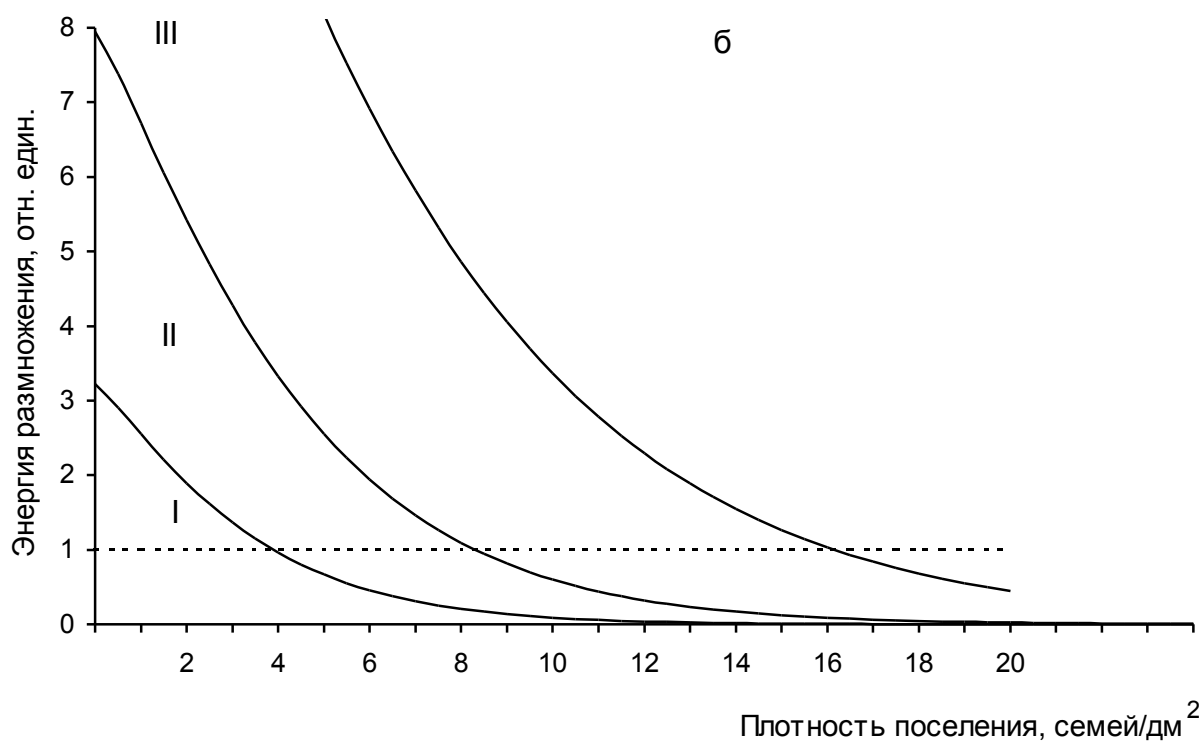
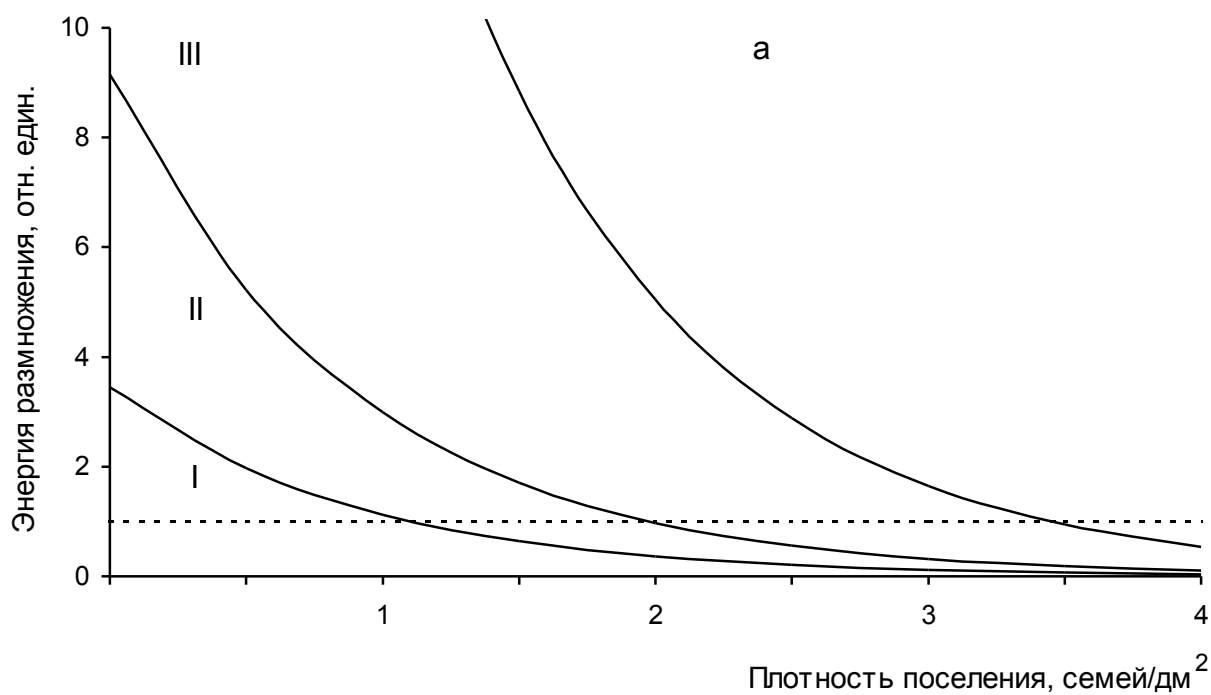


Рис 5.22. Зоны условий размножения сосновых лубоедов (а - *Tomicus piniperda*, б - *T. minor*) на плоскости «плотность поселения - энергия размножения: ограниченного роста (I), благоприятных (II) и особо благоприятных условий (III) .

Условия зоны ограниченного роста соответствуют здоровым и незначительно ослабленным насаждениям. Увеличение численности лубоедов возможно лишь в узких пределах плотности поселения. У большого соснового лубоеда она не превышает 1,2...1,3 семей/дм², а у малого – 3,75...4,0 семей/дм². При недостатке корма лубоеды вынуждены селиться более плотно, что приводит к уменьшению их численности. Под действием модифицирующих и регулирующих факторов траектория временных изменений популяционных показателей постоянно флуктуирует в данной зоне.

В зоне благоприятных условий размножения, которые создаются в ослабленных древостоях, лубоеды могут наращивать свою численность при более высоких, чем в первой зоне, плотностях поселения. По мере исчерпания кормовых ресурсов, в случаях одновременного воздействия ослабляющего фактора, популяция входит в область снижения численности и в зону ограниченного роста. Очаги, развивающиеся в пределах этой зоны, быстро затухают, а популяции лубоедов на процесс распада древостоев влияние оказывают слабое и не образуют миграционных очагов в здоровых насаждениях. С хозяйственной точки зрения в подобных очагах необходимо проводить лишь санитарно-оздоровительные мероприятия, заключающиеся в уборке усохших, свежезаселенных и наиболее ослабленных деревьев. Активные же меры борьбы с лубоедами и организация последующего детального надзора за состоянием их популяций не целесообразны.

В случае прогрессирующего ослабления древостоев в них могут возникнуть благоприятные условия для размножения лубоедов, которые наращивают здесь свою численность даже при очень высоких плотностях поселения (у *Tomicus piniperda* при 2,1...3,3, а у *T. minor* при 8,5...16 семей/дм²), что приводит к образованию избыточно-плотных популяций, оказывающих сильное давление на лесные экосистемы. Подобная ситуация требует незамедлительного принятия активных мер по борьбе с ксилобионтами и оздоровлению древостоев или сплошной их вырубке.

Использование данного графика в научных исследованиях и практике лесозащиты позволит объективно оценить состояние популяций лубоедов и прогнозировать их динамику, принять своевременное и правильное решение по проведению санитарно-оздоровительных мероприятий.

Почти сходным с энергией размножения образом изменяется у лубоедов их **выживаемость**, вычисляемая как отношение продукции к числу отложенных яиц на 1 дм² поверхности кормового субстрата. У *Tomicus piniperda* коэффициент корреляции между этими величинами равен 0,814, а у *T. minor* – 0,837. Отсутствие полного сходства объясняется изменением плодовитости самок. Данный показатель, однако, несет в себе дополнительную информацию - он характеризует изменение численности популяции в процессе онтогенеза.

Оценка выживаемости короедов довольно трудоемка и поэтому вполне естественно желание исследователей найти способы косвенного определения данного показателя (Ильинский, 1931б; Berrymann, 1968; Огибин, 1973; Арефин,

1983; Лебедева, 1983; Матусевич, 1986). Для этой цели, как было отмечено выше, лучше всего подходит показатель плотности общей или продуктивной (с яйцевыми камерами) длин маточных ходов на единицу площади кормового субстрата (мм/дм²).

Выживаемость у лубоедов, как показали исследования, является очень изменчивым показателем (табл. 5.20). Кривые распределения сдвинуты в область низких значений (рис 5.23). Для их аппроксимации наилучшим образом подходит функция $Y=100 \cdot \{1 - \exp[-0,087 \cdot (X + 0,56)]\}$ при $R^2 = 0,999$.

Таблица 5.20

Параметры изменчивости значений выживаемости (%) *Tomicus minor*

N, шт.	M ± m	max	C _x , %	P _x , %	As	E
1362	11,3 ± 0,34	82,2	109,6	3,0	2,048	5,328

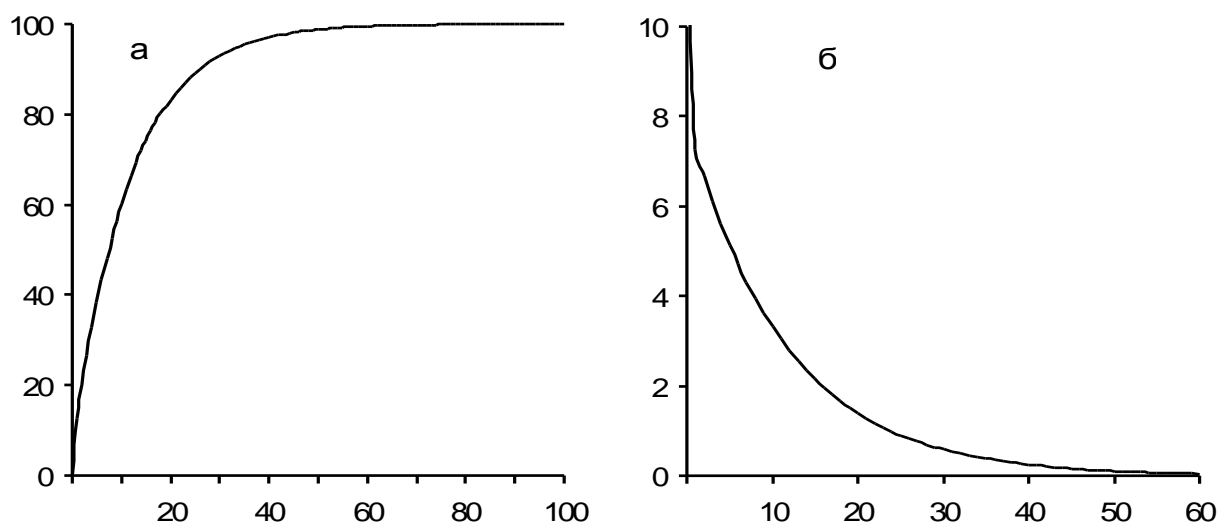


Рис 5.23. Интегральное (а) и частотное (б) распределение значений показателя выживаемости *Tomicus minor* Hart. в исследованной выборке: ось абсцисс - значение показателя выживаемости потомства лубоеда, %; ось ординат - значение плотности распределения величины, %.

Факторы выживаемости лубоедов в период их развития на дереве очень многообразны и требуют специального рассмотрения. Их анализ будет проведен ниже в соответствующем разделе работы.

Традиционным показателем, характеризующим распространение насекомых-ксилобионтов в древостоях, является **встречаемость**, определенная как доля заселенных конкретным видом деревьев от общего числа усохших в текущем году или за определенный промежуток времени. Этот параметр, как будет показано в следующем разделе работы, довольно информативен и позволяет вполне успешно оценить условия среды обитания ксилобионтов в насаждениях и исходную жизнеспособность заселенных ими деревьев.

Показатель встречаемости, при всей простоте его применения, не лишен недостатков. Он не учитывает степени освоенности ксилобионтами кормовых ресурсов - ведь встречаемость единичных и массовых их поселений далеко не одно и то же. Для устранения этого недостатка исследователями предложен показатель относительной заселенности (Мозолевская, 1974; Катаев, 1980, 1983; Мозолевская, Катаев, Соколова, 1984), определяемый как отношение фактической площади заселения дерева (древостоя в целом) к площади поверхности всего ствола дерева (всех деревьев текущего отпада в древостое) или же к площади потенциально возможного района поселения насекомого (это, на наш взгляд, биологически более оправдано).

Для оценки показателя степени освоенности площади кормового субстрата можно воспользоваться известными методами лесной таксации (Анучин, 1960), предусматривающими измерение диаметра или длины окружности ствола в нескольких равноотстоящих точках. Такой подход, однако, довольно трудоемок и поэтому вполне закономерно стремление исследователей к его упрощению (Ярошевич, 1966; Бородин, 1976; Катаев, 1980, 1989; Антанайтис, Загреев, 1981; Мозолевская, Катаев, Соколова, 1984). Нами разработан довольно простой способ (Демаков, 1988), предусматривающий измерение небольшого числа параметров, обычно всегда используемых при детальном энтомологическом анализе модельных деревьев. Расчет площади района поселения насекомого-ксилобионта на дереве ($S_{\text{рп}}$, дм^2) проводится по формуле $S_{\text{рп}} = S_{\text{ств}} \cdot (p_{\text{к}} - p_{\text{н}})$, в которой $S_{\text{ств}}$ – площадь поверхности ствола дерева, $p_{\text{к}}$ – относительная площадь поверхности ствола от его основания до конца района поселения ксилобионта, доля единицы; $p_{\text{н}}$ – относительная площадь поверхности ствола от его основания до начала района поселения ксилобионта, доля единицы.

Величину площади поверхности ствола дерева, как показали расчеты, определяет небольшое число параметров. Наилучшую аппроксимацию исходных данных по 187 деревьям сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произраставших в древостоях различного возраста (55...240 лет) и условий произрастания ($A_2...A_5$), обеспечивали следующие уравнения регрессии, позволяющие получать результаты с погрешностью $\pm 0,37... 0,98\%$:

$$S_{\text{ств.}} = 2,356 D_{1,3}^{0,979} \cdot L^{0,956}; S_{\text{ств.}} = 2,630 D_{0,5L}^{0,958} \cdot L^{1,068};$$

где $S_{\text{ств}}$ - площадь поверхности ствола дерева, дм^2 ; D - диаметр дерева на высоте 1,3 м от его основания и на середине длины ствола, см; L - протяженность ствола дерева, м.

Относительная площадь поверхности ствола *Pinus sylvestris* от его основания до какой-либо отметки может быть вычислена с погрешностью $\pm 0,23\%$ по формуле: $p_i = 1,28 X + 0,21 X^2 - 0,49 X^3$, где X - протяженность отрезка ствола от его основания до отметки X_i в долях единицы длины всего ствола.

5.2.3. Параметры видовой структуры ксилобионтных энтомокомплексов и их информативное значение

Познание закономерностей формирования видовой структуры сообществ и методов ее количественного описания - одна из центральных проблем современной экологии (Романовский, 1992). Она существует, вероятно, с момента зарождения биоценологии как науки и, несмотря на большое число разработок (Connell, Orias, 1964; Margalef, 1967; Whittaker, 1970; Hurbert, 1971; Чернов, 1971; 1991; Pielou, 1975; Песенко, 1978, 1982; Dennis, Patil, 1979; Левич, 1980; Odum, 1989; Мэггаран, 1992), окончательно до сих пор не решена. В среде специалистов-экологов продолжаются горячие споры по поводу информативной значимости параметров видовой структуры ценозов, что отчасти связано с недостатком современных знаний по этому сложному вопросу, поскольку сравнительная характеристика достаточно широкого их набора проведена еще для очень небольшого числа реальных сообществ (Margalef, 1967; Гиляров, Маркина, 1976; Hicks, 1980; Пенев и др., 1994; Бурковский, Кашунин, 1995). Существующие методы измерения структуры (биоразнообразия) сообществ, как считают Ю.Г. Пузаченко и А.Ю. Пузаченко (1996), не имеют под собой теоретически обоснованной содержательной трактовки. Результаты измерений позволяют лишь определить степень биоразнообразия, но не могут объяснить причин, его породивших. Принципиальные трудности на пути оценки "качества" и широкого использования мер структурной организации сообществ, по мнению Ю.А. Песенко, детально рассмотревшего этот вопрос в своей монографии (1982), возникают не только из-за слабой разработанности общей теории разнообразия и методологии их практического применения, но и отсутствия какой-либо объективной шкалы отсчета, независимой от принятой концепции.

Успешному решению проблемы несомненно будет способствовать дальнейшее накопление фактического материала и сравнительный анализ широкого набора параметров видовой структуры, проведенный для самых разнообразных реальных сообществ, развитие которых проходит в различных экологических условиях. Необходимо, вероятно, обратить пристальное внимание на изучение структурной организации комплексов насекомых, являющихся неотъемлемым компонентом многих экосистем, в том числе и лесных. Данная проблема применительно к лесной энтомологии является новой. Методы ее изучения известны пока небольшому числу исследователей (Кондаков и др., 1982, 1985; Чемерис, 1992; Демаков, 1995). Параметры структурной организации энтомокомплексов совершенно не используются в практике лесозащиты, хотя, как можно предположить по аналогии с сообществами других организмов (Чернов, 1971; Песенко, 1978, 1982; Левич, 1980; Мэггаран, 1992), они несут большой объем информации о состоянии лесных экосистем.

Известно (Реймерс, 1994), что никакая система не может состоять из абсолютно идентичных элементов (закон необходимого разнообразия), как и не могут разнородные элементы в ней быть равнообильными. Напротив, в природе большая часть элементов относится к редко встречающимся, а меньшая - к часто (Чердынцев, 1956; Кальвин, 1971; Арапов, Ефимова, Шрейдер, 1975; Кудрин, 1993). Еще Ч. Дарвин (1937) сделал вывод, что огромное число видов всех классов во всех странах принадлежит к числу редких. Все элементы системы всегда можно расположить в некоторый ряд, упорядочив так, что $X_1 > X_2 > \dots X_i \dots > X_n$, где X_i - число особей, суммарная масса или любой другой параметр состояния элемента. Такой ряд называется ранговым, где каждому элементу системы, согласно занимаемого им места, присваивается определенный номер от 1 до n . Один из методов отображения видовой структуры сообществ и оценки степени их сложности, исходя из наличия данного феномена, основан на использовании функций рангового распределения видов по обилию. Исходно этот подход был связан с биологической проблематикой (Левич, 1980), но в настоящее время он с успехом используется при исследовании сложных систем во многих областях знаний (Арапов, Ефимова, Шрейдер, 1975; Кудрин, 1993). Ранговое распределение представляет собой некий эмпирический закон, отражающий природу изучаемого объекта (Федоров, Сахаров, Левич, 1982; Суховольский, 1995; Пузаченко Ю.Г. и А.Ю., 1996) и естественный отбор элементов в нем (Кудрин, 1993). Если же имеется эмпирический закон, то с позиций гипотезы о его предопределенности можно исследовать возможные причины отклонения от него.

Кривые рангового распределения, или кривые доминирования, исследуются традиционными методами математической статистики путем подбора аппроксимирующих функций и вычисления их параметров. Значение параметров этих функций, по мнению некоторых исследователей (Левич, 1980; Федоров, Левич, 1980; Федоров, Сахаров, Левич, 1982), объективно и точно отражают состояние сообществ, чутко реагируя на их малейшие изменения. Установлено, к примеру (Мэгарран, 1992), что в благоприятных условиях среды ранговое распределение видов в сообществах описывается в большинстве случаев лог-нормальной функцией, а в экстремальных оно чаще всего соответствует геометрическому ряду (сходным образом распределяются виды в молодых, недавно сформировавшихся сообществах).

Поиском математических моделей рангового распределения видов в биологических системах одним из первых, вероятно, занялся японский исследователь И. Мотомура (I. Motomura, 1932), который установил, что численность i -того вида (N_i) зависит от занимаемого им рангового положения в сообществе (i), подчиняясь геометрической прогрессии, и численности вида-доминанта (N_1). В качестве модели была выбрана функция вида $N_i = N_1 \cdot z^{i-1}$, где z - константа И.Мотомуры ($z = 0,7 \dots 0,8$). Последующие исследования (Fischer, 1943; Preston, 1948, 1962; McArthur, 1957; MacInthoch, 1962) показали,

что данная закономерность является одним из частных случаев рангового распределения видов в сообществах. К настоящему времени для их описания предложено большое число моделей (см. обзоры: Whittaker, 1970; Песенко, 1978; 1982; Левич, 1980; Мэгарран, 1992; Пузаченко Ю.Г. и А.Ю., 1996), обеспечивающих надежную аппроксимацию данных в пределах конкретных типов или классов сообществ.

Большинство существующих моделей, однако, не является отражением свойств конкретных сообществ, а представляет собой просто удобный способ описания имевшихся эмпирических рядов рангового распределения видов, поскольку значения их параметров не имеют реального биофизического смысла. Всеми исследователями, занимавшимися данным вопросом, признается, что параметры функции рангового распределения видов по обилию могут отражать условия среды, в которых развиваются анализируемые сообщества, однако конкретных количественных значений их ни в одной работе не представлено.

Ранговое распределение видов в энтомокомплексах - это итог противоречий, компромисс между биологическими потребностями видов и возможностями среды (кормовая база, энтомофаги и абиотика) Априори предполагается, что каждый вид в сложившемся комплексе должен занимать по обилию свое i -тое место (ранг), зависящее от его биологических особенностей (сроков лета, трофической валентности, активности) и степени ослабленности древостоя, определяющей процесс формирования экологических ниш насекомых-ксилобионтов.

В результате проведенных расчетов, выполненных на основе собственного полевого материала и данных, почерпнутых из литературных источников (Прозоров, 1929; Яцентковский, 1934; Машнина, 1958; Здрайковский, 1960; Воронцов, 1961, 1963; Волков, 1984; Ковалев, 1984; Селиховкин, 1988; Огибин, 1989; Шелуха, 1989; Быков, 1990; Чемерис, 1992), было установлено, что лучшей математической моделью рангового распределения видов насекомых по их встречаемости является известная функция Ципфа-Парето-Мандельброта $W_i = W_1 \cdot \exp[-a \cdot (R_i - 1)^b]$. Все параметры этой функции, имеют конкретный биофизический смысл (W_i и W_1 - встречаемость видов соответственно i -того и первого рангов, %; R_i - ранг вида в порядке снижения его встречаемости ($R = 1, 2 \dots k$); a - интенсивность (скорость) истощения кормовой базы ксилобионтов, b - параметр, численно отражающий действие факторов, тормозящих (при $b > 1$) или ускоряющих (при $b < 1$) течение процесса и характеризующий интенсивность волны стрессового возбуждения физиологического состояния дерева, зависящей от степени его резистентности. Выбор встречаемости видов в качестве меры их обилия в энтомокомплексе не случаен и объясняется тем, что имеет пока наибольшее распространение, поскольку оценка других количественных показателей обилия ксилобионтов сопряжена с большими трудностями.

Экологическая интерпретация полученных результатов по значениям параметров a и b модели, однако, довольно затруднена, т.к. их действие

взаимоположно. Об интенсивности процесса отмирания деревьев и заселения их насекомыми-ксилобионтами гораздо лучше судить по значению абсциссы характерной точки Q функции, ордината которой соответствует половинной величине обилия вида первого ранга и вычисляется по формуле $Y_Q = [-\ln(0,5) / a]^{1/b}$. Одним из главных факторов, определяющих значение этого параметра является размер заселяемых деревьев. Чем они крупнее, тем медленнее, при прочих равных условиях, идет процесс их отмирания и тем, как правило, больше значение этого параметра (рис 5.24). Значительную роль играют причины ослабления древостоев, величина стрессового воздействия и активность видов-первопоселенцев, которые ускоряют протекание процесса отмирания дерева.

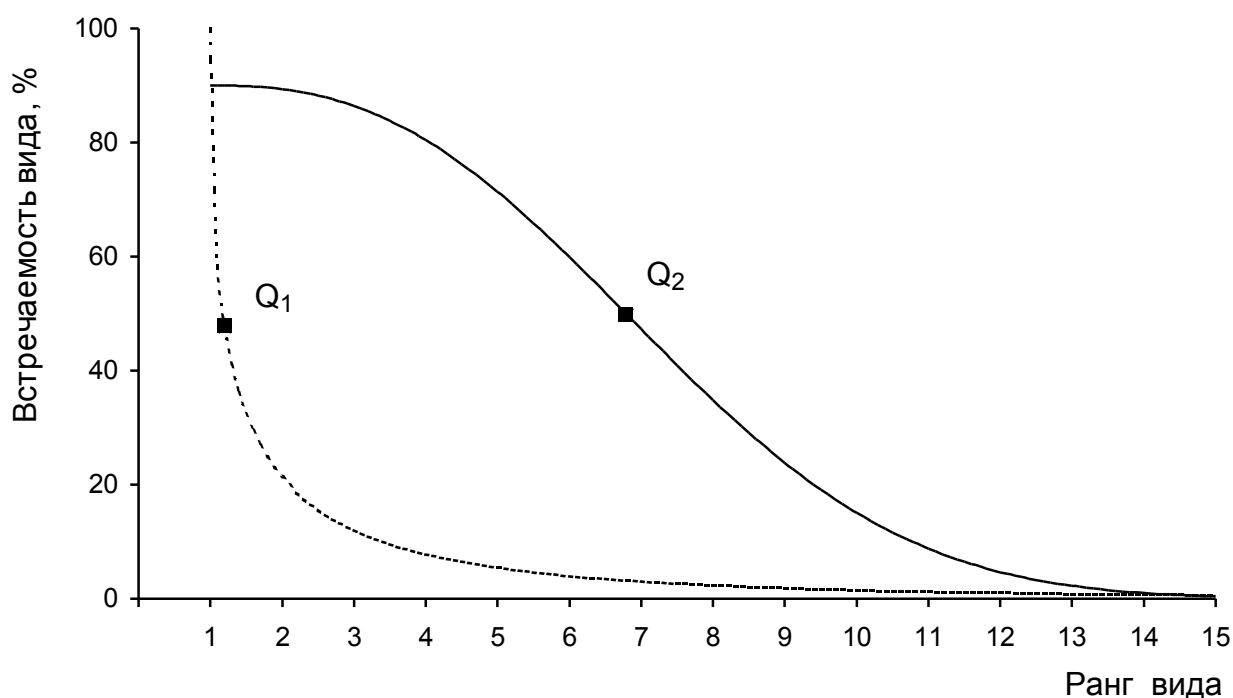


Рис. 5.24. Варианты рангового распределения видов насекомых-ксилобионтов в энтомокомплексах на деревьях различного размера (1 - естественный отпад в молодняках, 2 - заподсоченный толстомер).

По результатам исследований, отражающих пределы и характер изменчивости параметров функции рангового распределения ксилобионтных насекомых в энтомокомплексах сосновых лесов России (табл. 5.21), разработана оценочная шкала, предназначенная для практического использования (табл. 5.22). В исследовательской же работе целесообразно использовать стандартизованное значение показателя $Q_{st.} = (Q_i - Q_{min}) / (Q_{max} - Q_{min}) = (Q_i - 1,17) / 6,43$, изменяющееся от 0 до 1.

**Статистика параметров функции рангового распределения
видов в ксилобионтных энтомокомплексах (N = 88)**

Параметр функции	Значения статистических показателей параметров							
	<i>M</i>	<i>m</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>S_x</i>	<i>V</i>	<i>As</i>	<i>E</i>
<i>a</i>	0,256	0,035	0,0003	1,553	0,332	129,7	2,392	5,909
<i>b</i>	1,695	0,124	0,325	8,703	1,160	68,4	3,260	16,49
<i>X_Q</i>	3,864	0,139	1,170	7,600	1,308	33,8	0,085	0,222
<i>R²</i>	0,966	0,003	0,822	0,998	0,030	3,1	-2,765	9,738

Таблица 5.22

**Шкала для оценки условий развития комплекса насекомых-ксилобионтов и
исходной резистентности заселенных ими деревьев по значению абсциссы
точки Q функции рангового распределения видов**

Значение абсциссы точки Q	Интенсивность процесса отмирания деревьев	Условия развития энтомокомплексов	Исходная резистентность деревьев
Менее 2,5	Очень высокая	Очень плохие	Очень низкая
2,51 ... 3,80	Высокая	Плохие	Низкая
3,81 ... 5,10	Средняя	Средние	Средняя
5,11 ... 6,40	Низкая	Хорошие	Высокая
Более 6,40	Очень низкая	Очень хорошие	Очень высокая

Оценка видовой структуры сообществ часто ограничивается составлением таксономического списка видов и указанием их обилия. Обычно полагается, что видовое богатство косвенно отражает условия среды обитания сообществ, изменяясь обратно пропорционально степени ее сопротивления. Действительно, анализ накопленного биологами обширного материала, проведенный И.А. Рубцовым (1947), Р. Уиттекером (1965, 1969), Ю.И. Черновым (1975, 1991) и Э. Пианкой (1981), показал, что видовое разнообразие организмов возрастает в целом от полюсов к экватору (по мере увеличения тепла), от континентальных областей к приморским (по мере увеличения влажности климата).

От этой общей тенденции, однако, часто наблюдаются значительные отклонения. Несомненно, что в ответ на определенные условия среды формируются вполне определенные сообщества, но для этого необходим некоторый ресурс времени (часто немалый), для того чтобы в них внедрились новые виды, отсутствующие по каким-либо причинам на начальных этапах формирования, и выпали виды, неспособные адаптироваться друг к другу и к среде обитания (Вахрушев, Раутиан, 1992). Время является главнейшим фактором превращения неорганизованного видообразия в организованное, высокоупорядочен-

ное. Текущая величина видовой разнообразия, во многом зависящая от способности видов к расселению и размножению, мало что может сказать о степени организации сообществ и об условиях среды: она не обязательно максимальна там, где наиболее развиты и значимы ценотические отношения и благоприятны условия среды. Это хорошо иллюстрируют данные по комплексам насекомых-ксилобионтов, которые всегда имеют ограниченный ресурс времени для своего формирования, но обладают высокими миграционными способностями и большой плодовитостью.

Существенное значение на величину видовой разнообразия сообществ оказывает и такой важный ресурс как изменчивость среды. Видовое богатство, как показали А. Тинеман и П. Жаккар (по: Реймерс, 1994), прямо пропорционально разнообразию экологических условий в рамках биотопа или определенной территории. В условиях же гомогенной в пространстве и нестабильной во времени среды, формируются сообщества с бедным видовым составом, но значительным обилием особей. Это объясняется тем (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989), что в стабильной среде на популяции действует достаточно сильный К-отбор (отбор по выживаемости и конкурентоспособности), а в изменчивой, наоборот, r-отбор (отбор по скорости репродукции). Временная изменчивость среды наносит удар прежде всего по доминантам сообществ, ослабляя их конкурентоспособность и снижая напряженность внутриценотических отношений. Местообитания, имеющие сложную структуру, содержат большее число микробиотопов, чем биотопы с простой структурой. Возможности использования неоднородного местообитания более разнообразны, чем однородного.

Многочисленными исследованиями, обобщенными в монографиях по экологии и фитоценологии (Одум, 1975; Василевич, 1983; Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989), показано также, что величина видовой богатства сообществ в определенной степени зависит от пространства как одного из важнейших ресурсов среды. Это вполне объяснимо, так как чем больше пространства, тем больше неоднородности, разнообразия. Увеличение пространства приводит к увеличению вероятности заноса видов с окружающих территорий и вероятности случайного сохранения единичных особей видов в каком-либо укромном уголке, основная часть популяции которых выпала под действием того или иного неблагоприятного фактора. Большое видовое богатство сообществ, по данным Э. Пианки (1981), может быть обусловлено также либо небольшой шириной экологических ниш видов, либо большим их перекрытием.

Видовое богатство сообществ, таким образом, – это итог противоречий, по существу своеобразный компромисс между жизненными силами популяций различных видов и всеми ресурсами среды. Вычленив и оценить количественно векторы противодействующих сил довольно сложно, а часто и практически невозможно. Необходимо также отметить, что видовое богатство (**ВБ**) не отражает, по сути дела, структуры сообщества, т.е. характера организации входящих в него видов. Это позволяет сделать в полной мере лишь определенный

набор следующих индексов, широко используемых в биоценологии (Margalef, 1967; Василевич, 1969, 1972, 1983; Чернов, 1971; Пузаченко, 1971; Одум, 1975; Pielou, 1975; Песенко, 1978, 1982; Песенко, Боголюбов, 1979; Dennis, Patil, 1979; Миркин, Розенберг, 1983; Odum, 1989; Мэгарран, 1992):

1) видовой концентрации (**ВК**), соответствующий числу видов на элементарной учетной единице (применительно к насекомым-ксилобионтам данной учетной единицей является заселенное ими дерево-хозяин);

2) бета-разнообразия Уиттекера $\beta = \mathbf{ВБ} / \mathbf{ВН} - 1$;

3) разнообразия Шеннона-Уивера (**H**), вычисляемого по формуле: $\mathbf{H} = - \sum (\mathbf{p}_i \log_2 \mathbf{p}_i) = - [\sum (\mathbf{p}_i \ln \mathbf{p}_i)] / \ln 2$, где \mathbf{p}_i - доля обилия i -того вида в энтомокомплексе;

4) Шелдона (**Hh**), представляющего собой антилогарифм значения индекса Шеннона-Уивера, т.е. $\mathbf{Hh} = \text{antilog}_2 \mathbf{H}$ или $\mathbf{Hh} = 2^{\mathbf{H}}$ (соответствует, по сути дела, числу равнообильных видов в гипотетическом сообществе, сходном с данным по информационной насыщенности; индекс Шелдона можно назвать индексом условного видового богатства);

5) Пиелу (**E**), вычисляемого как $\mathbf{E} = \mathbf{H}_{\text{факт.}} / \mathbf{H}_{\text{макс}} = \ln 2 \cdot \mathbf{H}_{\text{факт.}} / \ln \mathbf{ВБ}$;

6) структурной организации $\mathbf{SO} = 100 \cdot (1 - \mathbf{E})$;

7) полидоминантности Гибсона (**GS**), являющегося обратной величиной индекса Симпсона, то есть $\mathbf{GS} = 1 / \sum (\mathbf{p}_i)^2$;

8) доминирования Бергера-Паркера (**BP**), равного обратной величине доли доминирующего в энтомокомплексе вида, т.е. $\mathbf{BP} = 1 / \mathbf{p}_{\text{макс}}$.

Значения данных параметров видовой структуры энтомокомплексов, как показали исследования, имеют сравнительно малую изменчивость (табл. 5.23): коэффициент вариации большинства индексов изменяется в пределах 25...35 %. Особенно слабо изменяются значения индексов Пиелу и Шеннона-Уивера, коэффициент вариации которых составляет соответственно всего 9,1 и 14,8 %. Это свидетельствует о том, что они намного слабее, по сравнению с популяционными параметрами сосновых лубоедов, отражают информацию об изменениях состояния среды обитания энтомокомплексов. Наиболее высокую изменчивость имеют индексы **SO** и β -разнообразия Уиттекера. Границы изменчивости индексов, представленные в таблице, являются своеобразной нормировочной шкалой, позволяющей оценивать экологические условия для развития энтомокомплексов. Приведение индексов к нормированному виду может быть проведено по формуле: $\mathbf{J}_{\text{норм.}} = (\mathbf{J}_i - \mathbf{J}_{\text{мин}}) / (\mathbf{J}_{\text{макс}} - \mathbf{J}_{\text{мин}})$, где \mathbf{J}_i - фактическое значение индекса, $\mathbf{J}_{\text{мин}}$, $\mathbf{J}_{\text{макс}}$ - соответственно минимальное и максимальное значения. Распределения значений основной массы индексов имеют незначительную асимметрию и небольшой эксцесс, приближаясь по своему типу к нормальному. Из всей группы показателей выделяются по этим признакам лишь индексы **E**, **SO** и β . Для описания кривых распределения значений всех индексов, как показали расчеты, лучше всего подходит функция Вейбулла (табл. 5.24).

Таблица 5.23

Статистика индексов видовой структуры комплексов насекомых-ксилобионтов

Индекс видовой структуры*	Значение статистических показателей индексов						
	M	m	min	max	C _x	As	E
ВБ	8,00	0,184	4	12	21,5	0,124	-0,342
ВК	3,36	0,122	1,11	5,90	34,2	0,086	-0,827
Н	2,56	0,040	1,37	3,29	14,8	-0,540	0,404
Нh	6,06	0,162	2,59	9,81	25,0	0,202	-0,127
GS	5,35	0,161	2,03	9,10	28,2	0,193	0,047
BP	3,29	0,066	1,68	4,67	18,7	-0,029	-0,056
E	0,86	0,079	0,57	0,97	9,1	-1,719	3,812
SO	13,8	0,839	3,27	43,1	57,1	1,719	3,812
β	1,60	0,090	0,50	4,77	52,9	1,402	2,297

* обозначения индексов приведены в тексте.

Таблица 5.24

Параметры функции распределения значений индексов видовой структуры комплексов насекомых-ксилобионтов

Индекс видовой структуры*	Значение параметров функции распределения $Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (X + c)^b]\}$			
	a	b	c	R ²
ВБ	0,0227	2,446	3,90	0,964
ВК	0,1460	1,657	1,10	0,994
Н	0,3040	3,673	1,35	0,996
Нh	0,0187	2,750	2,30	0,997
GS	0,0368	2,464	2,00	0,995
BP	0,1010	3,304	1,50	0,996
E	239,79	5,444	0,55	0,993
SO	0,0023	2,275	0,00	0,992
β	281,12	6,544	0,49	0,994

Все представленные индексы видовой структуры являются мерами сложности, организованности и неоднородности сообществ, косвенно свидетельствующими об условиях среды их обитания. Степень сложности сообществ отражают индексы **ВБ**, **ВК**, **Н**, **Нh**, **GS**, **BP**, а также параметры **Q** и **b** рангового распределения видов. Мерой организованности сообществ являются индексы **E** и **SO**, а их неоднородности - индекс **β** и параметр **a** рангового распределения, характеризующий интенсивность истощения кормовой базы ксилобионтов. Информативность большинства индексов практически одинакова, на что указывает очень высокая связь рядов их значений (табл. 5.25), которая в ряде случаев существенно отличается от линейной, значительно увеличивая их фактическую сопряженность друг с другом. Наиболее тесно связаны между собой, как показал кластерный анализ (рис 5.24), четыре основных параметра: **Н**, **Нh**, **GS** и **BP**. К этому блоку ближе всего примыкает кластер, в который вошли индекс **ВК** и

параметр Q рангового распределения видов в энтомокомплексах. Индекс β и параметр a рангового распределения, образуют отдельный «хуторской» кластер, менее всего связанный с остальными, что свидетельствует об отражении ими качественно иной информации о состоянии сообществ.

Таблица 5.25

Матрица коэффициентов парной корреляции между различными индексами видовой структуры энтомокомплексов

Индекс видовой структуры	Значение коэффициента корреляции между индексами								
	ВБ	ВК	Н	Нh	GS	ВР	Е	β	
ВБ	1,000								
ВК	0,608	1,000							
Н	0,782	0,793	1,000						
Нh	0,809	0,795	0,984	1,000					
GS	0,719	0,825	0,967	0,982	1,000				
ВР	0,828	0,818	0,985	0,991	0,982	1,000			
Е	0,098	0,547	0,687	0,640	0,716	0,613	1,000		
β	-0,030	-0,754	-0,439	-0,406	-0,500	-0,424	-0,649	1,000	
$ R_{cp.} ^*$	0,553	0,734	0,805	0,801	0,813	0,806	0,564	0,457	

*среднее абсолютное значение коэффициента корреляции i -того параметра со всеми остальными.

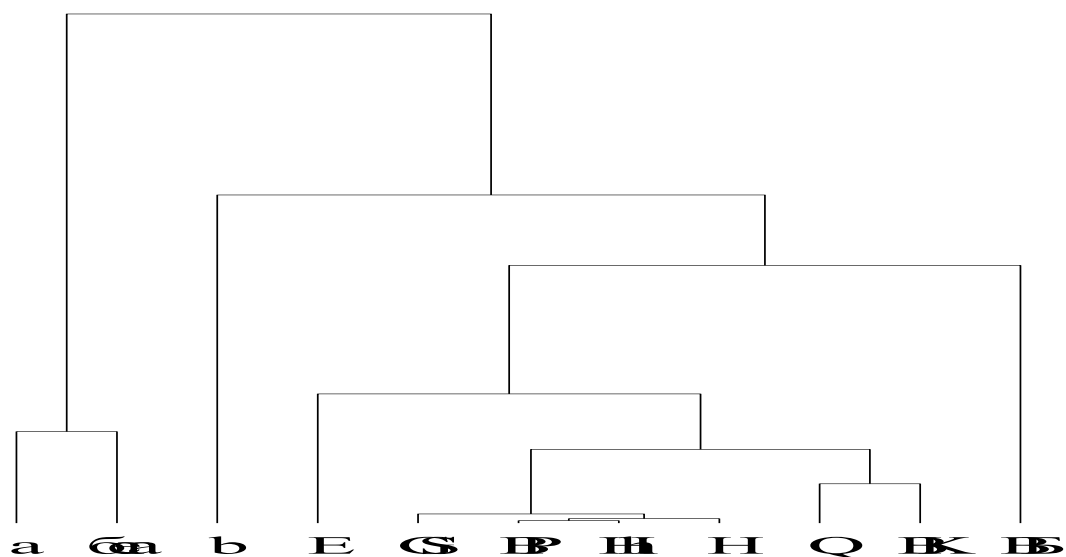


Рис 5.24. Дендрограмма сходства рядов значений индексов видовой структуры комплексов насекомых-ксилобионтов.

Использовать для анализа состояния сообществ весь набор связанных между собой параметров не имеет смысла, так как это значительно усложняет работу и приводит к неоднозначным оценкам, о чем убедительно свидетельствуют данные, представленные в табл. 5.26. Необходимо резко ограничить круг используемых показателей, отдавая предпочтение наиболее информативным.

Таблица 5.26

Изменение значений индексов видовой структуры комплексов насекомых-ксилобионтов в различных очагах их массового размножения

Год	Нормированное значение индексов видовой структуры							
	ВБ	ВК	Н	Нh	GS	BP	Е	β
75-85-летние древостои, поврежденные в 1972 году низовым пожаром								
1973	0,42	0,29	0,50	0,33	0,31	0,37	0,37	0,47
1974	0,42	0,58	0,64	0,47	0,45	0,48	0,69	0,14
1975	0,42	0,54	0,70	0,54	0,51	0,47	0,80	0,17
1976	0,42	0,56	0,76	0,61	0,62	0,52	0,90	0,15
1977	0,42	0,73	0,81	0,69	0,72	0,65	0,99	0,06
1978	0,33	0,72	0,71	0,55	0,57	0,56	0,97	0,02
1979	0,50	0,75	0,76	0,62	0,60	0,59	0,78	0,10
1980	0,33	0,60	0,51	0,40	0,38	0,44	0,79	0,07
65-85-летние загущенные древостои - массовое размножение <i>Pissodes piniphilus</i>								
1981-1982	0,50	0,44	0,62	0,44	0,37	0,34	0,54	0,32
1983-1984	0,50	0,65	0,72	0,57	0,54	0,53	0,71	0,15
1985-1986	0,67	0,65	0,75	0,61	0,57	0,51	0,57	0,26
1987-1988	0,58	0,72	0,83	0,71	0,66	0,56	0,78	0,16
1989-1991	0,75	0,83	0,97	0,93	0,92	0,92	0,82	0,19

Информацию об экологической емкости биотопов для обитания сообществ наиболее эффективно, как показали исследования, отражает индекс **ВК**. Установлено, что одним из факторов, определяющих его величину, является размер деревьев. Чем крупнее деревья, тем медленнее, как правило, идет процесс их отмирания и тем большее число видов насекомых-ксилобионтов находит себе на них приют. При этом, однако, на одном стволе дерева сосны обыкновенной поселяется в общей сложности не более восьми видов насекомых, участвующих в первичном разрушении отмирающих тканей флоэмы и ксилемы (табл. 5.27). Причем этот предел достигается довольно быстро (при $D > 20$ см), что может быть описано функцией $\lim \mathbf{BK} = \text{int} \{8,1 [1 - \exp(-0,185 D)]\}$, где $\lim \mathbf{BK}$ – предельное число видов ксилобионтов, которое может быть встречено на стволе одного дерева; int – целая часть числа; D – диаметр дерева, см. Для оценки сопротивления среды по отношению к развитию комплекса насекомых-ксилобионтов целесообразно использовать относительное значение индекса **ВК**, зависящее от размера заселяемых деревьев и вычисляемое по формуле $\mathbf{BK}_{\text{отн.}} = (1 - \mathbf{BK}_{\text{факт.}}) / \lim \mathbf{BK}$.

Таблица 5.27

Характер распределения деревьев по числу поселившихся на них видов насекомых-ксилобионтов

Шифр биотопа*	Год учета	Встречаемость (%) группировок насекомых различной видовой концентрации										Число моделей, шт
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	$M \pm m$	
1	1973	10	19	34	21	14	2	0	0	0	$2,15 \pm 0,127$	95
1	1974	0	5	9	36	24	17	9	0	0	$3,67 \pm 0,197$	42
2	1981-1994	0	62	24	9	4	1	0	0	0	$1,57 \pm 0,064$	185
3	1981-1994	0	45	35	14	3	2	1	0	0	$1,83 \pm 0,074$	182
4	1981-1982	0	15	23	29	19	12	1	1	0	$2,97 \pm 0,132$	100
4	1983-1988	0	3	7	15	30	34	10	1	0	$4,17 \pm 0,073$	280
4	1989-1995	0	0	2	13	21	26	23	10	5	$5,05 \pm 0,180$	61
5	1980-1991	0	1	4	16	26	31	16	6	0	$4,51 \pm 0,137$	88
6	1992-1993	0	0	3	17	33	23	17	7	0	$4,53 \pm 0,228$	30
7	1994	0	4	0	20	28	24	20	4	0	$4,44 \pm 0,271$	25

* 1 - 75-85-летний сосняк, поврежденный в 1972 году низовым пожаром средней интенсивности (патологический отпад); 2 - загущенные 25-30-летние культуры сосны (естественный отпад); 3 - загущенные 25-30-летние культуры сосны, поврежденные корневой губкой (патологический отпад); 4 - загущенный 65-85-летний сосняк брусничниковый (естественный отпад); 5 - 160-240-летний сосняк сфагновый, подвергшийся климатогенной "вымочке" (патологический отпад); 6 - "вымочший" 50-60-летний сосняк молиниевый (патологический отпад); 7 - снеголом в 30-40-летнем сосняке.

Большое влияние на процесс заселения деревьев ксилобионтами оказывает время и сила воздействия стрессовых нагрузок на древостои, а также степень активности отдельных видов насекомых. Деревья, быстро отмирающие под воздействием мощного стресса, слабо заселяются стволовыми насекомыми или не заселяются совсем. Такая картина отмечается, к примеру, в древостоях, поврежденных верховыми или устойчивыми низовыми пожарами. Роль своеобразного стресса играют и сами насекомые - возрастание активности отдельных видов способствует ускорению процесса отмирания заселенных ими деревьев и уменьшению видовой концентрации экологических группировок ксилобионтов на них.

Величину индекса **ВК** определяет и степень разнообразия среды обитания насекомых-ксилобионтов (рис 5.25), что полностью подтверждает правильность общебиологических принципов А. Тинемана и П. Жаккара. Индексы **ВК** и β как нельзя лучше отражают условия среды обитания ксилобионтных энтомокомплексов, поскольку характеризуют особенности заселения ими реально существующей в природе элементарной учетной единицы, каковой является ствол отдельного дерева, а не субъективно выбранной исследователем.

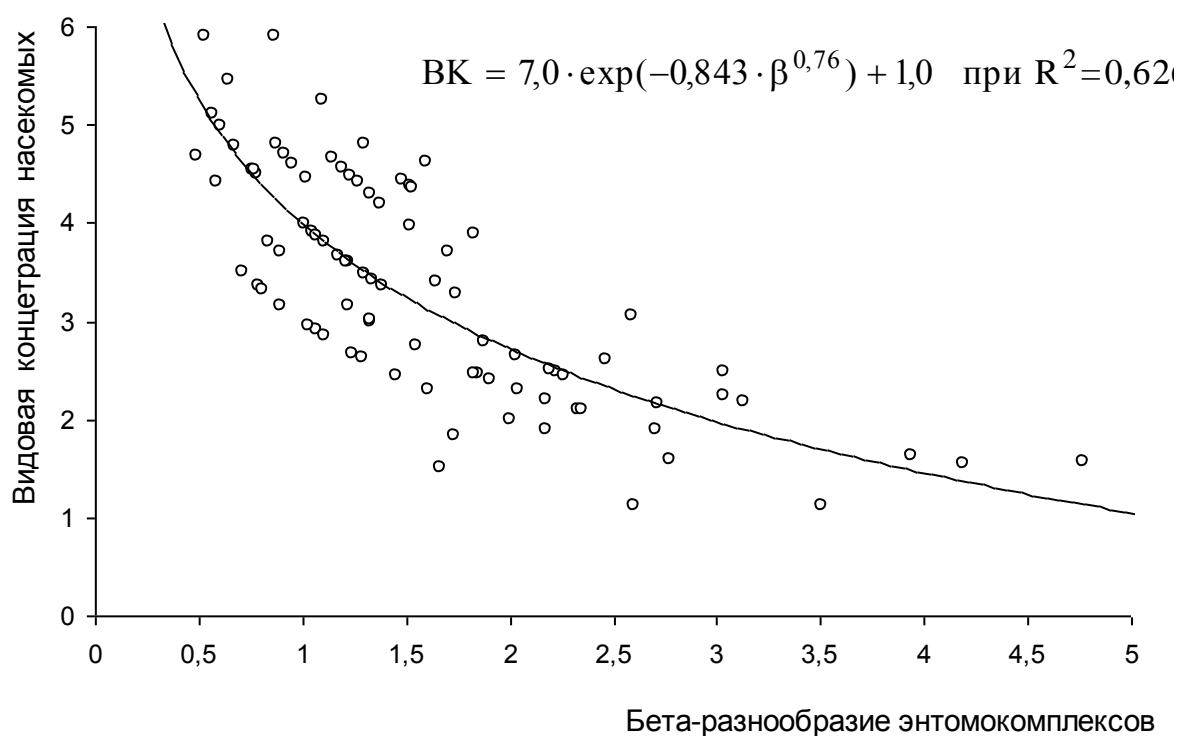


Рис 5.27. Зависимость между разнообразием и видовой концентрацией комплексов насекомых-ксилобионтов в сосняках Марий Эл.

Так называемые экологические группировки насекомых-ксилобионтов (Ильинский, 1958; Валента, 1960; Исаев, Гирс, 1975) складываются на деревьях

в результате последовательного поселения видов. Первоначально на деревья нападают наиболее рано летающие и активные виды, способные подавлять их резистентность и более или менее успешно развиваться на вполне жизнеспособных кормовых объектах. По мере падения устойчивости деревьев получают возможность поселения и развития на них все новые виды насекомых. Полное заполнение всех существовавших экологических ниш происходит лишь к моменту завершения отмирания тканей флоэмы и ксилемы в пределах всего ствола. Отсюда закономерно вытекает вывод: *чем больше видов насекомых-ксилобионтов поселилось на дереве, тем выше была его исходная жизнеспособность*. Исследователи, занимавшиеся данным вопросом (Исаев, Петренко, 1968; Исаев, Гирс, 1975), утверждали до сих пор обратное, а именно, что число видов насекомых, заселивших дерево, прямо пропорционально степени его ослабленности. Подтверждением сделанного нами вывода является неуклонное увеличение показателя **ВК** по мере затухания очагов массового размножения ксилобионтов и оздоровления древостоев, а также прямая связь его с плотностью поселения (**a**, семей/дм²) и встречаемостью (**W**,%) *Tomicus minor* (данные параметры, как показано было выше, отражают исходную жизнеспособность деревьев), аппроксимируемая уравнениями регрессии: $a = 1,25 \cdot \text{ВК} - 1,69$ при $R^2 = 0,524$; $W = 100 \cdot [1 - \exp(-0,0822 \cdot \text{ВК}^{1,584})]$ при $R^2 = 0,327$.

Насекомые-ксилобионты, как и все хищники, при выборе кормового объекта идут по пути наименьшего сопротивления - их «жертвами» становятся, как правило, наиболее ослабленные особи, состояние которых является своеобразным индикатором жизнеспособности всей популяции: чем выше сопротивляемость (резистентность) жертв, тем выше жизнестойкость данной популяции. Это положение может быть положено в основу способа оценки жизнеспособности древостоев. Было установлено, что исходную жизнеспособность совокупности деревьев, составляющих текущий годичный отпад, наилучшим образом отражает индекс резистентности \mathfrak{R} , учитывающий их размер и особенности структурной организации ксилобионтных энтомокомплексов, вычисляемый по формуле $\mathfrak{R} = \text{ВК} \cdot E_{\text{норм.}} \cdot \{8,1 \cdot [1 - \exp(-0,185 \cdot D)]\}^{-1}$. Информативное значение данного индекса иллюстрируют данные, приведенные в таблице 5.28.

Анализ материалов исследования показывает, что изменение структурной организации комплексов ксилобионтов, как и состояния популяций входящих в них видов, происходит исключительно под воздействием их кормовой базы. В начальной фазе развития очагов массового размножения резистентность деревьев и видовая концентрация насекомых на них минимальны, а среда наиболее гетерогенна. По мере развития очагов среда становится однороднее, а жизнеспособность деревьев неуклонно увеличивается, что приводит к возрастанию плотности поселения и видовой концентрации на них насекомых. Оптимум развития видовых популяций и энтомокомплекса в целом заключен в очень узких границах резистентности деревьев, составляющей 20-40% их физиологического предела. При величине резистентности деревьев, меньшей

20%, их ткани быстро отмирают и утрачивают пищевую ценность для личинок этих насекомых. При уровне резистентности более 40% значительная часть жизненной энергии популяций ксилофагов расходуется на преодоление защитного барьера и смертность их потомства резко возрастает. При остром дефиците кормовых ресурсов в лесу некоторые виды стволовых вредителей могут успешно заселять вполне здоровые деревья, подавляя их резистентность массовостью своих «атак», однако большая часть их потомства в этом случае погибает от недостатка пищи.

Таблица 5.28

Значения параметров состояния древостоя и видовой структуры комплексов насекомых-ксилобионтов в сосняках Марий Эл

Шифр биотопа	Фаза очага	Годы	Значение параметров			
			ВК	Е	D, см	g
1	1	1973	2,18	0,752	21,2	0,12
1	2	1974-1976	3,86	0,891	29,0	0,38
1	3	1977-1979	5,02	0,937	28,5	0,57
1	4	1980-1983	4,63	0,864	26,2	0,42
2	1	1979-1982	4,34	0,882	19,4	0,43
2	2	1983-1986	4,89	0,900	18,9	0,51
3	1	1981-1982	3,79	0,789	13,6	0,28
3	2	1983-1986	4,95	0,830	14,0	0,43
3	3	1987-1991	6,07	0,892	17,3	0,63

Примечание. Биотоп 1 – 75-80-летний древостой (тип леса сосняк брусничниковый), поврежденный пожаром средней силы (за 10 лет ксилобионтами было «отработано» 76% исходного числа деревьев); биотоп 2 – 180-240-летний древостой (тип леса сосняк сфагновый), ослабленный в результате климатогенного поднятия уровня грунтовых вод (за 10 лет ксилобионты заселили 35% деревьев); биотоп 3 – загущенный 75-80-летний древостой (тип леса сосняк зеленомошниковый), изредившийся за 10 лет на 30% в результате массового размножения *Pissodes piniphilus* Hrbst. Фазы очага размножения: 1 – начальная, 2 – кульминационная, 3 – рассеивания, 4 – стабилизации.

Эти данные убедительно свидетельствуют о том, что очаги массового размножения насекомых-ксилобионтов возникают и затухают только в результате изменения жизнеспособности древостоев. Свидетельством того, что пространство экологических ниш (на основе общебиологического принципа плотной упаковки они обязательно полностью заполняются организмами) формируется исключительно деревом-хозяином, является низкий уровень структурной организации их комплексов, не превышающий 43,1%. По мере развития очагов массового размножения он, к тому же, неуклонно уменьшается, а не возрастает, как должно происходить согласно действующим законам синергетики и эволюции экосистем (Берталанфи, 1969; Портер, 1971; Василевич, 1983; Князева, Курдюмов, 1994; Реймерс, 1994).

5.3. Факторы динамики численности и формы адаптации насекомых-ксилобионтов к условиям среды

Колебания численности популяций или "волны жизни", как их назвал С.С.Четвериков (1905), давно отмечены исследователями. Без них невозможна эволюция и немыслима сама жизнь, поскольку они обеспечивают повышение устойчивости организмов к изменяющимся условиям среды и способствуют их прогрессивному развитию (Майр, 1974; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977; Яблоков, Юсупов, 1981). Колебания численности всех живых существ, населяющих Землю, – это *свойство и необходимое состояние популяций, форма их существования и развития в природе* (Максимов, 1984).

Популяция каждого живого организма, взаимодействуя с окружающим миром, преследует основную свою жизненную цель, заложенную природой - сохранять определенный уровень численности, соответствующий имеющимся ресурсам среды. Динамика популяций - это отражение постоянной их борьбы за существование. В свете этого основополагающего положения рассмотрим поведенческие реакции насекомых-ксилобионтов, направленные на успешность их существования и выживания в природе, определяющие характер их отношений с дендроценозом, пищевыми конкурентами и энтомофагами в изменяющейся экологической обстановке.

Правильное представление о действии механизма динамики численности организмов и вкладе отдельных факторов в него - одно из главных условий разработки принципов и методов управления состоянием популяций вредных в хозяйственном отношении видов, предотвращения и снижения отрицательных последствий их деятельности в экосистемах. В отношении насекомых-ксилобионтов, несмотря на обилие работ, эта проблема далека от окончательного решения. Дело в том, что факторы динамики их численности довольно разнообразны и взаимосвязаны между собой, истинная роль каждого из них часто завуалирована различными «шумами» и трудно поддается количественной оценке. Поэтому каждый исследователь подходит к решению проблемы довольно субъективно, исходя из уровня и широты своих знаний, исходных представлений и научных интересов.

Взаимодействие популяций насекомых-ксилобионтов с окружающей средой происходит на двух различных этапах их жизненного цикла: фазе имаго и на фазах преимагинального развития. Взрослым особям, при этом, предоставлена значительная свобода перемещения и выбора различных вариантов «ответа». Потомство же их поставлено в довольно ограниченные условия, во многом предопределенные его родителями. Рассмотрим роль и внешних факторов и поведенческих реакций особей на каждом из данных жизненных этапов в регуляции численности популяции.

5.3.1. Роль взрослых особей в регуляции численности популяции

Исследования показали, что поведенческие реакции взрослых особей насекомых-ксилобионтов, направленные на успешность сохранения своего вида в природе, проявляются в форме выбора оптимальных мест обитания, оптимальных кормовых объектов в них и оптимального варианта заселения последних. Выбор оптимальных мест обитания осуществляется путем миграций, наличие которых считается общепризнанным не только для различных видов насекомых (Дарвин, 1937; Элтон, 1960; Воронцов, 1963; Яхонтов, 1964; Викторов, 1969; Бей-Биенко, 1980; Botterweg, 1982; Lidgren, Borden, 1983; Stinner et al, 1983; Nilssen, 1984; Stenseth, 1984; Gries, 1985), но также и позвоночных животных (Наумов, 1970; Одум, 1975; Коли, 1979). Расселение является необходимым адаптационным приспособлением всех живых существ, предопределенным генетически и направленным на повышение жизнеспособности их популяций к неблагоприятным факторам среды (Яхонтов, 1964; Одум, 1975). Популяции организмов, рассеиваясь в пространстве, расширяют свои границы, захватывая новые места обитания. Тем самым снижается возможность их вымирания от недостатка корма. Расселение служит также одним из факторов, способствующих обмену генетической информацией как внутри популяции, так и между разными популяциями, что имеет важное эволюционное значение (Soutwood, 1962; Atkins, 1966; Майр, 1974; Яблоков, 1976; Яблоков, Юсупов, 1981). Оно, как считает Д. Вуд (Wood, 1982), повышает вероятность гибели отдельной особи, но благоприятно для вида в целом.

Известно, что в период зарождения очагов стволовых вредителей происходит приток их в ослабленные насаждения, а в дальнейшем, наоборот, эмиграция (Прозоров, 1929; Старк, 1931; Исаев, Петренко, 1968; Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Мозолевская, 1979, 1982; Лебедева, Галасьева, 1980; Мозолевская, Галасьева, Лебедева, 1981; Рожков, 1981; Арефин, 1984; Исаев и др., 1984). Это подтверждается и результатами наших исследований (Демаков, 1981, 1986). В здоровых же древостоях баланс популяций ксилобионтов неустойчив - насекомых поселяется то больше, то меньше, чем уходит на зимовку репродуктивно способных особей. В качестве примера приведены данные об изменении численности популяций сосновых лубоедов (табл. 5.29, 5.30). При подведении баланса популяции принято во внимание то обстоятельство, что способность к размножению сохраняется у взрослых особей данных видов в течение двух лет (Яцентковский, 1925; Грезе, 1925; Schroeder, Risberg, 1989). Численность уходящих на зимовку жуков, сохраняющих свои репродуктивные способности, определена как $N_{(t+1)} = k \cdot N_c + N_m$, где k – доля молодых жуков в общем числе производителей в предыдущем году (в том случае, когда сведения о короedном запасе предшествующего года отсутствуют, k принято равным 0,5), N – численность старых (c) и молодых (m) жуков в текущем году.

Таблица 5.29

Баланс популяций сосновых лубоедов в ослабленных древостоях
(числитель - данные по *Tomicus piniperda*, знаменатель - по *T. minor*)

Год учета	Наличный короedный запас, тыс. шт./ га		Число жуков, способных к размножению на следующий год, тыс. шт./га	Баланс популяции *	
	старых жуков	молодых жуков		тыс. шт./ га	%
75-85-летний сосняк брусничниковый, поврежденный в 1972 году низовым пожаром					
1973	<u>5,45</u>	<u>31,82</u>	<u>34,55</u>	-	-
	9,48	37,70	42,44		
1974	<u>24,98</u>	<u>81,93</u>	<u>104,94</u>	<u>-9,57</u>	<u>72,3</u>
	47,08	121,70	163,52	4,64	111,0
1975	<u>11,44</u>	<u>11,44</u>	<u>20,37</u>	<u>-93,50</u>	<u>10,9</u>
	79,04	118,80	177,62	-84,48	48,3
1976	<u>3,60</u>	<u>3,60</u>	<u>5,62</u>	<u>-16,77</u>	<u>17,7</u>
	43,56	55,21	84,34	-134,06	24,5
1977	<u>0,33</u>	<u>0,89</u>	<u>1,10</u>	<u>-5,29</u>	<u>5,9</u>
	10,38	4,67	11,46	-73,96	12,3
1978	<u>1,06</u>	<u>1,24</u>	<u>2,10</u>	<u>-0,04</u>	<u>96,2</u>
	24,65	23,84	33,88	13,18	215,0
1979	<u>1,04</u>	<u>1,88</u>	<u>2,50</u>	<u>-1,06</u>	<u>49,6</u>
	17,71	7,76	20,22	-16,17	52,3
1980	<u>0,55</u>	<u>0,14</u>	<u>0,55</u>	<u>-1,95</u>	<u>22,0</u>
	22,00	14,56	23,00	1,78	108,8
180-240-летний сосняк сфагновый, подвергшийся климатогенной «вымочке»					
1980	<u>4,34</u>	<u>5,59</u>	<u>7,76</u>	-	-
	30,42	42,96	58,17		
1981	<u>5,19</u>	<u>4,98</u>	<u>8,72</u>	<u>-2,57</u>	<u>66,9</u>
	32,57	97,58	121,63	-25,60	56,0
1982	<u>6,37</u>	<u>7,10</u>	<u>10,74</u>	<u>-2,35</u>	<u>73,1</u>
	9,92	24,87	32,83	-111,71	8,2
1983	<u>4,51</u>	<u>1,31</u>	<u>4,29</u>	<u>-6,23</u>	<u>42,0</u>
	3,86	8,93	11,85	-28,97	11,8
1984	<u>3,99</u>	<u>2,69</u>	<u>3,91</u>	<u>-0,30</u>	<u>92,9</u>
	2,94	1,66	3,87	-8,91	24,8
1985	<u>1,57</u>	<u>0,03</u>	<u>1,11</u>	<u>-2,34</u>	<u>40,2</u>
	2,53	1,20	2,28	-1,34	65,3
1986	<u>0,86</u>	<u>1,14</u>	<u>1,16</u>	<u>-0,25</u>	<u>77,4</u>
	0,05	0,25	0,28	-2,23	2,2
1987	<u>0,93</u>	<u>0,13</u>	<u>1,04</u>	<u>-0,23</u>	<u>79,9</u>
	2,99	1,82	4,53	2,71	1082,3

* - число фактически поселившихся жуков к числу способных к размножению.

**Баланс популяций сосновых лубоедов в загущенном
80-летнем сосняке брусничниковом**

Год учета	<i>Tomicus piniperda</i> L.		<i>Tomicus minor</i> Hart.	
	тыс. шт./ га	%	тыс. шт./ га	%
1983	-0,57	91,2	3,10	132,6
1984	4,55	177,6	0,91	107,2
1985	-5,46	18,3	-7,25	46,9
1986	4,27	900,0	22,56	658,8
1987	-5,43	21,6	30,14	224,2
1988	-1,06	50,5	-58,02	4,3
1989	0,70	144,6	22,67	1032,8

Сигналом к расселению насекомых является недостаток пищи, а также чрезмерное увеличение абсолютной плотности популяции (Мозолевская, 1979, 1982). Анализ материалов собственных исследований и литературных источников показывает, однако, что эмиграция сосновых лубоедов из очагов их массового размножения происходит даже при относительно неплохой обеспеченности их кормовыми ресурсами (плотность поселения и степень освоенности кормового субстрата в очагах часто далеки от предела). Это свидетельствует о ненаправленном, дисперсном характере расселения.

Во время расселения ксилобионты рассредоточиваются по площади леса более или менее равномерно, залетая даже в станции совсем не свойственные их обитанию, что составляет в общем самую сущность лёта насекомых. Об этом явлении убедительно свидетельствуют данные опыта с ловчими отрезками стволов, выставленными в различных участках леса, о чем уже отмечалось выше (см. табл. 5.12). Не чем иным, как стремлением к расселению, нельзя объяснить факты обнаружения ксилобионтов в безлесных районах на многих десятках километров от ближайших лесов (Nilssen, 1984) или заселения ими пескоукрепительных посадок, удаленных на сотни километров от естественного ареала сосны (Воронцов, 1963). Ч. Дарвин (1983) описывает случай поимки им одного из мелких видов усачей в море на расстоянии 920 км (!!!) от ближайшего берега.

Даже в сильно ослабленных древостоях далеко не на всех деревьях ксилобионты могут найти благоприятные условия для своего развития - часть деревьев еще сохранила в достаточной мере резистентность, другие же, наоборот, уже потеряли пригодность для развития их потомства. Поэтому одним из важнейших адаптационных приспособлений стволовых насекомых, направленным на успешность их существования в природе, является поиск благоприятных кормовых объектов, которые, по мнению А.С.Исаева и Б.С.Петренко (1968), имеют для них часто большее значение, чем экологические параметры биогеоценоза в целом.

Необходимым этапом познания закономерностей взаимоотношения организмов со средой обитания, в целом, и кормовой базой, в частности, является изучение пространственной структуры популяции. Экологи (Одум, 1975; Риклефс, 1979) различают три основных типа распределения особей в пространстве: скученное (синонимы - агрегированное, контагиозное), случайное и равномерное. Скученное распределение возникает в том случае, если особи стремятся к определенным центрам агрегации, которые либо представляют наиболее благоприятную среду обитания, либо являются «сборными пунктами» для выполнения важных жизненных функций, таких, к примеру, как спаривание. Равномерное распределение, напротив, порождается сильным антагонизмом между особями одного вида. Случайное распределение особей встречается в природе довольно редко. Оно наблюдается в тех случаях, когда среда очень однородна, а организмы не стремятся объединиться в группы.

Оценка типа пространственной структуры популяции основана, как показывает анализ литературы (Грейг-Смит, 1967; Одум, 1975; Миркин, Розенберг, 1983), на сопоставлении величины дисперсии (D_x) и среднего арифметического значения (M_x) выборки. Наибольшее распространение получили следующие индексы агрегативности (контагиозности):

$$1) \text{ Ф. Блэкмена } J_B = D_x / M_x;$$

$$2) \text{ М. Ллойда } J_L = (D_x + M_x^2 - M_x) / M_x;$$

$$3) \text{ А.В. Смурова } J_S = (D_x - M_x) / (D_x - M_x^2 - M_x).$$

Мерой агрегативности популяции, по мнению исследователей (Anscombe, 1949; Bliss, Fischer, 1953; Голубев, Инсаров, Страхов, 1980), является также параметр k отрицательного биномиального распределения, вычисляемый как $k = D_x / |(D_x - M_x)|$. Размещение особей в пространстве считается контагиозным, если $J_B > 1$, $J_L \gg 1$, $J_S \approx 1$, $k < 1$. В противном случае распределение случайное или равномерное.

Применение данных индексов, основанных на закономерностях пуассоновского и отрицательного биномиального распределений, ограничено, однако, случаями, когда число особей, представляющих собой случайную величину, изменяется на учетных единицах в пределах выборки от нуля до 10...15 шт. Пуассоновское и отрицательное биномиальное распределения совершенно не подходят для описания рядов распределения микропопуляций насекомых-ксилобионтов, численность которых на кормовых объектах, являющихся элементарными учетными единицами, изменяется от нуля до нескольких десятков тысяч особей. В этом случае значения индексов дают оценки, противоречащие друг другу (распределение, согласно значению одного индекса, относится к контагиозному типу, а согласно другого - к равномерному), что свидетельствует о неадекватности отражения ими реальной действительности.

Для оценки типа пространственной структуры популяции, размер агрегаций организмов в которой изменяется в очень больших пределах, исходные ряды

данных необходимо определенным образом трансформировать, добиваясь того, чтобы $X_{\max} \leq 15 \dots 20$. Лучшей формой трансформации рядов исходных данных, как показали расчеты, является их нормирование, т.е. преобразование к виду X_i / M_x . Для нормированных рядов $J_B = J_L = D_n$, $k = 1 / |(D_n - 1)|$, поскольку $M_x = 1$. Главной мерой контагиозности распределения нормированных рядов, таким образом, является их дисперсия. Условие отнесения выборки к контагиозному типу распределения при $D_n > 1$ и равномерному при $D_n < 1$ является слишком жестким, не учитывающим природы биологических систем и плавности переходов их пространственной структуры от одного состояния к другому. Более обоснованным, на наш взгляд, будет подход, предусматривающий установление границ варьирования значений индексов агрегативности, соответствующих определенным типам распределения численности особей в пределах биотопа (табл. 5.31).

Таблица 5.31

Шкала оценки характера пространственной структуры популяций организмов по дисперсии и параметру k нормированных рядов

Пространственное распределение	Значение индекса агрегативности	
	D_n	k
Близкое к равномерному	менее 0,50	$2,0 > k > 1,66$
Случайное	0,51 ... 1,50	$2,0 < k$
Слабо агрегированное	1,51 ... 3,50	0,40 ... 1,66
Средне агрегированное	3,51 ... 7,50	0,15 ... 0,39
Сильно агрегированное	более 7,50	менее 0,15

Пространственное распределение численности популяций организмов может проявляться на различных хронологических уровнях их организации. Применительно к насекомым-ксилобионтам эти уровни, расположенные в порядке возрастания размера хронологической единицы, представляют собой следующий ранжированный ряд: «дерево - биотоп - урочище - природная зона - ареал кормового растения». Оценка степени однородности пространственной структуры популяций насекомых на каждом уровне не имеет принципиальных различий и может проводиться с помощью описанных выше индексов агрегативности.

Исследования показали, что характер пространственного распределения ксилобионтов в пределах крупных хронологических единиц определяется главным образом не мозаичностью биотопов, а биологическими особенностями видов (табл. 5.32). Доказательством этого вывода является четкое разделение насекомых на ряд обособленных групп (рис. 5.28) по степени агрегированности их встречаемости, оцененной в одних и тех же биотопах. В наиболее представительный кластер вошло шесть массовых видов (БЛ, МЛ, ПД, ЧУ, КУ, ВС), которые слабо изменяют долю своего участия в энтомокомплексах и имеют близ-

**Характер биотопического распределения насекомых-ксилобионтов
по их встречаемости на деревьях текущего отпада**

Вид насекомого	Значение параметров изменчивости*			
	M_x	X_{max}	D_n	k
<i>Tomicus piniperda</i> L.	70,6	1,504	0,101	1,112
<i>Tomicus minor</i> Hart.	42,1	2,269	0,284	1,396
<i>Tripodendron lineatum</i> Ol.	29,2	2,036	0,349	1,535
<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.	11,0	4,125	1,195	5,139
<i>Pityogenes monacensis</i> Fuch.	13,4	5,019	1,642	1,557
<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	0,9	59,95	45,51	0,022
<i>Ips acuminatus</i> Gyll.	9,2	7,688	3,340	0,427
<i>Ips sexdentatus</i> Boern.	5,4	7,455	3,683	0,373
<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst.	53,6	1,873	0,436	1,773
<i>Pissodes pini</i> L.	3,2	10,99	4,439	0,291
<i>Phaenops cianea</i> F.	9,2	8,358	2,644	0,608
<i>Monochamus galloprovincialis</i> Ol.	36,9	2,583	0,426	1,743
<i>Siricidae</i> sp.	6,6	9,023	4,113	0,322
Прикомлевые усачи	43,0	2,285	0,470	1,888

* - M_x - средняя величина встречаемости, %; X_{max} - максимальное значение признака нормированной выборки, в которой исходные данные предварительно преобразованы к виду $X_{преоб.} = 180/\pi \cdot \arcsin \sqrt{p}$, где p - встречаемость вида, доля единицы.

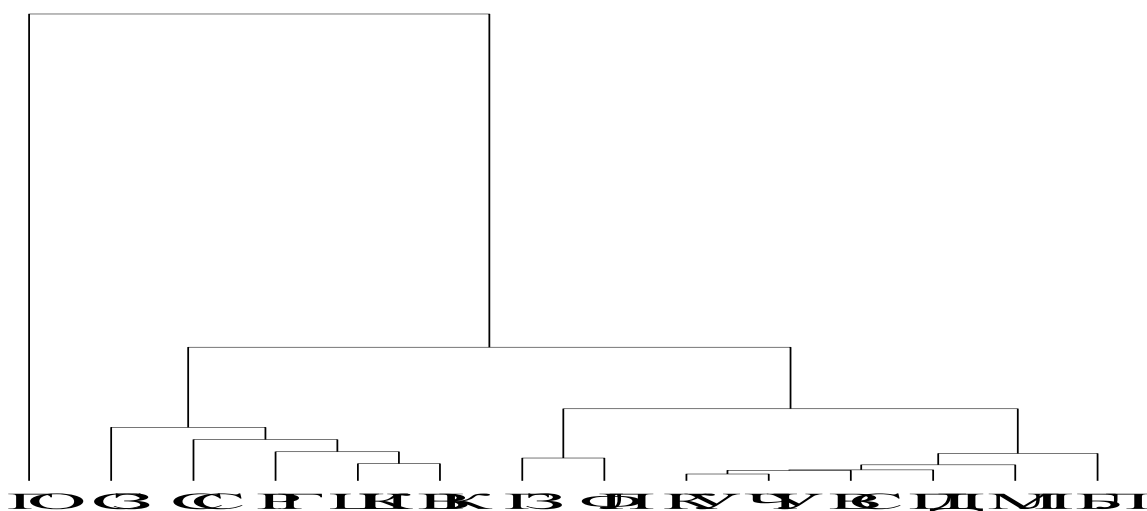


Рис. 5.28. Дендрограмма сходства характера пространственно-временного распределения насекомых-ксилобионтов по величине их встречаемости в биотопах (условные обозначения те же, что и на рис. 5.1).

кий к равномерному тип пространственного распределения. Особенно слабо изменяется встречаемость у *Tomicus piniperda* L. Близкий к случайному тип пространственного распределения имеет всего один вид - *Hylurgops palliatus* Gyl., тоже довольно широко распространенный в различных биотопах. Слабо агрегированный тип присущ трем видам: *Pityogenes monacensis* Fuch., *Phaenops cianea* F. и *Ips acuminatus* Gyll., которые присутствуют в ограниченном числе биотопов, где, однако, часто являются массовыми. Средне агрегированно рассеяны по биотопам также три вида: *Pissodes pini* L., *Ips sexdentatus* Boern. и *Sirex noctilio* F. Наиболее агрегированно встречается *Pityogenes chalcographus* L., крайне редко поселяющийся на деревьях сосны. Тип пространственной структуры локальных популяций насекомых-ксилобионтов, как показали исследования, определяется действием многих факторов, основное положение среди которых занимают состояние их кормовой базы и уровень численности вида. Большое влияние оказывает также характер межвидовых отношений между членами энтомокомплекса.

Микропопуляции многих видов ксилобионтов распределяются в биотопах очень агрегированно (табл. 5.33). Особенно резко это проявляется в периоды наибольшего ослабления древостоя, когда происходит зарождение очагов массового размножения ксилобионтов. По мере развития очагов и улучшения состояния древостоя распределение становится все менее агрегированным, постепенно приближаясь к случайному.

Агрегированность пространственного распределения численности популяции свойственна многим видам организмов (Одум, 1975; Риклефс, 1979). Это качество особенно характерно насекомым-ксилобионтам с их системой коммуникации и колониальным типом поселения на кормовых объектах, которые крайне неравномерно распределены в пространстве и эфемерны во времени (Катаев, Мозолевская, 1981; Мозолевская, 1982, 1983). Величина дисперсии нормированного ряда может являться в определенной степени индикатором состояния древостоя (табл. 5.34). Степень агрегированности распределения популяций насекомых, как показали исследования, функционально связана со средней численностью колонии и встречаемостью вида в биотопе. Так, к примеру, данную зависимость у малого соснового лубоеда *Tomicus minor* описывают следующие математические модели:

$$D_n = 5,32 \cdot (100/W - 1)^{0,483}, R^2 = 0,655;$$

$$D_n = 7,60 \cdot \exp(-0,938 \cdot N^{1,139}), R^2 = 0,596;$$

где D_n - величина дисперсии нормированного ряда, W - встречаемость на деревьях текущего отпада в биотопе, % ; N - средняя численность маточных ходов на дереве, тыс. шт.

Таблица 5.33

**Характер пространственного распределения численности микропопуляций
сосновых лубоедов в различных экологических ситуациях**

Шифр биотопа*	Год учета	Значение параметров пространственной структуры **				
		M_x	W	D_n	X_{max}	k
Малый сосновый лубоед <i>Tomicus minor</i> Hart.						
1	1973	58	29,5	8,660	18,36	0,131
1	1974	337	57,1	3,971	6,94	0,337
1	1978-1980	2335	88,5	0,830	3,19	-5,915
2	1982	78	27,7	5,653	10,16	0,215
2	1984	96	50,0	10,28	20,20	0,108
2	1986	130	23,0	11,06	22,20	0,099
2	1995-1996	6282	100	0,413	1,90	-1,704
3	1983	1726	80,0	1,829	3,30	1,207
Большой сосновый лубоед <i>Tomicus piniperda</i> L.						
4	1980	78	100	0,498	2,83	-1,993
2а	1982	19	75,5	0,983	4,89	-57,97
2б	1982	74	100	0,374	2,16	-1,598
2	1986	21	70,6	1,286	5,51	3,495
3	1983	413	100	0,539	2,17	-2,171

* - 1 - 75-летний сосняк брусничниковый, поврежденный в 1972 году низовым пожаром; 2 - загущенный сосняк брусничниковый, в котором происходило массовое размножение *Pissodes piniphilus* Hrbst. (2а - 60-летний, 2б - 80-летний, 2 - объединенные данные); 3 - миграционный очаг размножения сосновых лубоедов, возникший в 1983 году в здоровом сосняке брусничниковом, расположенном в непосредственной близости от свежей лесосеки, на которой складировались хлысты; 4 - «вымочка» древостоя в сосняке долгомошниковом.

** - M_x - среднее число маточных ходов на дереве, шт.; W - величина встречаемости, %; D_n - дисперсия нормированной выборки; X_{max} - максимальное значение признака в нормированной выборке,

Таблица 5.34

**Шкала оценки состояния древостоя по характеру пространственной
структуры популяции *Tomicus minor* в биотопе**

Жизнеспособность древостоя	Пространственное распределение	Значение индекса агрегативности D_n
Очень высокая	Близкое к равномерному	менее 0,50
Высокая	Случайное	0,51 ... 1,50
Пониженная	Слабо агрегированное	1,51 ... 3,50
Низкая	Средне агрегированное	3,51 ... 7,50
Очень низкая	Сильно агрегированное	более 7,50

Степень агрегации обусловлена в некоторой степени, как было установлено, варьированием размера заселяемых ксилобионтами деревьев в биотопе, однако влияние этого фактора отчетливо проявляется лишь при равномерном и случайном типах пространственного распределения численности популяций (рис. 5.29). При наличии же в биотопе большого числа ослабленных деревьев насекомые сильно рассеиваются в насаждениях. При этом часть деревьев текущего отпада остается незаселенной ксилобионтами, а основная доля их численности размещается на небольшом числе наиболее благоприятных для развития кормовых объектов (табл. 5.35). Связь между размером колонии ксилобионтов и диаметром дерева становится в этом случае очень слабой, объясняющей не более 30...40 % исходной дисперсии (рис. 5.29, табл. 5.36).

Агрегация численности организмов, таким образом, обусловлена в основном пространственной неоднородностью структуры их кормовой базы. Она является необходимым адаптационным приспособлением, направленным повышение успешности размножения и выживания популяций организмов. На первый взгляд может показаться, что концентрация насекомых на небольшом числе объектов приводит к их перенаселенности и снижению в результате этого продуктивности популяции. Агрегация действительно усиливает конкуренцию потомства ксилобионтов за пищу, снижает продуктивность, но в то же время она способствует выживаемости популяции в целом. И здесь нет никакого противоречия. Дело в том, что плотность поселения на кормовом объекте, как было показано выше, - это ответ популяции не только на качество пищи, но и на его сопротивление к нападению короедов и развитию их потомства.

Иллюстрацией положительного влияния данного адаптационного приспособления насекомых-ксилобионтов служат данные, приведенные в табл. 5.35, а также поведение популяций лубоедов в миграционном очаге их размножения, где "перенаселенными" были наиболее крупные и здоровые деревья из числа заселенных. На данных деревьях, составляющих 30% общего числа подвергшихся нападению ксилобионтов, сконцентрировалось 91% числа жуков родительского поколения *Tomicus minor*, которые произвели на свет 94% всего потомства, вылетевшего в насаждении. Если бы в данных условиях популяция рассредоточилась на большом числе деревьев или же заселила их с плотностью, не обеспечивающей подавление сопротивления, то потомство лубоедов полностью бы погибло. Здесь действует так называемый принцип Олли (Одум, 1975; Реймерс, 1994), суть которого состоит в том, что «недонаселенность» также вредна для существования популяции, как и «перенаселенность». Высокая плотность поселения - это вынужденная мера и экологически единственно правильный ответ популяции на сложившиеся условия существования.

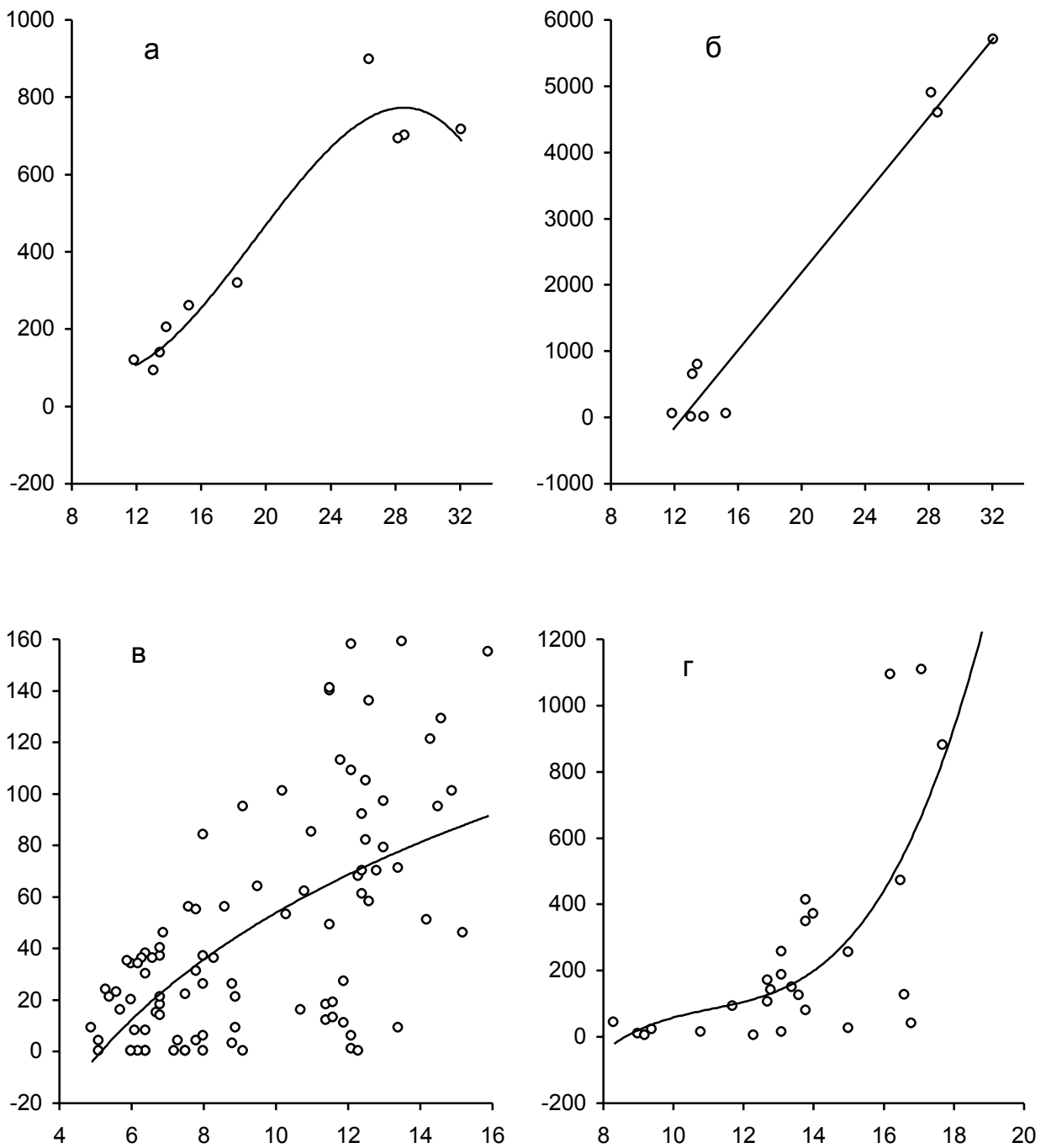


Рис. 5.29. Влияние размера дерева на численность колоний сосновых лубоедов в различных биотопах: а, б - миграционный очаг размножения сосновых лубоедов, возникший в 1983 году в здоровом сосняке брусничниковом, расположенном в непосредственной близости от свежей лесосеки, на которой складировались хлысты (соответственно *Tomicus piniperda* и *T. minor*); в, г - приспевающий загущенный сосняк брусничниковый, в котором происходило массовое размножение *Pissodes piniphilus* (соответственно *Tomicus piniperda* в 1982 году и *T. minor* в 1986 году); ось абсцисс - диаметр дерева на высоте 1,3 м, см; ось ординат - численность маточных ходов на дереве, шт.

Таблица 5.35

Характер распределения численности сосновых лубоедов в различных биотопах

Число поселений, шт./ дерево	Число деревьев		Общее число поселений		Число поселений, шт./ дерево	Число деревьев		Общее число поселений	
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%
Малый сосновый лубоед <i>Tomicus minor</i> Hart.									
Гарь, 1973 год					Гарь, 1974 год				
Менее 200	88	91	853	16	Менее 500	34	80	1406	10
201...400	4	4	1108	21	501...1000	1	3	790	5
401...600	3	3	1606	31	1001...1500	3	7	4175	29
601...800	1	1	745	14	1501...2000	2	5	3518	25
Более 800	1	1	952	18	Более 2000	2	5	4488	31
Итого	95	100	5264	100	Итого	42	100	14377	100
Большой сосновый лубоед <i>Tomicus piniperda</i> L.									
Миграционный очаг, 1983 год					Здоровый загущенный древостой, 1986 год				
Менее 100	22	52	817	13	Менее 20	30	54	200	15
101...200	12	28	1556	24	21...40	13	23	383	28
201...500	4	10	1076	17	41...60	8	14	395	29
501...900	4	10	3005	46	61...80	4	7	280	20
Итого	42	100	6454	100	Более 80	1	2	115	8
					Итого	56	100	1373	100

Таблица 5.36

Характер распределения колоний *Tomicus minor* на деревьях разного размера в древостое, поврежденном в 1972 году низовым пожаром

Ступень толщины дерева, см	Число усохших деревьев, шт./ га		Значение параметров распределения численности колоний лубоеда		
	всего	заселенных лубоедом	M_x	D_n	k
Первый послепожарный год					
16	40	8	10,6	11,899	0,092
20	56	22	56,0	7,433	0,155
24	32	10	109,2	6,889	0,170
28	22	10	136,2	2,999	0,500
32	10	6	93,4	1,835	1,197
Второй послепожарный год					
20	10	6	17,8	1,467	2,143
24	16	16	384,5	2,702	0,588
28	30	16	399,3	2,785	0,560
32	10	4	432,6	4,914	0,255
36	12	8	437,0	4,579	0,279

Выбор объекта поселения осуществляется насекомыми на основе информационных связей между ними и деревом-хозяином. Число публикаций, посвященных этому вопросу, огромно и рассмотреть их в рамках настоящей работы не представляется возможным. Следует отметить лишь детальные обзоры, проведенные в нашей стране А.С. Исаевым и Г.И. Гирс (1975), а также Г.И. Васечко (1981).

Наиболее важная роль в поиске ксилобионтами кормовых объектов, согласно существующим представлениям, принадлежит стимулам их первичной привлекательности. Реакция насекомых обусловлена при этом совместным действием различных раздражителей, основное место среди которых занимают химические. Кроме запаха, излучаемого деревьями и изменяющегося в зависимости от их физиологического состояния, насекомые реагируют на световые и звуковые сигналы различной частоты, напряженность и направление магнитных полей.

Выбирая и заселяя кормовые объекты, ксилобионты выступают как внутренне организованная совокупность организмов, обладающая хорошо развитой химической коммуникацией, характер которой меняется в зависимости от степени плотности популяции насекомых и объема их кормовой базы. Самым ярким проявлением химической коммуникации у насекомых-ксилобионтов является так называемая «вторичная привлекательность» кормовых объектов. Суть этого явления заключается в том, что первопоселенцы, найдя кормовой объект и осуществив внедрение в него, начинают выделять особое химическое соединение, названное агрегационным феромоном, привлекающее особей обоих полов строго определенного вида. Вторичная привлекательность повышает эффективность поиска жертвы, скрывающейся среди моря непригодных для заселения деревьев, обеспечивая при коротком периоде массового лёта насекомых максимальную концентрацию их на пространственно разбросанных благоприятных кормовых объектах, быстро теряющих пищевые качества. Феромоны не только способствуют концентрации насекомых-ксилобионтов, но и в значительной мере регулируют плотность их поселения на кормовом объекте, обеспечивая тем самым наиболее благоприятные условия для развития потомства.

Еще одним адаптационным приспособлением насекомых-ксилобионтов, направленным на увеличение выхода потомства с ограниченной поверхности субстрата, является выбор оптимального варианта заселения кормового объекта. Многочисленными исследованиями было установлено наличие функциональной зависимости в распределении их численности по длине района поселения на дереве (Головянко, 1926; Вегуман, 1968; Бородин, 1970, 1971, 1976; Бородин, Кирста, 1974; Кирста, 1976; Трофимов, 1978; Никитский, 1980; Вол-

ков, 1983; Мозолевская, 1983). Наличие этого явления у ксилобионтов подтвердили и проведенные нами исследования (Демаков, Николаев, 1984; Демаков, 1989). Экологическое значение неравномерности распределения численности насекомых в пределах их района поселения то же, что и распределения между кормовыми объектами - жуков селится больше там, где может быть получено больше потомства в данных экологических условиях (рис. 5.30).

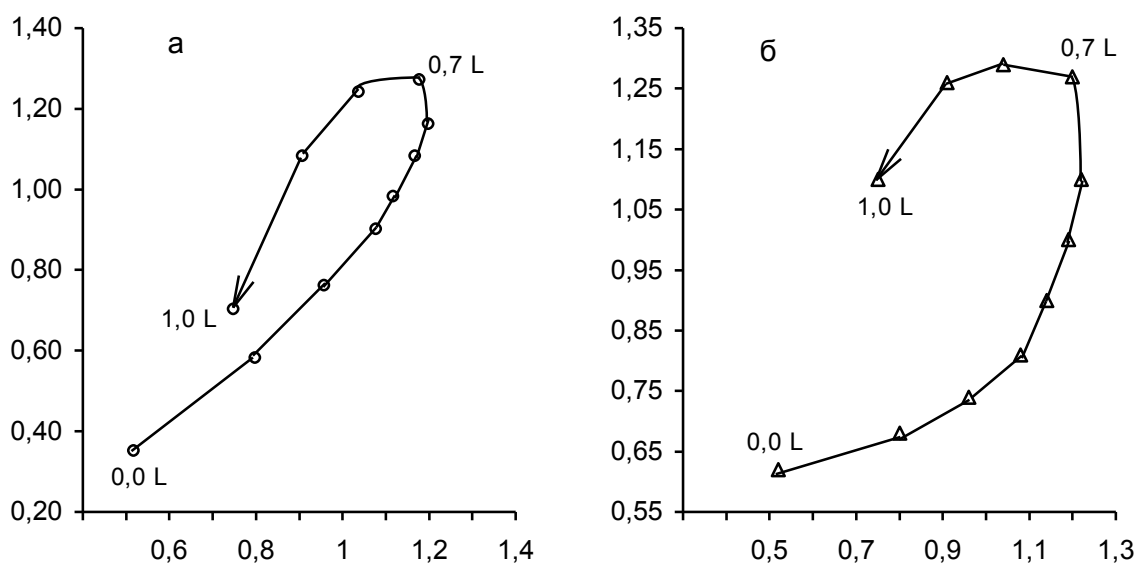


Рис. 5.30. Сопряженность изменения популяционных показателей *Tomicus minor* Hart. по градиенту длины района поселения на деревьях, поврежденных пожаром: ось абсцисс - плотность поселения, ось ординат - продукция (а) и энергия размножения (б), выраженные в долях от среднего взвешенного значения по дереву в целом.

В каждой конкретной экологической обстановке, очевидно, популяция стремится выбрать наиболее оптимальный вариант распределения численности в пределах биотопа и отдельного кормового объекта. Снижению эффективности выбора этого варианта расселения, однако, способствует увеличение неоднородности среды обитания и состояния кормовых ресурсов. Нами, в частности, было установлено, что с возрастанием гетерогенности структуры кормовой базы ксилобионтов снижается теснота связи между величиной их продукции и плотностью поселения. Пространственная неоднородность структуры кормовой базы организмов является фактором, ограничивающим в определенной степени численность их популяций организмов, поскольку снижает успешность поиска оптимальных объектов поселения и увеличивает напряженность межвидовой конкуренции за них (Whitham, 1981). Чем однороднее структура кормовой базы

в биотопе, тем благоприятнее в нем условия для развития организмов. Подтверждением этого является вспышка массового размножения *Pissodes piniphilus* Hrbst., наиболее мощно протекавшая в сосняках с упрощенной размерной структурой древостоя (Демаков, 1994, 1996, 1998). Характер структуры кормовой базы и степень ее изменчивости позволяют, таким образом, судить об условиях существования популяций ксилобионтов и вероятности реализации вспышек их массового размножения.

У насекомых-ксилобионтов кроме способности эффективного поиска кормовых объектов имеется ряд других адаптационных приспособлений, направленных на повышение жизнеспособности их популяций в условиях значительной изменчивости условий обитания. Так, к примеру, у сосновых лубоедов при недостатке подходящих для заселения деревьев значительная часть взрослой части популяции может полностью переходить на питание однолетними побегами деревьев *Pinus sylvestris*. Это приспособление, выработанное в процессе длительной эволюции, является ответной реакцией лубоедов на резкие флуктуации объема их основной кормовой базы. Оно позволяет лубоедам, имеющим, как известно (Яцентковский, 1925; Грезе, 1925; Schroeder, Risberg, 1989), двухлетнюю продолжительность жизни, более или менее успешно пережить «голодный год» и воспроизвести потомство на следующий. Впервые это явление было отмечено и изучено А.В.Яцентковским (1925). Он писал: «... возобновительное питание нельзя считать за особый вид питания. Совершающееся питание в побегах следует приравнять к обыкновенному, но происходящему в другой обстановке. Существует как бы два способа питания: один под корой, другой - в побегах» (с.288). И далее: «... существование старых жуков в побегах не связано с обязательным питанием для созревания половых продуктов; подобное питание не может быть "эликсиром" молодости (возобновительное питание), а является нормальным питанием особей, не занятых половой деятельностью» (с. 295).

Внешне это явление выражается в том, что «стрижка» побегов жуками идет не только во второй половине лета в период дополнительного питания молодого поколения, а начиная с начала вегетационного сезона. Кроме А.В. Яцентковского, его наблюдал также Н.С. Грезе (1926). Динамика сезонной "стрижки" побегов прослежена нами в 1977 году в насаждениях, поврежденных пожаром 1972 года. Наблюдения показали наличие двух довольно четко выраженных периодов питания жуков побегами: первый - май-июль, второй - август-сентябрь (рис. 5.31). Во время первого периода побегами питались старые жуки, не нашедшие подходящих кормовых объектов для заселения, а во время второго - молодые. Переход старых жуков на питание побегами подтверждает сделанный

ранее вывод (Демаков, 1986) о том, что затухание очага массового размножения ксилобионтов на горях произошло исключительно в результате истощения их кормовой базы и оздоровления древостоев.

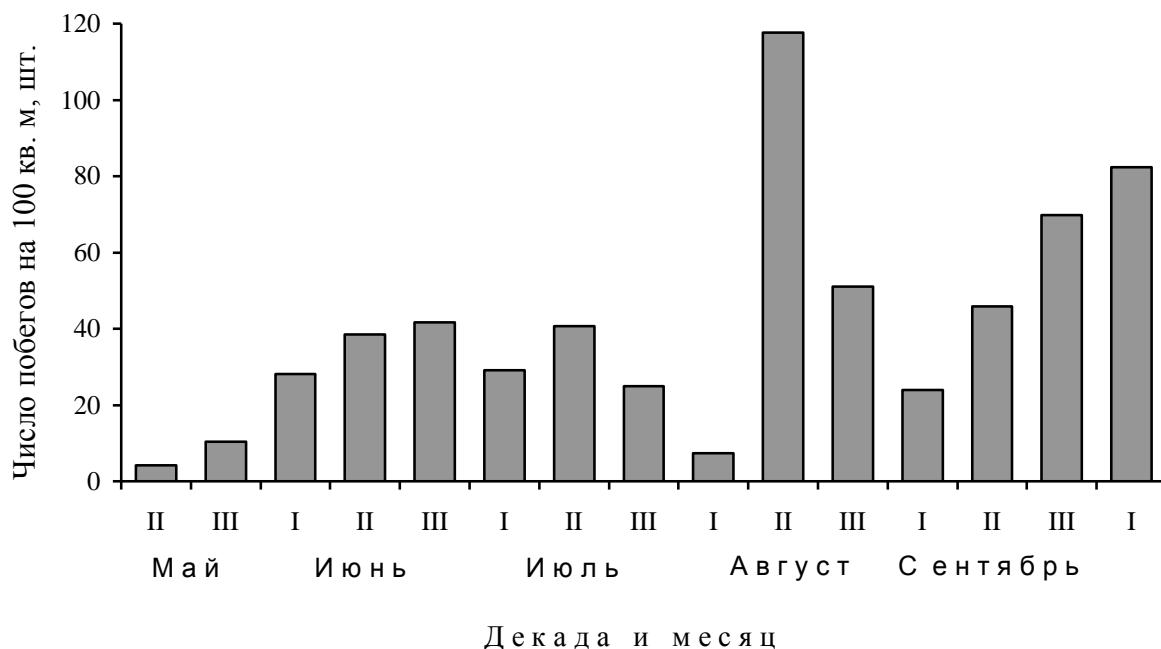


Рис. 5.31. Динамика дополнительного и возобновительного питания сосновых лубоедов в 1977 году в приспевающем сосняке брусничниковом, расположенном вблизи гари 1972 года.

5.3.2. Развитие потомства насекомых-ксилобионтов на кормовых объектах

Потомство насекомых-ксилобионтов полностью лишено "права" выбора варианта "ответа". На данном этапе жизненного цикла происходит только сокращение численности популяции в результате взаимодействия особей с кормовым объектом, конкурентами, энтомофагами, патогенами и абиотическими факторами среды. Часть популяции насекомых погибает также от недостатка пищи в результате внутривидовой конкуренции, т.к. численность их потомства, как и потомства многих живых существ, у которых отсутствует активная забота родителей о нем, обычно больше, чем того требуют наличные кормовые ресурсы (Одум, 1975; Риклефс, 1979). Производство потомства с некоторым "запасом" является ответной реакцией популяций ксилобионтов на восполнение предстоящих потерь в результате взаимодействия с окружающим миром (Васечко, 1982), выработанной в процессе длительной сопредельной эволюции с популяциями дерева-хозяина, врагов и конкурентов.

При анализе смертности потомства ксилобионтов очень важно, с научной и практической точек зрения, провести количественную оценку действия всех

факторов, т. к. это дает ключи к эффективному управлению их численностью. Необходимым условием для этого является составление и анализ таблиц выживаемости, которые основаны на детальной регистрации смертности потомства насекомых в течение всего цикла их подкорового развития (Knight, 1959, 1967; Stark, Borden, 1965; Beaver, 1966; Koehler, 1966; Berruman, 1968; Кирста, 1973; Огибин, 1974 а, б; Галасьева, 1976; Лебедева, 1981, 1983; Матусевич, Маслов, 1982; Якайтис, Валента, Гавялис, 1982; Маслов, Матусевич, 1982, 1990; Ye Hui, Zhao Zhi-mo, 1992; Матусевич, 1994).

Наблюдения, проведенные нами за выживаемостью потомства *Tomicus piniperda* L., показали, что гибель его на различных фазах постэмбрионального развития происходит под действием разнообразных факторов, в основном биотических. Гибель яиц обуславливают два главных фактора: антибиоз дерева и энтомофаги (в основном клещи-яйцееды и стафилины рода *Placusa*). Гибель куколок и молодых жуков под корой происходит исключительно в результате деятельности хищных насекомых и птиц. Иногда вмешиваются абиотические факторы, но их роль, как правило, ничтожна. Наиболее разнообразны факторы смертности на фазе личинки. Здесь ко всем перечисленным факторам добавляются еще внутри- и межвидовая конкуренция за пищу, а также качество кормового субстрата (гнилой или, наоборот, засмоленный луб).

Нами установлено, что ведущим фактором выживаемости потомства лубоеда в любой экологической обстановке является состояние кормовой базы - древостоя (табл.5.37). Недостаток доброкачественной пищи обуславливает усиление внутри- и межвидовой конкуренции за обладание лакомым куском «пирога», а также вынуждает жуков лубоеда заселять неблагоприятные кормовые объекты, обладающие либо достаточно высокой резистентностью, либо, наоборот, отмирающие с уже загнивающим лубом. Интересно отметить, что к такому же выводу пришли китайские энтомологи (Ye Hui, Zhao Zhi-mo, 1992), проводившие наблюдения за выживаемостью данного вида в совершенно иной географической зоне. Гибель потомства от энтомофагов и патогенов в большинстве случаев невысока, что значительно противоречит данным других исследователей (Харитоновна, 1972; Галасьева, 1976, 1977). Причины расхождения мнений заключаются, на наш взгляд, в разном методическом подходе к определению причин смертности. Так, поедая личинок, попавших в гнилой или, наоборот, засмоленный луб, а также в замкнутое пространство, ограниченное маточными ходами лубоеда или проходами личинок усачей, хищные насекомые не играют фактически никакой роли в их судьбе, т.е. выживаемости - эти личинки рано или поздно все равно погибнут от нехватки пищи на данных «кормовых площадках», как их правильно назвал В.В. Киселев (1978).

Таблица 5.37

Роль факторов смертности потомства *Tomicus piniperda* L. в сосняках Марий Эл
в период массового размножения *Pissodes piniphilus*

Фактор смертности	Величина гибели потомства лубоеда (%) по биотопам и годам учета									
	«Вымокший» сосняк сфагновый						Сосняк брусничниковый			
	1980	1981	1982	1983	1984	Среднее	1982	1983	1984	Среднее
Резистентность дерева	5,2	56,5	5,3	24,5	1,8	18,6	0,0	7,5	2,7	3,4
Недоброкачественная пища	23,9	7,2	40,5	20,4	27,2	23,8	31,0	13,5	44,9	29,8
Внутривидовая конкуренция	5,1	13,5	31,6	39,5	20,8	22,0	40,4	55,5	29,7	41,9
Межвидовая конкуренция	6,8	8,4	2,5	3,3	35,7	11,3	2,0	6,3	7,2	5,2
Хищные насекомые	37,5	13,1	7,8	11,1	10,3	15,9	16,0	13,3	13,6	14,3
Насекомые-паразиты	1,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,2	1,0	0,2	0,5	0,6
Болезни	2,8	0,0	0,3	0,0	0,0	0,6	1,1	0,0	0,0	0,4
Общая смертность	82,3	98,7	88,0	98,7	95,8	92,7	91,6	96,3	98,6	95,6

При оценке роли энтомофагов в снижении численности потомства ксилобионтов необходимо учитывать и момент их воздействия. Так, уничтожая часть яиц и личинок молодого возраста, энтомофаги снижают факторов напряженность внутривидовой конкуренции в популяции и тем самым способствуют выживаемости остальной части потомства. Эта ситуация уже рассматривалась в литературе и нашла экспериментальное подтверждение (Nuorteva, 1964; Яновский, Киселев, 1975; Киселев, 1977, 1978; Васечко, 1982; Яновский, 1982; Маслов, Матусевич, 1990). При отсутствии внутривидовой конкуренции личинок ксилобионта за пищу, что происходит при обилии кормового ресурса, энтомофаги могут оказывать весьма эффективное воздействие на популяцию хозяина. Подобная ситуация, однако, отмечается крайне редко, т.к. рост хищников и паразитов происходит с некоторым опозданием по отношению к росту численности жертвы (Одум, 1975; Исаев и др., 1984).

Противоречивость мнений о роли энтомофагов объясняется также тем обстоятельством, что некоторые исследователи, как отмечают Н.П. Кривошеина (1980) и Г.И. Васечко (1982), неверно причисляют к хищникам и паразитам большинство видов насекомых, встречающихся совместно с ксилобионтами в период их подкорового развития, не проводя подобающего анализа их пищевой специализации и образа жизни. Под корой заселенных ксилобионтами деревьев нами было встречено несколько десятков сопутствующих видов насекомых, из которых могут значительно воздействовать на их численность всего единицы. Исследования показали, что среди энтомофагов безраздельно господствуют личинки жука-пестряка *Thanasimus formicarius* L. (табл. 5.38), принадлежащего к числу облигатных хищников и встречающегося в ходах подавляющего большинства короедов хвойных и лиственных пород (Saalas, 1917; Kleine, 1944; Титова, 1966; Харитоновна, 1972; Никитский, 1980; Якайтис, Валента, Гавялис, 1982). Обильно, но не постоянно, встречаются личинки другого не менее распространенного в средней полосе европейской части России вида – верблюдки *Rhaphidia ophiopsis* L., принадлежащего также к числу облигатных хищников. Постоянно, но в небольшом количестве, присутствуют карапузики *Cylister oblongus* F. и *Plegaderus vulneratus* Panz., чернотелка *Hypophloeus longulus* Gyll., являющиеся широкими полифагами (факультативными хищниками и детритофагами). Редко и в небольшом количестве встречались клопы-охотники из семейства *Nabidae* и личинки мухи-стволоедки *Xylophagus cinctus* Deg. (они внесены в графу «прочие»). К числу обычных видов следует отнести плоского трухляка *Pytho depressus* L., личинки которого являются широкими полифагами (детритосапрофагами и факультативными хищниками). Вместе с личинками лубоеда проходят питание и его конкуренты – личинки усачей, в основном серого длинноусого.

**Численность энтомофагов и пищевых конкурентов в поселениях
Tomicus piniperda L. в различных биотопах**

Год учета	Значение численности энтомофагов и конкурентов, шт. / м ²						
	<i>Thanasimus formicarius</i>	Карапузики	Чернотелки	Стафилиниды	Клещи яйцееды	Личинки усачей	Прочие
75-85-летний сосняк брусничниковый, поврежденный в 1972 году низовым пожаром							
1979	71,8	5,8	0,1	5,2	60,9	25,9	0,1
1980	17,0	2,4	0,6	0,6	4,7	4,1	0,1
1982	10,7	0,9	0,1	0,1	0,2	56,8	1,8
180-240-летний сосняк сфагновый, подвергшийся в 1980 г. климатогенной «вымочке»							
1980	24,3	0,6	0,1	2,3	10,6	28,0	0,1
1981	22,0	6,0	8,0	18,0	16,0	43,0	10,0
1982	9,8	1,6	1,4	1,1	0,5	25,8	1,6
1983	20,9	0,2	0,1	7,6	0,5	28,0	6,1
1984	14,0	2,3	1,9	13,6	0,1	6,0	3,4
1985	7,6	0,1	0,4	0,1	0,1	9,3	2,1
Загущенный сосняк брусничниковый, в котором протекала ВМР <i>Pissodes piniphilus</i>							
1982	25,2	7,8	3,9	9,0	1,2	18,7	2,6
1983	25,5	3,3	0,8	8,6	0,7	6,4	14,0
1984	14,0	2,3	1,9	13,6	0,1	6,0	3,4
1985	15,4	6,1	6,6	5,4	0,1	4,7	3,8

При оценке влияния энтомофагов и конкурентов необходимо принимать во внимание и состояние кормовых объектов, которое, как показали исследования, определяет процесс формирования структуры подкорового энтомокомплекса (табл. 5.39) и характер распределения ролей между различными факторами смертности ксилобионтов (табл. 5.40). Полученные данные свидетельствуют о том, что состояние кормового субстрата воздействует на энтомофагов в гораздо большей степени, чем плотность их жертвы-лубоеда, которая, в свою очередь, также зависит от качества пищи. Сходные результаты получены и другими исследователями (Исаев, Гирс, 1975; Никитский, 1980; Яновский, 1982), объектами исследований которых являлись другие виды насекомых-ксилобионтов.

При анализе табл. 5.37 и 5.40 обращает на себя внимание тот факт, что несмотря на изменение ролей факторов смертности потомства лубоеда, их общая составляющая во всех экологических условиях остается в большинстве случаев почти неизменной. Это свидетельствует о высокой сбалансированности подкорового сообщества организмов, выработанной в результате длительной сопредельной эволюции, когда даже противоборствующие между собой стороны извлекают выгоду от совместного существования (Одум, 1975).

Таблица 5.39

Влияние состояния кормового объекта на структуру подкорового комплекса организмов в поселениях *Tomicus piniperda* L. (по данным учета 1983 года)

Фаза и вид организма	Число особей вида на разных кормовых объектах, шт./м ² *				
	Сосняк сфагновый			Сосняк - брусничник	
	1	2	3	4	5
Личинки муравьежука	13,5	16,4	29,0	25,5	45,0
Личинки верблюдки	6,5	5,5	6,5	14,0	13,4
Имаго стафилинид	10,7	7,4	6,3	8,6	1,1
Имаго карапузиков	0,1	0,6	0,1	3,3	0,4
Имаго чернотелок	0,1	0,1	0,3	0,8	0,7
Все энтомофаги вместе	32,4	29,9	42,4	52,9	60,6
Личинки усачей	1,5	28,4	40,8	6,4	46,4
Яйца <i>Tomicus piniperda</i>	4319	5794	5037	3990	9326

* 1, 2 и 3 – деревья соответственно с лубом I, II и III категории состояния; 4 – деревья из числа естественного отпада; 5 – снеголомные деревья.

Таблица 5.40

Влияние состояния кормового объекта на структуру факторов смертности потомства *Tomicus piniperda* L. в сосняках Марий Эл (по данным учета 1983 года)

Фактор смертности	Величина гибели на разных кормовых объектах, % *				
	Сосняк сфагновый			Сосняк - брусничник	
	1	2	3	4	5
Резистентность дерева	76,6	21,7	5,2	7,5	3,5
Недоброкачественная пища	1,0	15,1	34,8	13,5	3,2
Внутривидовая конкуренция	12,5	45,0	44,0	55,5	76,1
Межвидовая конкуренция	0,3	3,5	4,3	6,3	7,5
Энтомофаги и патогены	9,4	13,1	10,0	13,5	7,4
Общая смертность	99,8	98,4	98,3	96,3	97,7

* условные обозначения те же, что в предыдущей таблице.

Противоречия между сторонниками разных взглядов возникают часто из-за использования исследователями разнородного фактического материала, собранного либо в разных экологических условиях, либо относящегося к разным видам. Анализ литературы и данных собственных наблюдений показывает, что роль хищных и паразитических насекомых в динамике численности разных видов ксилобионтов, значительно различающихся по своей биологии и экологии, далеко не одинакова. Так, к примеру, насекомые-энтомофаги не оказывают существенного влияния на выживаемость потомства *Pissodes hiniphilus* (Riis, 1975; Luik, 1992; Демаков, 1994). У *Sirex noctilio*, наоборот, большинство личинок часто бывает заражено наездниками *Rhyssa persuasoria* и *Megarhissa nortoni*

(Берриман, 1990). Степень поражения популяции фиолетового рогохвоста этими паразитами достигала в сосняках Марий Эл в 1994-1996 гг., по нашим наблюдениям, 80...90 %.

Даже у близкородственных видов, каковыми являются *Tomicus piniperda* и *T. minor*, структура ролей факторов выживаемости потомства совершенно различна. Это вызвано важной биологической особенностью второго из них, заключающейся в том, что значительную часть жизненного цикла его личинки проводят в древесине, питаясь мицелием гриба *Ophistoma canum*, вызывающего синеву дерева, вступая с ним в симбиотические отношения (Lekander et al., 1977; Langström, 1983; Мозолевская, 1985; Нуортева, 1985). Данная биологическая особенность *T. minor* имеет ряд положительных моментов для успешного развития его потомства:

1) позволяет значительно увеличить жизненное пространство при одновременном снижении потребностей личинок в питании лубом, что резко снижает или практически уничтожает внутривидовую конкуренцию;

2) обеспечивает быстрый уход в надежное укрытие от хищников и паразитов.

Вместе с тем, появляется большая зависимость лубоеда от симбиотических грибов, жизнедеятельность которых определяется в основном гигротермическим режимом под корой деревьев. Последний, в свою очередь, зависит от состояния дерева, его местоположения, погодных условий года и плотности поселения лубоеда (сильная изрезанность ходами приводит к быстрому высыханию луба, а для развития грибов, как известно, неблагоприятна как высокая, так и низкая влажность среды). Этим, вероятно, и объясняется стабильная смертность лубоеда в разных зонах ствола дерева, наблюдающая несмотря на значительные различия в плотности его поселения и численности подкорников (Кирста, 1974) или, наоборот, значительная, или полная гибель потомства при отсутствии внутривидовой конкуренции и естественных врагов (Langström, 1983). Потомство малого соснового лубоеда, по сравнению с большим, практически не вступает в конкурентные отношения с личинками усачей, но зато в большой степени «страдает» от деятельности короеда - крошки.

Противоречивость мнений о роли энтомофагов объясняется также неправильным представлением многих исследователей о направлении вектора регуляции в экосистемах. Господствующая ныне так называемая синтетическая теория динамики численности насекомых исходит из представления об управляющей роли энтомофагов в популяции фитофагов. Абиотической компоненте и пище отводится модифицирующая роль. На самом деле, как справедливо отмечает Г.В. Стадницкий (1988), все обстоит иначе - вектор управления всегда направлен от высшего трофического уровня к низшему (Реймерс, 1994), т.е. от продуцентов к консументам I и II порядков, а от них - к редуцентам. Энтомофаги, отсюда, не регулирующий фактор по отношению к фитофагам, а управляемый ими (Викторов, 1976). Фитофаги по отношению к растениям, а энтомофаги по отношению к фитофагам выполняют лишь нормирующие функции, т.е. яв-

ляются фактором стабилизирующего естественного отбора (Стадницкий, Бортник, 1979; Стадницкий, 1988).

Многие исследователи, опираясь на классические работы З.С. Головянко (1926) и А.И. Ильинского (1928), считают, что только внутривидовая конкуренция осуществляет подлинную регуляцию численности насекомых-ксилобионтов. Результаты проведенных нами исследований не подтверждают этой точки зрения. Действие этого фактора, во-первых, начинает проявляться только при высокой плотности популяции. Случаи же высокой плотности поселения, когда начинает сказываться отрицательное воздействие особей друг на друга, у многих видов ксилобионтов крайне редки в природе. Он, во-вторых, не является самостоятельным, а всецело зависим, как отмечалось выше, от состояния кормовой базы насекомых. О слабой роли внутривидовой конкуренции в выживаемости потомства ксилобионтов говорит и низкая теснота связи между показателями энергии их размножения и плотности поселения (см. рис. 5.21).

Результаты исследований свидетельствуют о том, что, несмотря на разнообразие взаимодополняющих механизмов регуляции численности насекомых, компенсирующих несовершенство друг друга и обеспечивающих устойчивое существование их популяций в крайне нестабильной среде, ведущим и **управляющим** звеном в лесных экосистемах является древостой, объединенный с остальными биотическими компонентами петлями обратной связи. Рост численности ксилобионтов возможен лишь при наличии определенного числа пригодных для заселения деревьев. Их недостаток или отсутствие автоматически приводит к увеличению плотности поселения ксилобионтов на кормовых объектах и возрастанию смертности их потомства от резинозиса, недостатка пищи, деятельности энтомофагов и конкурентов.

Из этого вывода, который далеко не нов (Головянко, 1926; Ильинский, 1928; Schimitschek, 1964; Koehler, 1966; Исаев, Гирс, 1975; Яновский, Киселев, 1979; Васечко, 1981), вытекают весьма важные следствия, имеющие большое практическое значение. Надежная защита леса от насекомых-ксилобионтов, как и всех прочих фитопатогенных организмов, может быть обеспечена, по мнению многих исследователей (Руднев, 1962; Воронцов, 1963, 1978; Schwerdtfeger, 1970; Vite, 1976; Васечко, 1976; Стадницкий, Бортник, 1979; Стадницкий, 1988), лишь путем создания оптимальных условий для роста и развития древостоя. Все остальные мероприятия будут иметь при этом вспомогательное значение. Биологическая борьба с помощью энтомофагов здесь довольно затруднена (Викторов, 1975, 1976). При ведении лесозокологического мониторинга в первую очередь следует оценивать не состояние популяций хозяйственно опасных видов организмов, а состояние популяции древесного растения. Это положение должно быть положено и в основу прогнозных моделей.

Прав, абсолютно прав Г.В. Стадницкий (1988), утверждая, что вспышки массового размножения фитопатогенных организмов, с экологических позиций, следует рассматривать как естественное явление, которое программируется

всей биотической компонентой и возникает на определенной стадии развития биогеоценозов. Поэтому нужно бороться не с вредными (с нашей, человеческой, точки зрения) организмами, а с причинами, вызвавшими увеличение численности их популяций. Поддерживать неограниченно долго устойчивое существование лесных экосистем необходимо с помощью разумных хозяйственных мероприятий, вписывающихся в ход естественных сукцессионных процессов и ритмику природных циклов (Демаков, Кудрявцев, 1992; Демаков, 1994, 1996, 1997, 1999; Демаков, Алексеев, 1996, 1997). Естественные же леса, еще не деформированные человеком, не могут быть «больными» и не нуждаются, как правило, в специальной защите.

По результатам проведенных исследований можно сделать ряд выводов, имеющих теоретическое и прикладное значение.

1. Насекомые-ксилобионты являются активными участниками процесса естественного изреживания леса. Их присутствие необходимо для нормального функционирования лесных экосистем. В здоровых сомкнутых древостоях в периоды интенсивного роста деревьев и обострения конкурентной борьбы между ними за жизненное пространство происходят мощные вспышки массового размножения ксилобионтов, которые не нарушают гомеостаза экосистем и являются их ответной реакцией на изменение условий среды. В ослабленных древостоях стволовые насекомые усиливают действие стрессов, однако их действие направлено на отбор наиболее жизнеспособных особей и повышение устойчивости популяции древесного растения.

2. В первичном разрушении тканей флоэмы и ксилемы деревьев сосны участвует порядка 30 видов насекомых-ксилобионтов, однако конкретные биотопические энтомокомплексы состоят обычно из 6...8 массовых видов (как минимум в их состав входит четыре вида, как максимум 12), большинство из которых являются эврибионтными.

3. Ядро энтомокомплексов составляют в большинстве случаев *Tomicus piniperda* L. и *Pissodes piniphilus* Hrbst., как наиболее активные и экологически пластичные виды.

4. Структура комплекса насекомых-ксилобионтов и состояние популяций входящих в него видов никогда не бывают стабильными - даже в условиях резерваций постоянно происходят довольно значительные количественные и качественные изменения. Динамика популяций - это отражение постоянной борьбы видов за свое существование. Одним из итогов исследований явилось установление границ и закономерностей естественных флуктуаций параметров структурной организации энтомокомплексов и состояния популяций доминирующих видов насекомых-ксилобионтов.

5. Каждый вид в сложившемся комплексе занимает по обилию свое место (ранг), зависящее от его биологических особенностей (сроков лета, трофической валентности, активности) и степени ослабленности древостоя. Ранговое распределение видов в энтомокомплексах - это итог противоречий, компромисс

между биологическими потребностями видов и возможностями среды. Лучшей математической моделью рангового распределения видов насекомых по их встречаемости является функция Ципфа-Парето $W_i = W_1 \cdot \exp[-a \cdot (R_i - 1)^b]$, все параметры которой функции имеют конкретный биофизический смысл.

6. Параметры структурной организации комплексов насекомых-ксилобионтов и состояния их популяций большей частью закономерно изменяются по мере развития очагов их массового размножения, однако в результате несинхронности их динамики и значительного варьирования значений невозможно дать четких критериев для определения фаз градационного цикла. Они скорее пригодны для комплексной оценки состояния древостоя, жизнеспособность которого прямо пропорциональна числу видов и плотности поселения насекомых-ксилобионтов на деревьях текущего отпада.

7. Популяции многих видов стволовых насекомых распределяются в биотопах очень агрегированно. Особенно резко это проявляется в периоды наибольшего ослабления древостоя, когда происходит зарождение очагов массового размножения ксилобионтов. По мере развития очагов и улучшения состояния древостоя распределение становится все менее агрегированным, постепенно приближаясь к случайному. Степень агрегированности распределения популяций насекомых-ксилобионтов является в определенной степени индикатором состояния древостоя.

8. Основную роль в популяционной динамике насекомых-ксилобионтов играет поведение взрослых особей в период свободного перемещения в лесу, определяющее выбор оптимальных мест обитания (стаций), оптимальных кормовых объектов и оптимальных вариантов заселения последних. Количественные изменения потомства, происходящие наиболее сильно у большинства видов в фазе личинки, на общую динамику численности влияние оказывают слабое.

9. В каждой конкретной экологической обстановке популяции насекомых-ксилобионтов стремятся выбрать наиболее оптимальный вариант распределения численности в пределах биотопа и отдельного кормового объекта. Снижению эффективности выбора этого варианта расселения способствует, однако, увеличение неоднородности среды обитания и состояния кормовых ресурсов. Пространственная неоднородность структуры кормовой базы ксилобионтов является фактором, ограничивающим в определенной степени численность их популяций, поскольку снижает успешность поиска оптимальных объектов поселения и увеличивает напряженность межвидовой конкуренции за них. Характер структуры кормовой базы и степень ее изменчивости позволяют, таким образом, судить об условиях существования популяций ксилобионтов и вероятности реализации всплеск их массового размножения. Чем однороднее структура кормовой базы в биотопе, тем благоприятнее в нем условия для развития организмов.

10. Потомство насекомых-ксилобионтов полностью лишено «права» выбора варианта «ответа». На данном этапе жизненного цикла происходит только сокращение численности популяции в результате взаимодействия особей с кормовым объектом, конкурентами, энтомофагами, патогенами и абиотическими факторами среды. Ведущим фактором выживаемости потомства ксилобионтов в любой экологической обстановке является состояние пищи. Недостаток ее обуславливает усиление внутри- и межвидовой конкуренции за обладание лакомым куском «пирога». Внутривидовая конкуренция является важным, но не решающим фактором успешности выживаемости потомства. Энтомофаги не регулирующий фактор по отношению к ксилофагам, а управляемый ими.

11. Управляющим звеном в лесных экосистемах является древостой, объединенный с остальными биотическими компонентами петлями обратной связи. Рост численности ксилобионтов возможен лишь при наличии определенного числа пригодных для заселения деревьев. Их недостаток или отсутствие автоматически приводит к увеличению плотности поселения стволовых насекомых на кормовых объектах и возрастанию смертности их потомства от резинозиса, недостатка пищи, деятельности энтомофагов и конкурентов.

12. Надежная защита леса от насекомых-ксилобионтов, как и всех прочих фитопатогенных организмов, может быть обеспечена поэтому лишь путем создания оптимальных условий для роста и развития древостоя; все остальные мероприятия имеют вспомогательное значение.

13. Вспышки массового размножения фитопатогенных организмов, с экологических позиций, следует рассматривать как естественное явление, которое программируется всей биотической компонентой и возникает на определенной стадии развития биогеоценозов. Поэтому нужно бороться не с вредными (с нашей, человеческой, точки зрения) организмами, а с причинами, вызвавшими увеличение численности их популяций. Естественные же леса, еще не деформированные человеком, не могут быть «больными» и не нуждаются, как правило, в специальной защите.

14. При ведении лесозэкологического мониторинга следует оценивать, в первую очередь, не состояние популяций насекомых-ксилобионтов, а состояние популяции древесного растения. Это положение должно быть положено и в основу прогнозных моделей. Наилучшим биондикатором состояния древостоя является малый сосновый лубоед *Tomicus minor* Hart.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новые задачи, стоящие перед лесным хозяйством в наступающем XXI веке, можно решить только на основе глубокого познания механизмов саморегуляции лесных экосистем и описания их действия в математико-аналитической форме. Моделирование динамики лесных экосистем, необходимое для выбора оптимальных режимов их выращивания и стратегий использования, немыслимо без учета процессов роста и изреживания древостоев. Не случайно поэтому данному вопросу уделялось достаточно много внимания с момента зарождения научного лесоводства. Интерес к этой проблеме не ослабевает и ныне, что обусловлено необходимостью поиска путей устойчивого развития человечества в условиях возрастающего дефицита всех природных ресурсов.

Несмотря на огромный накопленный экспериментальный материал и созданный беспрецедентный в численном отношении арсенал таблиц, в решении ряда теоретических и практических вопросов значительного прогресса в последнее время не обнаруживается. Во многих случаях остаются проблематичными ведущие механизмы и факторы, определяющие характер развития древостоев. Все более очевидной становится ограниченность существующих методов и стандартных таксационных таблиц, дающих слишком общее и грубое представление о ходе роста и развития древостоев. Сейчас, как никогда, ощущается настоятельная потребность в создании универсальных математических моделей биоценологических процессов.

Лес – сложная природная термодинамически открытая экосистема, самоорганизовавшаяся на определенном этапе эволюции биосферы в некоторую саморазвивающуюся целостность, образованную множеством разнообразных биологических элементов, связанных воедино общей целью борьбы за существование в условиях ограниченных ресурсов среды и иерархически группирующихся вокруг центрального звена, координирующего их совместную деятельность, движимую внутренними противоречиями и управляемую посредством эффективных обратных связей. Познать законы рождения, функционирования и распада лесных экосистем, необходимые для создания научно обоснованной стратегии неистощимого рационального лесопользования, позволяет лишь современная теория самоорганизации систем – синергетика.

Самоорганизация – это возникновение порядка из беспорядка. Она предстает как процесс усложнения форм материи, в результате которого происходит становление высокоупорядоченных структур, качественно отличающихся от исходных. Одним из критериев уровня самоорганизации систем является их устойчивость, проявляющаяся в способности к различного рода адаптациям, сущность которых состоит в сохранении своей структуры и достижении наиболее предпочтительного внутреннего состояния. Устойчивость – это свойство экосистем, направленное на сохранение в нестабильной среде некоторых по-

лезных признаков, приобретенных ими в результате самоорганизации и естественного отбора.

На основе анализа литературных данных и материалов собственных исследований сформулировано понятие об устойчивости лесных экосистем, рассмотрены теоретические подходы к ее оценке и путям повышения. Показано, что абстрактного понятия «устойчивость биосистемы» не существует. Оценивая устойчивость той или иной биосистемы, следует обязательно иметь в виду: а) вид устойчивости (структурная, функциональная, энергетическая, информационная); б) масштаб пространства и времени; в) вид и число воздействующих факторов; г) параметры состояния системы, по которым будет оцениваться ее устойчивость; д) норму изменчивости параметров состояния, относительно которой предполагается оценивать устойчивость системы. Без этих критериев само понятие устойчивости биосистемы делается не только аморфным и неконструктивным, но и теряет реальный смысл.

Устойчивость экосистем достигается за счет саморегуляции, лежащей в основе жизни, путем удержания наиболее важных характеристик своего состояния в некоторых заданных границах (норме) за счет непостоянства других, не являющихся определяющими. Данные наблюдений показали, что экосистемы сохраняют свои основные черты, т.е. обладают определенной устойчивостью, несмотря на постоянные (порой довольно значительные) флуктуации параметров своего состояния, возникающие как в ответ на колебания условий среды, так и за счет внутренних модуляций. Требованиям экологической устойчивости, исходя из этого, более всего отвечает концепция Лагранжа, согласно которой динамическая система является устойчивой, если траектории изменения параметров ее состояния ограничены в фазовом пространстве как сверху, так и снизу, т.е. соблюдается следующее условие: $0 \leq y_{\min}(x) < y_i(x) < y_{\max}(x) \neq \infty$. Эта область фазового пространства, применительно к биосистемам, будет называться областью экоустойчивости (экостабильности). Такой взгляд вполне согласуется с современными представлениями о *гомеокинезе* – стремлении биологических систем не к абсолютной стабилизации своего состояния, а к удержанию его в определенных пределах путем колебательных изменений значений параметров вокруг точек равновесия. Неустойчивыми следует признать те системы, для которых небольшие возмущения «уводят» значения параметров ее состояния далеко от исходной (невозмущенной) траектории.

Одним из факторов, определяющих продуктивность экосистем и их устойчивость, т.е. способность к самовосстановлению утраченного внутреннего равновесия, является уровень биологического разнообразия, которое отражает множество реализованных в ходе эволюции и жестко отсортированных естественным отбором форм живой материи на различных уровнях ее организации: организменном, популяционном, экосистемном и биосферном. Биоразнообразие – фундаментальное свойство природы, связанное с самой сущностью жизни и организации экосистем. Оно служит тем аппаратом, манипулируя которым

популяции, экосистемы и биосфера в целом могут амортизировать сильные возмущения внешней среды, сохраняя достаточно высокую стабильность. Снижение уровня биоразнообразия – безвозвратная потеря бесценного генофонда и устойчивости биосферы.

Устойчивость (надежность) системы прямо связана с числом параллельно функционирующих каналов, т.е. уровнем избыточности элементов, что явно коррелирует с уровнем биоразнообразия. Таким образом, чем больше видов организмов присутствует в ценозе, тем шире область пространства ее экоустойчивости (для систем с высоким уровнем биоразнообразия соответственно выше вероятность наличия видов, приспособленных к тем или иным условиям среды). Сложение сообществ из биологически и экологически различных видов обеспечивает эффективное использование ресурсов и постоянство функционирования системы в широком диапазоне условий среды. К тому же, чем выше уровень разнообразия, тем больше момент инерции системы и для выведения ее из устойчивого состояния требуются значительные усилия. Многообразие элементов, а вместе с ними и их свойств, является залогом победы над неизвестным, ожидающим экосистемы в будущем.

Это справедливо, однако, в том случае, если между элементами системы существуют очень слабые взаимодействия. Если система построена на основе жестких связей, то большое разнообразие элементов может, наоборот, привести к потере устойчивости. В целом зависимость устойчивости от разнообразия описывается кривой оптимума. Для поиска оптимальной структуры сообществ, обеспечивающей наивысшую устойчивость, необходимо детально исследовать эту зависимость. При этом следует учитывать то обстоятельство, что главным условием устойчивого функционирования экосистем является не просто достаточно высокий уровень видового разнообразия, а наличие исторически сложившегося коадаптивного комплекса биоты.

Качество лесных экосистем и режима хозяйствования, таким образом, необходимо оценивать по текущему уровню и динамике биоразнообразия, позволяющему лесам неограниченно долго выполнять все экологические и социально-экономические функции. Это, в свою очередь, потребует разработки региональных стандартов качества экосистем и видов природопользования. Разработка этих стандартов должна идти от общего к частному, т.е. от определения роли и места геобиосистемы в поддержании устойчивости биосферы, природной зоны, ландшафта с учетом поддержания разумных жизненных потребностей человеческого общества.

Необходимым условием устойчивости динамических систем является отсутствие биений, возникающих в результате резонанса различных волновых процессов, или сведение их, по крайней мере, к минимуму. В биологических системах это достигается десинхронизацией жизненных ритмов видов, конкурирующих за один и тот же или близкий к нему ресурс. В процессе формирования и самоорганизации экосистем в них остаются жить лишь те виды, которые

не только наиболее полно вписываются в природные ритмы, но и, согласно правилу Г.Ф. Гаузе, минимально конкурируют между собой. Любую природную достаточно полно самоорганизованную экосистему, в результате этого, слагают виды, которые различаются по ритмике своих жизненных процессов: срокам рождения и продолжительности жизненного цикла, суточной и сезонной активности, требовательности к условиям среды. Благодаря этому биологические виды наиболее эффективно используют ресурсы среды, которые всегда очень ограничены, избегая, насколько это возможно, конкуренции с соседями по сообществу. Феноритмическая и экологическая структуры экосистем, таким образом, являются весьма существенными признаками степени их организованности. Чем они разнообразнее, тем устойчивее и продуктивнее экосистемы.

Нормальную деятельность сукцессионной системы блокируют как слишком сильные и частые нарушения, так и полное отсутствие оных, что находится в полном соответствии с принципом оптимальности (для развития биосистемы одинаково вреден как недостаток, так и избыток любого из ресурсов). Максимум видового разнообразия, как отмечено многими исследователями, наблюдается при средней степени нарушенности геобиосистем, когда в регионе присутствуют самые разные биотопы, соответствующие различным стадиям сукцессий ценозов.

Антропогенные изменения геобиосистем, таким образом, не обязательно, как это принято считать, приводят к их деградации. Высокий уровень видового разнообразия в настоящее время, наоборот, не может быть достигнут путем полного прекращения всей хозяйственной деятельности, т.к. в этом случае начнется восстановление коренного состава биоты и постепенно исчезнет вся производная флора и фауна. Вырубки леса, смена состава древостоев, сельскохозяйственное использование земель, сенокосение и пастьба скота - все эти факторы традиционного природопользования при умеренном воздействии на биосферу не вызовут отрицательных последствий, а, наоборот, будут способствовать информационно-биологическому насыщению ландшафтов и увеличению, тем самым, устойчивости сукцессионных систем и эволюции живой материи. Лес, как явление географическое и историческое, т.е. как система, в которой все элементы живой и косной природы эволюционно коадаптировались друг к другу, может устойчиво существовать, развиваться и самовосстанавливаться даже при довольно сильных нарушениях: пожарах, ветровалах, массовых размножениях фитопатогенных организмов. Естественные, еще не деформированные человеком, леса не могут быть «больными» и не нуждаются в специальной защите, т.к. обладают достаточно высоким внутренним гомеостазом.

Для поддержания на должном уровне биоразнообразия в лесных экосистемах необходимо оптимизировать величину изъятия ресурсов, научиться вписываться в ход естественных сукцессионных процессов и природную ритмику лесных экосистем, регулируя структуру древостоев с учетом повышения

успешности развития всех биокomпонентов. Получение древесины, как это принято сейчас, не должно являться главной целью деятельности лесоводов.

Исследования показали, что ход роста и изреживания древостоев довольно сложен и описать его с высокой точностью какой-либо одной достаточно простой математической функцией вряд ли принципиально возможно. Его не следует рассматривать ни как полностью детерминированный, ни как полностью стохастический процесс. К нему следует подходить, скорее всего, как к процессу виртуальных (возможных) перемещений системы, протекающему исходя из имеющихся связей, причинно-следственных отношений, определенных вариаций параметров среды и ряда биологических ограничений. Полная математическая модель его представляет собой некоторую аддитивно-мультипликативную смесь функций возрастного тренда (X_t), волновой составляющей (W_t) и случайной «шумовой» компоненты (Z_t), т.е. имеет следующий вид: $Y_t = X_t \cdot (W_t + Z_t)$. Значения параметров всех составляющих математической модели определяют многие факторы, ведущую роль среди которых играет исходная густота древостоев. По мере ее увеличения процесс протекает более интенсивно и неустойчиво, сопровождаясь довольно сильными биениями состояния лесных экосистем (скачками величины текущего годовичного прироста и отпада деревьев, вспышками массового размножения насекомых-ксилобионтов и др.), кульминация текущего годовичного прироста и изреживания наступает раньше и резче выделяется на динамической кривой, период полуроста и полураспада древостоя сокращается.

Наиболее биофизически обоснованными математическими моделями возрастного тренда изреживания древостоев и хода роста их в высоту, как было установлено, являются уравнения Ципфа-Парето-Мандельброта и Пюттера-Берталанфи, описывающие процесс динамического взаимодействия организма и популяции со средой их обитания. Модель же возрастного тренда хода роста ствола деревьев по диаметру представляет собой аддитивную смесь двух функций – Пюттера-Берталанфи и линейной.

Исследования показали, что дендроценоз, как самонастраивающаяся динамическая система, в процессе своего развития неуклонно стремится к достижению определенного равновесного состояния, в котором его потребности приближаются к возможностям среды. Свидетельством этого является неуклонное «стягивание» кривых динамики плотности древостоев и среднего размера деревьев в одну точку. Эффективность естественных механизмов регуляции плотности популяции деревьев, однако, явно недостаточна и для поддержания благоприятных условий их роста необходимо обязательное проведение рубок ухода, которые следует проводить как можно раньше (в начальный период организации сообществ, когда организмы обладают высокой пластичностью) и интенсивнее.

Любой биогеоценоз – сложно организованная система осцилляторов (колебательных структур) различной природы, характерной чертой которой является

цикличность динамики, выражающаяся в непрерывных колебаниях значений параметров вокруг определенных точек равновесия. Волновая компонента $W(t)$, как и возрастной тренд, несет информацию о характере взаимодействующих в экосистеме сил. Познание закономерностей колебательных (циклических) процессов, протекающих в биогеосистемах - надежная основа прогнозирования и управления их развитием.

Многие исследователи связывают периодические колебания величины древесного прироста и отпада с колебаниями климата. Причина их, однако, иная. Появление длинноволновых колебаний является неизбежным следствием инерционности «работы» основного механизма саморегуляции биологических систем, действующего на основе принципа обратной связи между слагающими их элементами. Волны колебаний величины прироста являются при этом ничем иным, как отражением колебаний плотности (относительной густоты) древостоев и степени напряженности конкурентных отношений в дендроценозах, связанных с процессом их самоизреживания.

Лесные экосистемы, являясь термодинамически открытыми, чутко реагируют на внешние импульсы различной природы. Выведенные из некоторого устойчивого состояния, они за счет внутренних ресурсов и сил пытаются его восстановить. Чередование внешних толчков различной мощности, не отличающихся особой регулярностью, во взаимосвязи с внутренними свойствами экосистем формируют сложный волнообразный квазипериодический ход древесного прироста и отпада. Если к этому добавить возможные случаи резонанса или погашения колебаний прироста, вызванные различными факторами, то вопрос о реальности существования строго периодических составляющих в дендрохронологических рядах становится открытым.

Математические модели, полученные на феноменологической основе, хорошо согласуются с эмпирическими данными и эвристическими представлениями, однако адекватно описывают процесс роста и изреживания древостоев только на конкретных природных объектах. Для создания всеобщей математической модели, учитывающей и объясняющей действие всех экологических факторов, исходных данных, накопленных современной наукой, явно недостаточно.

Исследования показали, что популяции древесных растений довольно неоднородны по характеру роста слагающих их индивидуумов. Асинхронность ритмики роста деревьев - одно из проявлений феномена биологического разнообразия и необходимое условие устойчивого развития сообщества, позволяющее свести к минимуму вероятность кризисных ситуаций, происходящих в результате взаимного наложения волновых процессов и возникновения биений, которые, как известно из механики, опасны для любой динамической системы. Гетерогенность популяции нивелирует годичный прирост биомассы в экосистеме и способствует повышению эффективности использования индивидуумами энергетических и материальных ресурсов среды.

В свете этого положения не могут вызывать сомнения предложения некоторых исследователей по «улучшению» генетической структуры популяции путем целенаправленного отбора особей, устойчивых к действию какого-либо одного фактора среды. Эти действия, способствующие обеднению генофонда, являются несостоятельными, т.к. рано или поздно приведут к вырождению популяции и ее неминуемой гибели.

Ритмика роста и изреживания древостоев не является полностью стихийным и бесконтрольным для человека процессом. В определенных рамках им можно управлять, регулируя густоту и состав древостоя, подлеска и подроста, т.к. структурная организация экосистем полностью определяет их временную организацию и динамические характеристики. Деятельность лесоводов должна быть также направлена на увеличение мозаичности лесов и сохранение природного уровня генетического разнообразия популяций древесных растений. Эти мероприятия позволят свести до минимума вероятность вхождения в резонанс ритмики роста древостоев на больших площадях и возникновения вспышек массового размножения фитопатогенных организмов.

Жизнеспособность дерева, как и любого организма, сохраняется до тех пор, пока пропорции его органов и тела в целом не выходят за некоторые свойственные виду и соответствующие условиям среды рамки. Нарушение пропорций приводит к дисбалансу физиологических процессов, снижению жизнеспособности организма и даже его гибели. У деревьев нарушение пропорций ствола приводит, кроме того, к снижению устойчивости к естественным механическим нагрузкам - ветру, ожеледи и навалу снега. Величина пропорций ствола, исходя из этой концепции, является хорошим индикаторным признаком состояния жизнеспособности дерева. Использование значений пропорций ствола, наиболее важной из которых является отношение длины к площади сечения на высоте 1,3 м (H/G), позволяет, как показали исследования, объективно оценить на практике степень жизнеспособности конкретного дерева и дендроценоза в целом, своевременно выявить тенденцию к обострению конкурентной борьбы и обоснованно подойти к выбору оптимальной густоты насаждений.

Древостоям в течение своего жизненного цикла часто приходится испытывать различного рода стрессы, возникающие как в результате резких и значительных изменений существующего экологического режима, так и негативного воздействия ряда абиотических и биотических факторов, приводящие к ослаблению в той или иной мере жизнеспособности деревьев. Результаты проведенных исследований показывают, что послестрессовая реабилитация состояния древостоев представляет собой сложный и длительный процесс, происходящий поэтапно. Быстрее всего стабилизируется в насаждениях величина древесного отпада и несколько медленнее изменяется у деревьев внешний вид крон. Математическое моделирование последствий воздействия стрессов на древостой не представляет особой трудности. Модель послестрессовой реабилитации состояния дендроценоза является аддитивной смесью функций временного тренда,

описываемого уравнением Ципфа-Парето-Мандельброта, и затухающей волны стрессового возбуждения, значения констант которых, вычисляемых эмпирически, зависят от возраста деревьев и силы стресса.

Чаще всего древесным растениям на протяжении своего жизненного цикла приходится испытывать климатогенные стрессы, возникающие в результате резких и значительных переломов многолетней динамики климата или воздействий неблагоприятных погодных явлений. Они в настоящее время, несмотря на возрастание антропогенного пресса на биоту, являются наиболее мощными и распространенными модифицирующими факторами, оказывающими прямое и косвенное влияние на состояние всех компонентов лесных экосистем. В пределах своего естественного ареала древесные растения, особенно сосна обыкновенная, хорошо адаптированы к существующим условиям среды и обладают достаточной степенью устойчивости к постоянным их флуктуациям. В ряде случаев, однако, погодные аномалии превышают адаптационные возможности растений, вызывая их ослабление и даже гибель.

Обязательным участником процесса изреживания леса являются насекомые-ксилобионты, которые образуют с дендроценозами своеобразные консорции, т.е. комплексы экологически связанных между собой организмов. Эволюционно они приспособились к питанию тканями ослабленных и отмирающих деревьев, взаимодействуя с ними по типу «паразит-хозяин» и обеспечивая за счет отрицательной обратной связи высокую устойчивость биогеоценозов. Отмечаемые многими исследователями вспышки массового размножения этих насекомых, которые приводят не только к резкому подъему уровня текущего отпада деревьев, но и иногда значительному расстройству дендроценозов или их полному разрушению, - не причина, всего лишь следствие, внешний симптом «болезни» экосистемы, свидетельство нарушения в ней природного равновесия. Они, как и всякое заболевание, являются циклическим процессом, протекающим во многих случаях стереотипно с прохождением нескольких обязательных фаз.

В здоровом лесу ксилобионты выполняют важные экологические функции, связанные с регуляцией внутривидовых отношений древостоя и ускорением круговорота веществ в природе, выполняемой путем разложения тканей деревьев, безвозвратно потерявших свою жизнеспособность. Тот же самый процесс происходит и в насаждениях, ослабленных действием каких-либо факторов. Для популяции древесной породы это также выгодно, т.к. насекомые и другие фитопатогенные организмы проводят здесь своего рода селекцию, заселяя деревья наименее устойчивые к действию факторов внешней среды. Таким образом, не только ксилобионты нуждаются в древостое, но и древостой в определенной степени нуждается в них.

Отрицательное воздействие на древостой насекомые-ксилобионты оказывают только в крупных очагах их массового размножения на фазе разреживания популяций, когда возросшей их численности уже не хватает обычной пищи и они вынуждены заселять жизнеспособные деревья. Это происходит в результа-

те инерционного запаздывания в механизме саморегуляции системы. Развитие на здоровых деревьях значительно увеличивает смертность потомства ксилобионтов, что еще усугубляется повышенной внутривидовой конкуренцией, обусловленной высокой плотностью их поселения, которая является вынужденной мерой, необходимой для преодоления сопротивления кормового объекта. У этих насекомых, однако, выработался ряд важных адаптационных приспособлений, направленных на предотвращение подобных ситуаций или, по крайней мере, на смягчение их последствий.

Энтомофаги в обычных условиях положительно влияют на популяции ксилобионтов, т.к. они снижают внутривидовую конкуренцию как в текущей их генерации, так и в последующей. Хищники, являясь в большинстве своем не узкоспециализированными, а факультативными, регулируют также соотношение между отдельными видами ксилобионтов, конкурирующих между собой за пищу. Без их влияния, что доказано экспериментально, один вид неизбежно вытесняет из экосистемы другой. Наибольшая эффективность воздействия хищников наблюдается только в затухающих очагах массового размножения стволовых насекомых, что является следствием запаздывания регуляторных механизмов в этой системе, так же как и в системе «дендроценоз-ксилобионты».

Все вышеперечисленные моменты полностью определяют выбор стратегии надзора за насекомыми-ксилобионтами и управления их численностью. Поскольку основным фактором, определяющим состояние их популяций, а также характер отношений с конкурентами и энтомофагами, является пища, то при ведении надзора внимание лесопатолога должно быть сосредоточено на оценке состояния древостоев. Для увеличения точности прогноза состояния древостоев и своевременного внесения в него корректив, необходимо слежение за текущей погодной обстановкой. Состояние комплекса насекомых-ксилобионтов необходимо оценивать лишь в случае, когда площадь ослабленных насаждений и уровень текущего отпада в них достаточно велики и лесохозяйственные предприятия не сумели провести намеченные лесопатологом необходимые санитарно-оздоровительные мероприятия до момента вылета вредителей, а также для получения дополнительной важной информации при ведении экологического мониторинга. Результаты исследований позволили разработать ряд новых высокоинформативных показателей, которые позволяют не только объективно оценить условия развития популяций ксилобионтов, но и выявить реальную их роль в отпаде деревьев, что до сих пор сделать было невозможно.

Единственно реальным и практически приемлемым методом управления численностью стволовых насекомых является, на наш взгляд, старый лесоводственный принцип «чистого хозяйства». Надо бороться не с вредителями, а с причинами, вызвавшими увеличение их численности, всемерно поддерживая и увеличивая биологическую устойчивость лесных экосистем с помощью различных лесоводственных приемов. Необходимо также учитывать то, что равно-

весие в экосистемах складывается не только из единства, но и борьбы всех составляющих их элементов. Гибель или уничтожение какого-либо одного компонента отзывается на состоянии всей экосистемы и может привести к внезапному усилению патогенности видов, ранее не являвшихся массовыми.

Динамика численности организмов – это движение живой материи на популяционном и экосистемном уровнях ее организации. Поскольку движение – это способ существования всей материи и внутренне присущий ей атрибут, то динамика численности живых существ является необходимым состоянием их популяций и сообществ, формой их существования и развития в природе. Стратегия лесопользования и лесовосстановления, с позиции цикличности биогеоценозов, требует, на наш взгляд, определенного пересмотра. Устойчивое и эффективное использование биоресурсов возможно лишь при условии постоянной корректировки хозяйственной деятельности, настройки ее на природные ритмы и ход сукцессий экосистем. Путь насильственного изменения движения экосистем труден и малоэффективен. Он приводит к возникновению «болезней» экосистем, часто хронических, являющихся свидетельством неприятия природой этих биогеоценозов.

Вопросы, затронутые в настоящей работе, не исчерпывают сложной и многогранной проблемы устойчивости лесных экосистем, а характеризуют лишь небольшую ее часть. Остались совершенно не затронутыми вопросы роста и изреживания многовидовых и разновозрастных древостоев, а также сукцессионный и эволюционный аспекты, связанные с раскрытием путей и механизмов развития биогеоценозов - они ждут своего часа и пытливых исследователей. Автор надеется, что собранный и проанализированный им материал, вскрытые закономерности и выдвинутые гипотезы помогут в какой-то мере решению поднятой проблемы, имеющей важное теоретическое и прикладное значение.

ЛИТЕРАТУРА

Абакумов В.А. Иерархичность организации биосферы // Методические аспекты исследования биосферы. - М.: Наука, 1975. С. 159-168.

Абашкин С.А. Климатическая цикличность и влияние ее на некоторые отрасли хозяйственной деятельности человека и биологические процессы в Барабе // Природные циклы Барабы и их хозяйственное значение. – Новосибирск: Наука, 1982. С. 55-65.

Абросов Н.С., Елгин Б.А. Временная неоднородность и видовое разнообразие экосистем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1982. Т. 5. С. 143-163.

Абросов Н.С., Ковров Б.Г., Черепанов О.А. Экологические механизмы существования и видовой регуляции. - Новосибирск: Наука, 1982. - 302 с.

Аверьянов А.Н. Системное познание мира: методологические проблемы. – М.: Политиздат, 1985. – 263 с.

Агафонов А.Ф., Куклин Л.В. Стволовые вредители сосны на горячах // Лес. хоз-во. - 1979.- № 10. - С.55-57.

Агроклиматические ресурсы Марийской АССР.- Л.: Гидрометеиздат, 1972.- 107 с.

Адаменко В.Н. Изменчивость увлажненности за последние 500 лет // ДАН СССР. -1976. - Т. 228. - № 2. - С. 463-466.

Адаменко В.Н., Масанова М.Д., Четвериков А.Ф. Индикация изменений климата. Методы анализа и интерпретации. - Л.: Гидрометеиздат, 1982. - 112 с.

Адаменко М.Ф. Реконструкция динамики термического режима летних месяцев на территории Горного Алтая в XIV-XX вв. // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С.110-114.

Алексеев А.М. Водный режим растений и влияние на него засухи. – Казань, 1948. 355 с.

Алексеев А.С. Математические модели и методы в лесном хозяйстве: Учебное пособие. - Л.:ЛТА, 1988. - 88 с.

Алексеев В.А. Разработка теоретических основ исследования в лесоводстве // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов: Матер. респуб. научно-практич. конф. - Йошкар-Ола, 1989. Кн. 1. С. 12-13.

Алексеев В.В. О роли консументов в формировании разнообразия видов в биогеоценозе // Журн. общ. биол. - 1973. - Т. 34. - № 3. - С. 451-458.

Алексеев В.В. Биоценозы - автогенераторы и триггеры // Журн. общ. биол.- 1976.- Т. 37. - № 5. - С. 738-744.

Алексеев И.А. Использование годичного отпада как метода оценки и прогноза санитарного состояния при лесопатологическом мониторинге // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. 1-й Всесоюзн. конф. – Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР, 1991. С. 3 - 4.

Алексеев И.А., Бочкарев В.А., Муравьева Н.Б. Определение нормальных отпадов основных древесных пород // Информ. листок Марийского ЦНТИ. 1981. № 85. 4 с.

Алексеев И.А., Полубояринов О.И. Оценка качества продукции лесной промышленности. – Йошкар-Ола: МарПИ, 1986. – 108 с.

Алексеев И.А., Рябчиков А.К. Принципы устойчивого развития общества и леса // Современные проблемы создания молодых лесов в Среднем Поволжье: Матер. региональной научно-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения Гавриила Кузьмича Незабудкина. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. С. 124-125.

Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общ. биол. - 1994. - Т. 55. - № 3. - С. 285-302.

Алимов А.Ф., Старобогатов Я.И., Кержнер И.М., Лобанов А.Л., Степаньянц С.Д. Проблемы исследований разнообразия животного мира России // Журн. общ. биол. - 1996. - Т.57. - № 2. - С. 5-13.

Алисов Б.П. Климат СССР. - М.: Высшая школа, 1969. - 104 с.

Амирханова С.Н. Питательные вещества в листьях здорового и ослабленного кормового растения непарного шелкопряда // Исследования очагов вредителей леса в Башкирии. - Уфа, 1962. Т.2. С.81-95.

Амосов Г.А. Некоторые закономерности развития лесных низовых пожаров // Возникновение лесных пожаров. - М.: Наука, 1964. С. 152-183.

Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов. - М.: Мир, 1976. - 755 с.

Анилла Э. Пространственное и сукцессионное многообразие в бореальных лесах // Устойчивое развитие бореальных лесов: Тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 17-20.

Анисимова О.А., Соков М.К. Роль насекомых в древостоях, ослабленных токсичными выбросами алюминиевых заводов // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья (патология и резистентность). - Иркутск, 1975. С.61-84.

Анненская Г.Н., Мамай И.И. Последствия экстремальных условий погоды в различных типах природных территориальных комплексов // Вестник МГУ. Сер. географ. - 1975. - № 1. - С. 101-105.

Антанайтис В.В. Математические модели текущего прироста некоторых древесных пород // Лес. хоз-во. - 1971. - № 2. - С. 49-52.

Антанайтис В.В. Особенности наблюдений за производительностью древостоев как элемента мониторинга состояния лесов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1983. Т. 6. С. 159-171.

Антанайтис В.В., Загреев В.В. Прирост леса. - М.: Лес. пром-сть, 1969. 240 с.

Антанайтис В.В., Тябера А.П., Шяптане Я.А. Законы, закономерности роста и строения древостоев. – Каунас: ЛитСХА, 1986. – 157 с.

Антанайтис В., Юкнис Р., Буткус А. Основы биологического мониторинга лесных экосистем // Лес. хоз-во. - 1984. - № 1. - С. 59-61.

Анучин Н.П. Лесная таксация. М.-Л.: Гослесбуиздат, 1960.

Арапов М.В., Ефимова Е.Н., Шрейдер Ю.А. О смысле ранговых распределений // Научно-техн. информ. Сер. 2: Информационные процессы и системы. 1975. - № 1. - С. 9-20.

Арефин В.С. Метод определения плотности яйцепродукции кородея-стенографа // Лесоведение. - 1983.- № 1. - С.56-59.

Арефин В.С. Влияние влажности луба кедр корейского на плотность поселений и жизнеспособность потомства шестизубого короеда (Coleoptera, Ipsidae) // Фауна и экология членистоногих Дальнего Востока. - Владивосток, 1983. С.3-10.

Арефин В.С. Динамика численности шестизубого короеда в кедровниках, поврежденных сибирским шелкопрядом // Фауна и экология насекомых юга Дальнего Востока. - Владивосток, 1984. С.7-16.

Арефьева В.А., Кеммерих А.О. О подтоплении лесов грунтовыми водами // Лес. хоз-во. - 1951. - № 8. - С. 62-64.

Арефьева З.Н. Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах // Тр. ин-та биологии УФАН СССР. - Свердловск, 1963. Вып. 36. С. 39-57.

Артемьев Ю.Т. Биология размножения. - Казань: КГУ, 1980. - 87 с.

Артемьев Ю.Т. Теория динамики численности, независимая от плотности популяционного населения // Тез. докл. 3 съезда Всесоюз. териологического о-ва. - М., 1982. Т. 1. Млекопитающие. С. 153-154.

Астафьев А.К. Надежность живых систем // Вопросы философии. - 1967. - № 6. С. 121-130.

Астратова А.Н., Камалтинов Г.Ш. Влияние засухи 1972-1973 гг. на рост казанских географических культур сосны обыкновенной // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1976. Вып. 5. С. 81-84.

Атлас биологического разнообразия лесов Европейской России и сопредельных территорий. - М.: ПАИМС, 1996. 144 с.

Атрощенко О.А. Система моделирования и прогнозирования роста древостоев (на примере БССР): Автореф. дис. ... док. с.-х. наук. - Киев, 1986. -34 с.

Афанасьев А.В. Естественное изреживание насаждений // ИВУЗ: Лес. журн. - 1963. - № 1. - С. 27-31.

Афанасьев В.А. О мерах повышения продуктивности лесов в связи с цикличностью климата // Лес. хоз-во. - 1978. - № 9. - С. 32-34.

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ: Пер. с англ. - М.: Мир, 1982. - 488 с.

Ахлибининский Б.В. Информация и система. - Л.: Лениздат, 1969. - 211 с.

Ахматов К.А. Адаптация древесных растений к засухе. - Фрунзе: Илим, 1976. - 200 с.

Бабинцева Р.М., Горбачев В.Н. Экологическая основа планирования лесопользования в бассейнах крупных рек // Россия Азиатская. - 1996.- № 1.- С. 34-43.

Багинский В.Ф. Метод приведения древостоев к единой полноте // Современное лесоустройство и таксация леса: Сб. науч. тр.- М.:ВНИИЛМ, 1974. Вып. 4. С.54-59.

Балбышев И.Н. Сравнительная пожароустойчивость лесных пород таежной зоны // Лесные пожары и борьба с ними. - М.: АН СССР, 1963. С. 114-136.

Барнишкис Е.К. Выживание деревьев при естественном изреживании в сосновых насаждениях // Лесоведение. - 1972. - № 5. - С. 33-41.

Бей-Биенко Г.Я. Общая энтомология. - М.: Высшая школа, 1980. - 416 с.

Беклемишев В.Н. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоол. журн. - 1956. - Т. 35. - Вып. 12.

Беклемишев В.Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.:Наука, 1970.

Белов С.В. Управляемый огонь в лесу - средство восстановления сосняков и лиственничников таежной зоны // Горение и пожары в лесу. Красноярск, 1973. С. 213-222.

Берг Л.С. Климат и жизнь. - М.: Географгиз, 1947. - 355 с.

Бердяев Н.А. Царство Духа и царство Кесаря. - М.: Республика, 1995. - 383 с.

Березовская Ф.С., Карев Г.П., Швиденко А.З. Моделирование динамики древостоев: эколого- физиологический подход. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1991. - 83 с.

Берри Б.Л., Либерман А.А., Шиятов С.Г. Периодические колебания индексов прироста лиственницы сибирской в Тазовской лесотундре и их прогноз // Экология. - 1979. № 6. - С. 22-26.

Берриман А. Защита леса от насекомых-вредителей: Пер. с англ. - М.: Агропромиздат, 1990. - 288 с.

Берталанфи Л. Общая теория систем: критический обзор // Исследования по общей теории систем. - М.: Прогресс, 1969. С. 23-92.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества: Пер. а англ. - М.: Мир, 1989. Т. 2. - 477 с.

Биологическое разнообразие лесных экосистем (матер. совещ.). - М.: Междунар. ин-т леса, 1995. - 356 с.

Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению (матер. совещ.). - СПб: БИН, 1992. - 232 с.

Битвинскас Т.Т. Дендроклиматические исследования.- Л.: Гидрометеиздат, 1974. - 172 с.

Битвинскас Т.Т., Кайрайтис И.И., Брукштус В.И., Навасайтис М.З. Годичные кольца и проблема «Астрофизические явления и радиоуглерод» // Дендроклиматические шкалы Советского Союза. - Каунас, 1981. С. 87-119.

Блинова С.Л. Нематоды короедов (*Ips subelongatus* Motsch.) и их влияние на численность хозяина // Проблемы защиты таежных лесов. - Красноярск: Красноярский рабочий, 1971. С.8-10.

Богачев А.В. Анализ математической модели роста сосновых насаждений // Лес. хоз-во. - 1990. - № 12. - С.32-34.

Богачев А.В. Модель прогноза роста сосновых насаждений // Лесоведение. - 1991. - № 1. - С. 3-11.

Богданова Д.А. Стволовые вредители и динамика их численности на вырубках// Проблемы динамики численности насекомых-вредителей таежных лесов. - Красноярск, 1976. С.12-29.

Боева Т.Г. Использование анатомо-морфологических методов в ранней диагностике состояния сосны обыкновенной в условиях задымления // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: Тр. ин-та / Московск. лесотехнический ин-т. 1980. Вып.123. С.98-101.

Борисенков Е.П., Пасецкий В.М. Экстремальные природные явления в русских летописях XI-XVII вв. - Л.: Гидрометеиздат, 1983. - 238 с.

Борисенков Е., Пасецкий В. Рокот забытых бурь // Наука и жизнь. – 1987. - № 8. С. 74-82. - № 9. – С. 115-122. - № 10. – С. 112-118.

Борисов А.А. Климаты СССР. - М.: Просвещение, 1967. - 296 с.

Борисов А.Н., Иванов В.А., Кузьмичев В.В. Имитационная модель динамики одно-возрастных сосновых древостоев // Лесная таксация и лесоустройство: Межвуз. сб. науч. тр. - Красноярск, 1989. С. 20-25.

Бородин А.Л. Распределение некоторых видов короедов по стволу заселенного дерева // Молодежная науч. конф., посвященная 100-летию со дня рождения В.И. Ленина: Тез.докл. - М.:МГУ, 1970. С.5-7.

Бородин А.Л. Теоретическое обоснование единой системы учета стволовых вредителей на территории СССР // Проблемы защиты таежных лесов. Матер. совещ. - Красноярск, 1971. С.16-19.

Бородин А.Л. Подход к изучению популяционной экологии стволовых насекомых // Зоол. журн. - 1976. - Т.55.-Вып. 2. - С.237-249.

Бородин А.Л., Кирста Л.В. Количественный учет малого соснового лубоеда // Вопросы защиты леса: Тр.ин-та / Московск. лесотехнический ин-т. 1974. Вып. 65. С.116-123.

Бредихин М.А. Динамическая модель роста древостоя // Математическое моделирование в биогеоценологии. - Петрозаводск, 1985. С. 36-37.

Бриллинджер Д. Временные ряды. Обработка данных и теория: Пер. с англ. - М.: Мир, 1980. - 536 с.

Брудный А.А. Природа и культура: великое противостояние // Общественные науки и современность. - 1996. - № 4.-

Будыко М.И. Изменение климата. - Л.: Гидрометеиздат, 1974. - 609 с.

Бузыкин А.И. Влияние низовых пожаров на сосновые леса Среднего Приангарья // Охрана лесных ресурсов Сибири. - Красноярск, 1975. С. 141-153.

Бузыкин А.И., Попова Э.П. Влияние пожаров на лесные фитоценозы и свойства почв // Продуктивность сосновых лесов. - М.: Наука, 1978. С. 5-44.

Бузыкин А.И., Хлебопрос Р.Г. Формирование и смена поколений хвойных // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. – Новосибирск: Наука, 1981. С. 3-13.

Букштынов А.Д., Грошев Б.И., Крылов Г.В. Природа мира. Леса. - М.: Мысль, 1981. - 316 с.

Бурковский И.В., Кашунин А.К. Устойчивость сообщества морских псаммофильных инфузорий к меди на разных стадиях колонизации // Журн. общ. биол.- 1995.- Т. 56. - № 6. - С.736-747.

Бутенин Н.В. Теория колебаний. - М.: Высшая школа, 1963. - 188 с.

Буш К.К. Отражение динамики осушенных лесов в типологии // Динамическая типология леса. - М.: Наука, 1989. С. 168-177.

Быков А.А. Лесопатологическая характеристика естественного отпада в сосновых насаждениях // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. науч. тр. М.: ВНИИЛМ, 1986. С. 43-48.

Быков А.А. Резервации стволовых вредителей сосны и регулирование их численности в центральной части зоны хвойно-широколиственных лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М.: ВНИИЛМ, 1987. 18 с.

Быков А.А. Проблемы управления численностью стволовых вредителей сосны и ели при интенсивном ведении лесного хозяйства // Защита леса от вредных насекомых и болезней: Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ, 1990. С. 53-58.

Вагин В.А. Структура древесного опада в еловых насаждениях // Совершенствование методов контроля лесопользования и состояния лесных экосистем: Тр. ин-та / Моск. лесотехнич. ин-т 1991. Вып. 224. С. 38-41.

Вагин В.А. Закономерности распределения древесного опада по естественным ступеням толщины // Вопросы лесоведения, лесоводства и лесной пирологии: Тр. ин-та/ Моск. лесотехнич. ин-т 1992. Вып. 257. С. 72-76.

Вагин В.А. Моделирование древесного опада и проектирование проходных рубок в еловых насаждениях // Охрана и защита леса, механизация, лесные пользования: Обзорн. информ. ВНИИЦлесресурс.- 1994. - Вып. 7. - 32 с.

Вагин В.А. Строение древесного опада в ельниках Московской области// Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы: Тез. докл. Международ. науч. конф. - М.: МГУЛ, 1996. Т. 1. С. 87-88.

Валендик Э.Н., Матвеев П.М., Софронов И.А. Крупные лесные пожары. - М.:Наука, 1979. - 198 с.

Валента В.Т. Стволовые вредители сосны и меры борьбы с ними в условиях Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Вильнюс, 1960. - 22 с.

Валента В.Т. Формирование экологических группировок стволовых вредителей сосен в зависимости от типа отмирания дерева // Тр. ин-та / ЛитНИИЛХ. - Каунас. 1960. Т.5. С.183-226. На лит. яз.

Валента В.Т. Основные экологические группы хозяйственно опасных фитофагов в хвойных насаждениях // Вопросы лесозащиты южной Прибалтики. Каунас: ЛитНИИЛХ, 1977. С. 5-24.

Валента В.Т. Ксилофаги - биоиндикаторы жизненного состояния сосны и ели// Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. Всесоюз. конф.- Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР, 1991. С. 13-14.

Вальтер Р., Лампрехт И. Современные теории и уравнения роста// Термодинамика биологических процессов. - М.: Наука, 1976. С. 98-112.

Варгас де Бедемар. Исследования запаса и прироста лесонасаждений Санкт-Петербургской губернии. - СПб., 1850.

Васечко Г.И. Оценка мероприятий в борьбе с короедами // Лес. хоз-во.- 1976.- № 4. - С. 82-85.

Васечко Г.И. Взаимодействие короедов с кормовыми деревьями// Итоги науки и техники. Сер. "Энтомология". - М.: ВИНТИ, 1981. Т. 5. С. 3-139.

Васечко Г.И. Оценка роли факторов смертности в динамике численности коро-
едов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Докл. на 34 ежегод. чтении 3 апр. 1981 г. -
Л.: Наука, 1982. С. 54-91.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике.- Л.: Наука, 1969.- 232 с.

Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Сер. «Ботаника». - М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 7-83.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. 248 с.

Василевич В.И. Разнообразие растительности в пределах ландшафта// Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. - СПб., 1992 а. С. 34-41.

Василевич В.И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. - СПб., 1992 б. С. 162-170.

Васильева Н.И. Моделирование природных периодических процессов с помощью системы гармонических волн // Циклы природы и общества : Матер. IV Международ. конф. Ставрополь, 1996 . Ч. 1. С. 36-59.

Ватковский О.С., Быстрянец П.И. Изменчивость прироста и отпада в лесных насаждениях//Повышение эффективности лесного хозяйства и лесопользования: Тр. ин-та/ Моск. лесотехнич. ин-т. 1988. Вып. 199. С. 78-82.

Вахрушев А.А., Раутиан А.С. Исторический подход в экологии: сущность и перспективы // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. - СПб., 1992. С. 81-91.

Велибеков М.Д. Эволюция цветковых растений и оценка генетической информации // Методы современной биометрии. - М.: МГУ, 1978. С.157-164.

Веневский С.В., Швиденко А.З. Моделирование динамики древостоев на фазе разрушения // Устойчивое развитие бореальных лесов: Тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 30-33.

Венк Г. Исследование надежности продуктивности еловых молодняков на территории ГДР в зависимости от видов рубок ухода // Проблемы рубок ухода: Матер. конф. ИЮФРО. - М.: Лес. пром-ть, 1987. С. 43-48.

Веретенников А.В. Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве. - М.: Наука, 1968. - 214 с.

Вернадский В.И. Размышления натуралиста: Пространство и время в неживой и живой природе. - М.: Наука, 1975. - 173 с.

Вернадский В.И. Живое вещество. - М.: Наука, 1978. - 355 с.

Вернадский В.И. Живое вещество и биосфера. - М.: Наука, 1994. - 669 с.

Верхунов П.М. Процесс дифференциации и естественного отпада деревьев в разновозрастных сосновых лесах // Прирост и формирование насаждений в Сибири. - Красноярск: ИЛИД, 1975. С. 136-159.

Верхунов П.М. Прирост запаса разновозрастных сосняков. - Новосибирск: Наука, 1979. 254 с.

Верхунов П.М., Дашко Н.В. Изучение процесса дифференциации и отпада стволов в разновозрастных сосновых древостоях методом дендрохронологии // Дендроклиматохронология и радиоуглерод. - Каунас, 1972. С. 188-191.

Верхунов П.М., Мазуркин П.М., Черных В.Л. Биотехнический принцип в лесной таксации // Известия национальной академии наук и искусств Чувашской Республики. Естественные науки. - 1996. - № 3. - С.94-99.

Викторов А.С. Рисунок ландшафта. - М.: Мысль, 1986. - 179 с.

Викторов Г.А. Биоценоз и вопросы численности насекомых // Журн. общ. биол. - 1960. - Т.21. - № 6. - С.401-410.

Викторов Г.А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журн. общ. биол. - 1965. - Т.26. - № 1. - С.43-55.

Викторов Г.А. Механизмы регуляции численности насекомых // Вест. АН СССР. - 1969. - № 6. - С.37-45.

Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых (на примере вредной черепашки). - М.: Наука, 1967. - 271 с.

Викторов Г.А. Трофическая и синтетическая теории динамики численности насекомых // Зоол. журн. - 1971. - Т.50. - Вып. 3. - С.361-372.

Викторов Г.А. Динамика численности животных и управление ею // Зоол. журн. - 1975. - Т.54. - Вып 6. - С.804-621.

Викторов Г.А. Экология паразитов-энтомофагов. -М.:Наука, 1976.- 152 с.

Виленкин Б.Я., Виленина М.Н. Рост беспозвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. - М.: ВИНТИ, 1973. Т. 4. С. 9-67.

Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Усп. современной биологии. - 1966. - Т. 61. - № 2. - С. 274-293.

Винберг Г.Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена у пойкилотермных животных // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 7-23.

Виноградов Б.В. Определение пространственных единиц экосистем // Современные проблемы географии экосистем. - М.: Наука, 1984. С. 22-26.

Вихров В.Е., Протасевич Р.Т. Прирост древесины сосны в связи с условиями обитания и изменениями погоды // Экология древесных растений. Минск, 1965. С. 92-100.

Владимирский Ю.М., Нарманский В.Я., Темурьянц Н.А. Космические ритмы. - Симферополь, 1994. - 176 с.

Власов Б.Е., Филипчук А.Н. Режим роста деревьев и его хозяйственное значение // Лес. Хоз-во. - 1989. - № 11. - С. 28-30.

Возовик Ю.И. О повторяемости событий в процессе развития ландшафтов во времени // Вопросы географии: Ритмы и цикличность в природе. - М.: Мысль, 1970. Вып. 79. С. 3-14.

Войнов Г.С., Софронов М.А. Прогнозирование отпада в древостое после низовых пожаров // Современные исследования типологии и пирологии леса. - Архангельск, 1976. С.115-121.

Войнов Г.С., Третьяков А.М. Прогнозирование послепожарного отпада в сосняках по относительной высоте нагара и диаметру стволов // Лес. хоз-во.- 1988. - № 9. - С.29-31.

Волков Н.Н. Экология большого соснового лубоеда и меры борьбы с ним в сосновых культурах, пораженных корневой губкой: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. - Воронеж, 1982. - 18 с.

Волков Н.Н. Особенности распределения большого соснового лубоеда на дереве// Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования: Тр.ин-та / Московск. лесотехнический ин-т.- 1983. Вып.148. С.180-184.

Волков Н.Н. Видовой состав, экологические комплексы и оценка значимости видов стволовых вредителей в очагах корневой губки // Экология и защита леса (лесные экосистемы и их защита): Межвуз. сб. науч. тр. - Л.:ЛТА, 1984. С. 47-51.

Володькина О.А. Оценка влияния вредителей и болезней на сосновые культуры Пензенской области // Экология и защита леса (Взаимодействие лесных экосистем): Межвуз. сб. науч. тр. - Л.:ЛТА, 1985. С. 114-119.

Волькенштейн М.В. Энтропия и информация. – М.: Наука, 1986. – 190 с.

Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование // Успехи физических наук.- 1928. -Т. 8. -№ 1. -С. 13-34.

Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. - М.: Наука, 1976.- 288 с.

Воронцов А.И. Очаги корневой губки в сосняках Хоперского заповедника// Тр. Хоперского госзаповедника. - М.,1961. Вып. 4. С. 145-152 .

Воронцов А.И. Вспышки массового размножения лесных насекомых на Русской равнине за 100 лет в связи с климатом и погодой // Вопросы экологии. Киев: КГУ, 1962. Т. 7. С. 30-33.

Воронцов А.И. Биологические основы защиты леса.- М.: Высшая школа, 1963.- 324 с.

Воронцов А.И. Патология леса. - М.: Лесн. пром-сть, 1978. - 272 с.

Воронцов А.И. Лесозащита и научно-технический прогресс // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез.докл. Всесоюз. научно-практич. конф. - М.: ВНИИЛМ, 1987. С.29-31.

Воронцов А.И., Галасьева Т.В. Прогноз размножения энтомовредителей в горельниках и меры борьбы с ними // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 года в Марийской АССР. - Йошкар-Ола, 1976. С. 94-101.

Воропанов П.В. Относительный прирост как показатель взаимоотношения дерева с окружающей внешней средой // Тр. ин-та / Брянский лесхоз. ин-т. 1956. Т. 7. С. 49-58.

Воропанов П.В. Определение текущего древесного прироста. - М.-Л.: Гослесбумиздат, 1961. - 134 с.

Воропанов П.В. Метод расчета общей продуктивности насаждений при построении таблиц хода роста. - М.: Гослесбумиздат, 1966. - 128 с.

Воропанов П.В. Таблицы древесного отпада насаждений основных лесобразующих пород СССР. - М.: Лесн. пром-сть, 1973. - 110 с.

- Воропанов П.В. Жизненный потенциал деревьев (насаждений). Брянск, 1973. 96 с.
- Воропанов П.В. Текущий прирост и запас отпада в насаждениях (формула для расчета) // ИВУЗ: Лесн. журн. - 1974. - № 4. - С. 7-10.
- Вотчал Е.Ф. Исследования по физиологии смоловыделительного аппарата сосны // Дневник II Всесоюз. ботан. съезда. - М., 1926. С.29-34.
- Вредители леса: справочник / под ред. Е.Н. Павловского. - М.-Л.: АН СССР, 1955. Т. 1-2. - 1097 с.
- Временные рекомендации по методам надзора, учета и прогноза массовых размножений стволовых вредителей ели и сосны / Сост. А.Д. Маслов, Б.И. Огибин, Ю.П. Демаков и др. - М.: Гослесхоз СССР, 1982. - 31 с.
- Выгодская Н.Н., Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Зависимость состава, сомкнутости и роста древостоев от климатических условий // Количественные методы анализа растительности: Матер. III Всесоюз. совещ. - Рига, 1971. Кн. 2. С. 47-56.
- Высоцкий К.К. Закономерности строения смешанных древостоев. - М.: Гослесбумиздат, 1962. - 178 с.
- Вялых Н.И., Чибисов Г.А. Проведение полосно-постепенных рубок в сосняках первой группы на Севере // Лесопользование в лесах различных категорий защитности: Тез. докл. Всесоюз. научно-техн. совещ. М.: ЦП ВЛНТО, 1991. С. 40-42.
- Габеев В.Н. Рост, продуктивность культур сосны и принципы создания целевых насаждений // Природа лесов и повышение их продуктивности. - Новосибирск: Наука, 1973. С.129-144.
- Галасьева Т.В. Таблицы выживаемости большого соснового лубоеда на гарях в Московской области // Вопросы защиты леса: Тр. ин-та / Московский лесотехнический ин-т. 1976. Вып.90. С.31-38.
- Галасьева Т.В. Локализация очагов стволовых вредителей на гарях 1972 года в Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Л., 1977. - 19 с.
- Галасьева Т.В. Изменение состояния насаждений в послепожарные годы в Московской области // Вопросы защиты леса: Тр. ин-та/Моск. лесотехнич. ин-т. 1978. Вып. 105. С. 62-69.
- Галицкий В.В. О коллективном самоугнетении в однородном растительном сообществе и колебательных изменениях биомассы его членов // ДАН СССР. - 1979. - Т. 246. - № 4. - С. 1013 - 1015.
- Галицкий В.В. О моделировании продукционного процесса в растительном сообществе // Моделирование биогеоценотических процессов. - М.: Наука, 1981. С.104-118.
- Галицкий В.В., Комаров А.С. О моделировании роста растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1979. - № 5. - С. 714-723.
- Галицкий В.В., Тюрюканов А.Н. О методологических предпосылках моделирования в биоценологии // Моделирование биогеоценотических процессов. - М.: Наука, 1981. С. 29-47.
- Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции.- Л.: Наука, 1976.- 155 с.
- Ганина Н.В. Распределение деревьев по диаметру с помощью функции Вейбулла // Лесоведение. - 1984. - № 2. - С. 65-70.

Гарин Б.Э. О природе закономерности самоизреживания лесных насаждений // Лес. хоз-во. - 1966. - № 10. - С. 59-63.

Гашев С.Н. Лесовозобновление на гарях в средней тайге Западной Сибири // Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды. Тез. докл. Международ. конф. - Сыктывкар: Ин-т биологии Коми НЦ УРО РАН, 1997. С. 43-45.

Гвоздев В.К. Влияние комплексного ухода на фотосинтез, транспирацию и некоторые диагностические показатели жизнеспособности сосновых культур // Лесоведение и лесное хозяйство: Республ. межвуз. сб.- Мн.: Вышэйшая школа, 1980. Вып. 15. С. 48-52.

Гедеонов А.Д. Изменения температуры воздуха на северном полушарии за 90 лет. - Л.: Гидрометеиздат, 1973. - 146 с.

Гиляров А.М., Маркина Н.П. Сравнение нескольких индексов видовой разнообразия при исследовании морского фитопланктона // Журн. общ. биол. - 1976. - Т. 37. - № 3. - С.362-368.

Гинис Б.Ю., Шагиморданов Н.Ш., Зотин А.И. Видоизмененное уравнение роста животных Робертсона // Онтогенез. - 1974, - Т. 5. - № 3. - С. 284-286.

Гирев Г.И., Пузанов Ю.И., Помазнюк В.А. Совершенствование рубок главного пользования в лесах I группы Урала // Ведение хозяйства в водоохранных лесах: Тез. докл. Всесоюз. научно-техн. совещ. М.: ЦП ВЛНТО, 1990. С. 55-57.

Гириц А.А. Основы биологической борьбы с короедом типографом. - Львов: Вища школа, 1975. - 151 с.

Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. - Новосибирск: Наука, 1982.- 256 с.

Глебов Ф.З., Черкашин В.П., Мацулева Г.Н. Влияние климата на динамику радиального прироста в двух типах кедрового леса // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 94-102.

Глушков В.М. О кибернетике как науке // Кибернетика, мышление, жизнь. - М.: Мысль, 1964. С. 53-61.

Голосова М.А. Влияние повреждения деревьев хвоегрызущими насекомыми на прирост насаждений // Вопросы защиты леса: Тр.ин-та / Моск. лесотехнич. ин-т. 1971. Вып.38. С.202-207.

Головянко З.С. К методике учета зараженности сосен короедами // Труды по лесному опытному делу Украины. -Киев, 1926. Вып.IV. С.3-87.

Голубев А.В., Инсаров Г.Э., Страхов В.В. Математические методы в лесозащите (учет, прогноз, принятие решений). - М.: Лес. пром-сть, 1980. - 104 с.

Голубец М.А., Царик И.В. Стабильность и устойчивость - важные функциональные особенности // Проблемы устойчивости биологических систем: Сб. науч. ст. / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова. - М.:Наука, 1992. С. 32-39.

Гончаров А.И., Поддубный А.Г., Сметанин М.М. Опыт вероятностного анализа роста рыб // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 217-222.

Горбашов В.Л. Цивилизационная доминанта, век XX ... // Общество и история. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 40-47.

Гортинский Г.Б. К познанию процесса дифференциации деревьев в еловых древостоях южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. - Л.: Наука, 1970. С. 43-55.

Гортинский Г.Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах Южной тайги // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. - Л.: Наука, 1969. С. 33-49.

Гортинский Г.Б., Евдокимов В.Н., Феклистов П.А. Об экологических факторах, определяющих многолетнюю динамику годичного прироста в сосняках Европейского Севера // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1981. Вып. 6. С. 12-16.

Гортинский Г.В., Евдокимов В.Н., Феклистов П.А., Барзут В.М. Многолетняя динамика прироста хвойных на Европейском Севере // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 131-134.

Горшенин Н.М. Закономерности внутривидовых взаимосвязей в чистых молодняках сосны, ели и пихты // Бот. журн. - 1956. - Т. 41. - № 2. - С. 221-229.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Марий Эл в 1996 году. - Йошкар-Ола, 1997. - 171 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Марий Эл в 1997 году. - Йошкар-Ола, 1998. - 221 с.

Гофман П.Б. Количественные закономерности роста животных // Усп. современной биологии. - 1938. - Т. 9. - Вып. 1. - С. 39-67.

Гофман-Кадошников П.Б. Молекулярно-генетическая теория программирования роста и ее значение как метода исследования проблем роста// Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 189-202.

Грезе Н.С. К вопросу о возобновительном питании малого соснового лубоеда (*Blastophagus minor* Hart.) // Труды по лесному опытному делу Украины.- Киев, 1926. Вып.5. С.3-31.

Грезе Н.С., Циопкало В.Л. О влиянии первичных вредителей на прирост деревьев // Захист лису.- Киев, 1936. Вып.14. С.36-44 (на укр.яз.)

Грейбилл Д.А. Дендрохронологическое изучение загрязнений воздушной среды в хвойных лесах западных районов США // Лесоведение. -1991. - № 2. - С. 3-15.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. - М.: Мир, 1967. - 359 с.

Гречаный Г.В. Регуляция численности животных как эколого-генетический процесс // Генетические и биохимические механизмы регуляции функционирования живых систем. - Иркутск: ИГУ, 1984. С. 3-16.

Гречаный Г.В. Эколого-генетическая концепция контроля динамики численности (на примере дрозофилы) // Генетика насекомых: Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по генетике насекомых. - М., 1991. С. 33.

Гречаный Г.В., Корзун В.М., Воронова Л.П., Сухоржевская Т.В. Эффект плотности и его генетический контроль у дрозофилы // Численность животных и эколого-генетические механизмы ее регуляции. - Иркутск: ИГУ, 1981. С. 3-22.

Гречаный Г.В., Никитин А.Я. Репродуктивный потенциал конденсации как количественный признак // Генетические и биохимические механизмы регуляции функционирования живых систем. - Иркутск: ИГУ, 1984. С. 17-34.

Гримальский В.И. Устойчивость сосновых насаждений против хвоегрызущих вредителей. - М.:Лесная пром-сть, 1971. - 136 с.

Гримальский В.И. Причина устойчивости сосновых насаждений к хвоегрызущим вредителям // Зоол.журн. - 1961. - Т.40. - Вып.11. - С. 1656-1664.

Гринько Р.А. Механизмы стабилизации плодовитости в популяциях дрозофилы // Генетика насекомых: Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. по генетике насекомых. - М., 1991. С. 36.

Грис О. К вопросу об оптимальном числе стволов на единицу площади // Проблемы рубок ухода: Матер. конф. ИЮФРО. - М.: Лес. пром-сть, 1987. С. 89-93.

Гришкин И.И. Понятие информации. Логико-методологический аспект. - М.: Наука, 1973. - 230 с.

Гулисашвили В.З., Стратонович А.И. Физические свойства лесных почв и их изменение под влиянием лесохозяйственных мероприятий. - М.-Л.:Сельхозгиз, 1935. - 136 с.

Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. - Л.: Гидрометеиздат, 1990.- 528 с.

Гуняженко М.В. Повышение продуктивности сосновых жердняков, поврежденных низовыми пожарами // Лес. хоз-во. - 1958. - № 10. - С. 12-15.

Гурцев А.И., Корзухин М.Д. Кроновая и корневая конкуренция в линейной посадке сосны // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1988. Т. 11. С. 206-223.

Гурцев А.И., Николаев Д.К. Модель конкуренции и динамики популяции деревьев // Лесоведение. - 1994. - № 5. - С. 48-57.

Гусев В.И. Черный сосновый усач. - М.-Л.: Сельколхозгиз, 1932. - 101 с.

Гусев И.И. Закономерности формирования естественного отпада в таежных ельниках // ИВУЗ: Лес. журн. - 1989. - № 6. - С. 3-5.

Гусев И.И., Третьяков С.В. Закономерности роста и продуктивность среднетаежных сосново-еловых древостоев // Лесоводство, лесоведение, лесные пользования: Обзор. информ. М.:ВНИИЦлесресурс, - 1992. - Вып. 2. - С. 1-28.

Гутман А.Л., Гутман М.А. Модель роста древостоев и ее применение для выравнивания таксационных показателей // ИВУЗ: Лесной журнал. - 1986. - № 5. - С. 17-21.

Гутман А.Л., Успенский В.В. Базисный возраст и закономерности роста древостоев // ИВУЗ: Лес. журн. - 1991. - № 2. - С. 6-10.

Гутнер Л.М. Детерминизм и самоорганизация // Самоорганизация в природе и обществе: Тез. докл. и сообщ. - Л.: Наука, 1988. С. 20-22.

Давиташвили Л.Ш. Причины вымирания организмов. - М.: Наука, 1969. - 356 с.

Давыдов А.В., Кравченко В.И. Продуктивность и естественный отпад ельников// ИВУЗ: Лес. журн. - 1969. - № 1. - С. 20-22.

Дажо Р. Основы экологии: Пер. с англ. - М.: Прогресс, 1975. - 415 с.

Данилов М.Д., Патрикеев Е.И. Дефицит влаги в почве и его влияние на особенности ростовых процессов сосны обыкновенной в период засухи 1972-1973 гг. в услови-

ях марийского и чувашского левобережья Волги // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1976. Вып. 5. С. 48-53.

Данилов М.Д., Шведов Е.И. Жизнеспособность древостоев и деревьев, пораженных огнем // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. - Йошкар-Ола: Марийск. кн. изд-во, 1976. С. 43-53.

Данилова Т.И. Техника в историческом измерении // Общество и история. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 34-39.

Дарвин Ч. Происхождение видов. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1937. - 608 с.

Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». - М.: Мысль, 1983. - 431 с.

Дворецкий М.Л. Текущий прирост древесины ствола и древостоя.- М.: Лес. пром-сть, 1964. - 126 с.

Демаков Ю.П. Роль миграционных процессов в динамике численности стволовых вредителей // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними: Тез. докл. Всес. совещ. - М.: ВНИИЛМ, 1981. С. 58-60.

Демаков Ю.П. Динамика численности малого соснового лубоеда в послепожарный период на горях 1972 года в Марийской АССР // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье. - М.: ВНИИЛМ, 1986. С. 99-108.

Демаков Ю.П. Сосновая вершинная смолевка - один из активнейших ксилофагов // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюз. научно-практ. конф. - М.: ВНИИЛМ, 1987. С. 43-44.

Демаков Ю.П. Повышение информативности популяционных показателей короedов // Организация лесохозяйственного производства, охрана и защита леса. Экспресс-информ. ЦБНТИлесхоз. - 1988. - Вып.2. - С. 7-11.

Демаков Ю.П. Популяционная динамика сосновых лубоедов и оценка информативности показателей их размножения в Среднем Поволжье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Воронеж, 1990. - 20 с.

Демаков Ю.П. Структуры древесного опада и ксилофильного энтомокомплекса как показатели устойчивости насаждений // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: тез. докл. второй Всесоюз. научно-технич. конф. - М.: МЛТИ, 1991. Ч. 1. С. 17-19.

Демаков Ю.П. Влияние экстремальных погодных условий и колебаний уровня грунтовых вод на состояние сфагновых сосняков Республики Марий Эл // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. М.: ВНИИЛМ, 1992. С. 15-30.

Демаков Ю.П. Как оценить здоровье леса // Марий Эл: вчера, сегодня, завтра. - 1994. - № 4. - С. 21-25.

Демаков Ю.П. Влияние сосновой вершинной смолевки на динамику опада в сосновых насаждениях // Лесоведение. - 1994. - № 4. - С. 54-60.

Демаков Ю.П. Опыт ведения мониторинга за ксилофильным энтомокомплексом сосняков// Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России (на базе боров Среднего Поволжья): Тез. докл. Всерос. научно-технич. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1995. С. 48-50.

Демаков Ю.П. Количественная оценка видовой структуры ксилофильных энтомокомплексов // Биологическое разнообразие лесных экосистем. - М., 1995. С. 139-142.

Демаков Ю.П. Сосновая вершинная смолевка в лесах Республики Марий Эл // Лес. хоз-во. - 1996. - №2. - С. 47-49.

Демаков Ю.П. Факторы дестабилизации состояния лесов Республики Марий Эл // Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы: Тез. докл. Международ. науч. конф. - М.: МГУЛ, 1996. Т. 1. С. 100-101.

Демаков Ю.П. Природная ритмика древесного опада и насекомые-ксилофаги в сосняках брусничниковых Республики Марий Эл // Лесное хозяйство Поволжья: Межвуз. сб. науч. тр. - Саратов: СХА, 1996. Вып. 2. С. 72-77.

Демаков Ю.П. Особенности заселения вредителями неликвидной сосновой древесины от рубок ухода // Лесохоз. информ.- М.: ВНИИЦлесресурс, 1996. - Вып. 2. - С. 23-35.

Демаков Ю.П. Методологическое значение теории цикла в разработке стратегии рационального природопользования // Тр. ин-та / Марийск. гос. техн. ун-т. - Йошкар-Ола, МарГТУ, 1997. Вып. 5. Ч. 2. С. 118-120.

Демаков Ю.П. Комплексы ксилофильных насекомых как особая форма эфемероидных паразитоценозов // Тр. ин-та / Марийск. гос. техн. ун-т. - Йошкар-Ола, МарГТУ, 1997. Вып. 5. Ч. IV. С. 5-7.

Демаков Ю.П. Управление биоразнообразием в лесных экосистемах // Природопользование: состояние, проблемы и пути решения: Тез. докл. республ. науч.-практ. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. С. 44-45.

Демаков Ю.П. Результаты многолетних мониторинговых наблюдений за состоянием кормовой базы ксилофильных насекомых в сосняках Марий Эл // Лесохоз. информ.: Научно-техн. информ. сб. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. - Вып. 7.- С. 22-33.

Демаков Ю.П. Принципы экокультуры и проблемы управления биоразнообразием лесных экосистем // Соединение интеллектуального и духовного в научном проектировании и учебно-воспитательной работе в ВУЗе: Матер. науч. и религиозно-философских чтений. - Иваново, 1997. С. 33-36.

Демаков Ю.П. Динамика состояния комплекса ксилофильных насекомых как отражение циклических процессов в лесных экосистемах // Циклы природы и общества: Матер. V Международ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения А.Л. Чижевского. - Ставрополь, 1997. Ч. 2. С. 216-218.

Демаков Ю.П. Экологическая стандартизация и сертификация геобиосистем - необходимые этапы на пути достижения гармонии во взаимоотношениях человека и природы // Вторые Вавиловские чтения. Диалог наук на рубеже XX-XXI веков и проблемы современного общественного развития: Матер. постоянно действующей Всероссий. междисциплин. науч. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. Ч. 2. С. 8-9.

Демаков Ю.П. Рост и изреживание древостоев сосны // Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов: Матер. научно-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения М.Л. Дворецкого. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 36-38.

Демаков Ю.П. Кризисы экономики - кризисы системы ресурсопользования // Социокультурная динамика в период становления постиндустриального общества: закономерности, противоречия, приоритеты. Матер. к III Международ. Кондратьевской конф. - М., 1998. С. 396-402.

Демаков Ю.П. Структура ксилофильных энтомокомплексов в период массового размножения сосновой вершинной смолевки // Лесоведение.- 1998.- № 4.- С. 43-51.

Демаков Ю.П. Устойчивость лесных экосистем: методы оценки и пути повышения. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. - 27 с. - Деп. в ВИНТИ 01.07. 1998, № 2019-B98.

Демаков Ю.П. Самоограничение - основное условие выживания человечества (взгляд на проблемы развития общества глазами эколога) // Общество и история. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 50-54.

Демаков Ю.П. Синергетическая интерпретация асинхронности развития элементов лесных экосистем // Тр. науч. конф. по итогам НИР МарГТУ. Сек. «Инженерная экология и технология природопользования». - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 56-59. Деп. в ВИНТИ 30.09. 1998, № 2890-B98.

Демаков Ю.П. Структура древесного опада в сосновых лесах Республики Марий Эл и прогнозирование его величины // Экология и леса Поволжья. Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. С. 157-161.

Демаков Ю.П. Синергетический аспект устойчивости лесных экосистем // Современное гуманитарное знание и социальная практика в поисках новой парадигмы: опыт междисциплинарного диалога.- Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1999. С. 190-196.

Демаков Ю.П. Рост и изреживание древостоев: биологическая сущность, математические модели, управление. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. - 261 с. - Деп. в ВИНТИ 29.10.1999 в. № 3230-B99.

Демаков Ю.П. Математические модели возрастной динамики древостоя в культурах сосны разной исходной густоты // Современные проблемы создания молодых лесов в Среднем Поволжье: Матер. региональной научно-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения Г.К. Незабудкина. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. С. 127.

Демаков Ю.П., Агафонов А.Ф., Иванов А.В. Состояние пойменных дубрав Марийской ССР и принципы ведения хозяйства в них // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах: Тез. докл. Всесоюз. конф. - Воронеж: ВЛТИ, 1991. Ч. 1. С. 73-74.

Демаков Ю.П., Агафонов А.Ф., Кудрявцев Е.К., Иванов А.В. Состояние пойменных насаждений Марий Эл и биологическая устойчивость слагающих их пород // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр.- М.: ВНИИЛМ, 1992. С. 58-72.

Демаков Ю.П., Алексеев И.А. Изреживание леса как циклический процесс // Циклы природы и общества: Матер. IV Международ. конф.- Ставрополь, 1996. Ч. 1. С. 344-345.

Демаков Ю.П., Алексеев И.А. Современные задачи лесозащиты в свете проблемы сохранения биоразнообразия // Природопользование: состояние, проблемы и пути решения: Тез. докл. республ. науч.-практ. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. С. 46-47.

Демаков Ю.П., Богданов Г.А. Видовое разнообразие подпологовой растительности в сосновых культурценозах Марийского Заволжья // Финно-угорский мир: состо-

яние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды. Тез. докл. Международ. конф. - Сыктывкар, 1997. С. 54-56.

Демаков Ю.П., Иванов А.В., Ельмекеева А.В. Влияние исходной густоты культур сосны на дифференциацию деревьев и динамику их радиального прироста // Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов: Матер. докл. регион. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения проф. М.Л. Дворецкого. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 34-36.

Демаков Ю.П., Калинин К.К. Оптимизация исходной густоты культур сосны в борах Республики Марий Эл // Лесохоз. информ.: Науч.-техн. информ. сб. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. - Вып. 11. - С. 15-21.

Демаков Ю.П., Калинин К.К., Иванов А.В. Послепожарный отпад в сосняках и его прогнозирование // Лес. хоз-во. - 1982. - № 6. - С. 51-53.

Демаков Ю.П., Калинин К.К., Иванов А.В., Агафонов А.Ф. Совершенствование системы ведения хозяйства в придорожных защитных опушках леса // Проблемы лесопользования в Западном регионе СССР: Матер. межреспубл. науч. конф. Гомель: БелНИИЛХ, 1990. С. 164-166.

Демаков Ю.П., Калинин К.К., Лисов Н.А., Иванов А.В., Агафонов А.Ф., Мошкова З.В. Состояние культур сосны в Марийской АССР и пути повышения их устойчивости к вредителям и болезням // Защита питомников и молодняков от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюз. научно-технич. совещ. (Челябинск, 10-14 сент. 1990 г.). - М.: ВНИИЛМ, 1990. С. 25-28.

Демаков Ю.П., Калинин К.К., Матвеев В.А., Крейер В.А., Иванов А.В., Богданов Г.А. Пожары и биоразнообразие лесных экосистем // Матер. науч. конф. ППС, докторантов, аспирантов и сотруд. МарГТУ: Тр. ин-та / Марийский гос. техн. ун-т. - Йошкар-Ола, 1996. Вып. 2. Ч. 2. С. 28-29.

Демаков Ю.П., Кудрявцев Е.К. Факторы динамики состояния лесных экосистем // Проблемы леса и охраны природы в Республике Марий Эл: Матер. научно-практ. конф. - Йошкар-Ола, МПИ, 1992. С. 12-13.

Демаков Ю.П., Кудрявцев Е.К., Агафонов А.Ф., Иванов А.В. Оптимизация породного состава пойменных насаждений в зоне хвойно-широколиственных лесов // Лесопользование в лесах различных категорий защитности: Тез. докл. Всесоюз. научно-технич. совещ. - М.: ЦП ВЛНТО, 1991. С. 66-69.

Демаков Ю.П., Кудрявцев Е.К., Полевщиков А.В. Сосняки сфагновые как индикатор природных циклов // Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России (на базе боров Среднего Поволжья): Тез. докл. Всерос. научно-технич. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1995. С. 25-26.

Демаков Ю.П., Мазуркин П.М. Выделение волновых этапов во временных рядах хода роста деревьев // Циклы природы и общества: Матер. VI Международ. конф. - Ставрополь, 1998. Ч. 2. С. 176-179.

Демаков Ю.П., Матвеев В.А., Шургин А.И., Богданов Г.А. Влияние исходной густоты культур сосны на разнообразие подпологовой флоры и почвенной мезофауны //

Природопользование: состояние, проблемы и путь их решения : Тез. докл. республ. научно-практ. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. С. 48-49.

Демаков Ю.П., Полевщиков А.В. Возрастная структура и особенности динамики радиального прироста приозерных сосняков сфагновых заповедника «Большая Кокшага». - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. - 31 с. - Деп. в ВИНТИ 28.02.97, № 635 - В97.

Демаков Ю.П., Русов Ю.Н. Динамика освоения ксилофагами кормовых ресурсов и изменения энтомокомплекса на горях 1972 года в сосняках Марийской АССР // Лесовосстановление в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ, 1984. С. 74-84. - Деп. в ЦБНТИлесхоз 01.10.1984 г., № 331 лх.

Демаков Ю.П., Русов Ю.Н. Состояние популяций стволовых вредителей в здоровых сосновых древостоях лесного Среднего Заволжья // Пути внедрения достижений науки и техники в практику лесохозяйственного производства: Тез. докл. научно-техн. конф. - Казань, 1986. С. 11-14.

Демаков Ю.П., Эрская Г.Г. Лесопатологическая оценка состояния подроста сосны на горях 1972 года в Марийской АССР // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1982. Вып. 7. С. 122-128.

Демиденко Е.З. Оптимизация и регрессия. - М.: Наука, 1989. - 292 с.

Демитрова И.П. Влияние гелиофизических, климатических и биологических факторов на радиальный прирост ели в условиях Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Казань, 2000. - 22 с.

Дендроклиматохронология и радиоуглерод: Матер. Всесоюз. совещ.- Каунас, 1972.

Дендрохронология и дендроклиматология: Матер. Всесоюз. совещ.- Новосибирск: Наука, 1986.

Денисов А.К. Лесные пожары в лесном Среднем Заволжье в 1921 и 1972 гг. и их уроки // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 16-26.

Детари Л., Карцаги В. - Биоритмы: Пер. с венг. - М.: Мир, 1989. - 160 с.

Джансеитов К.К. Кривая размножения и анализ динамики численности популяций лесных насекомых // Математический анализ компонентов лесных биогеоценозов. - Новосибирск: Наука, 1978. С. 83-93.

Джансеитов К.К., Кузьмичев В.В., Кибардин Ю.В. Конкуренция и периодичность процесса естественного изреживания леса // Лесоведение. - 1976. - № 4. - С. 3-8.

Джефферс Дж. Введение в системный анализ. Применение в экологии: Пер. с англ. - М.: Мир, 1981. - 256 с.

Дзедзисашвили Г.С. Исследования естественного изреживания насаждений методом математического моделирования // Тр. Ин-та/Ин-т горного лесоводства. - Тбилиси, 1980. Т. 28. С. 116-124.

Долгушин И.Ю. Особенности влияния дождей на заболоченные и болотные леса Западной Сибири // Изв. АН СССР. Сер. географ. - 1973. - № 4. - С. 70-79.

Драгавцев В.А. Алгоритмы эколого-генетической инвентаризации генофонда и методы конструирования сортов сельскохозяйственных растений по урожайности,

устойчивости и качеству: Методические рекомендации (новые подходы). - СПб.: РИО ВИР, 1994. - 50 с.

Драгавцев В.А., Лаврова Л.А., Плеханова Л.Г. Эколого-генетический анализ линейного прироста сосны обыкновенной в районе Тунгусской катастрофы 1908 года // Генетика. - 1976. - Т.12. - № 1. - С. 127-138.

Дракин В.Н., Вуевский Д.И. Новая формула хода роста древостоев по высоте и диаметру и ее применение к исследованию зависимости между высотой и диаметром // Зап. Белорус. лесотехн. ин-та. - Мн, 1940. С. 3-37.

Дрейер О.К., Лось В.А. Экология и устойчивое развитие: Учебное пособие. – М.: Изд-во УРАО, 1997. – 224 с.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ: Пер. с англ. - М.: Статистика, 1973. - 392 с.

Дроздов О.А. Засухи и динамика увлажнения.- Л.:Гидрометеиздат, 1980.- 95 с.

Дроздов О.А., Григорьева А.С. Многолетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР. - Л.: Гидрометеиздат, 1971. - 158 с.

Дроздов О.А., Малкова И.В. К вопросу об использовании автокорреляционных функций для анализа очень длинных дендрохронологических рядов // Дендроклиматохронология и радиоуглерод: Материалы Второго Всесоюз. совещ. – Каунас, 1972. С. 165-168.

Дроздов О.А., Полозова Л.Г., Сазонов Б.И. Вековой ход температуры и осадков и его отражение в ходе прироста деревьев и связь с солнечной активностью // Дендроклиматохронология и радиоуглерод: Матер. II Всесоюз. совещ. - Каунас, 1972. С. 32-36.

Дударев А.Д. Итоги 30-летних лесоводственно-таксационных наблюдений на постоянных пробных площадях в Брянском лесном опытном лесничестве // Науч. зап. ВЛТИ. - Воронеж, 1956. Т. 15. С. 121 - 128.

Дуров А.Д. Дифференциация деревьев в одновозрастных сосновых насаждениях Брянского лесного массива // Тр. ин-та/Воронеж. ЛТИ.- Воронеж, 1971. Вып. 33 С. 85-86.

Душин Н.Г., Горячева В.И. Совместные очаги корневой губки и стволовых вредителей в сосновых насаждениях БССР // Защита хвойных насаждений от вредителей и болезней: Матер. Всесоюзн. совещ. - Каунас, 1978. С.42-46.

Дьяков А.Б., Драгавцев В.А. Конкуренентоспособность растений в связи с селекцией. Сооб. 1. Надежность оценки генотипов по фенотипам у растений // Генетика.- 1975.- № 5. - С. 11-22.

Дьяков А.Б., Драгавцев В.А., Бехтер А.Г. Конкуренентоспособность растений в связи с селекцией. Новый принцип анализа дисперсии продуктивности // Теория отбора в популяциях растений. - Новосибирск : Наука, 1976. С. 237-251.

Дьяконов К.Н. Влияние крупных равнинных водохранилищ на леса прибрежной зоны. - Л.: Гидрометеиздат, 1975. - 127 с.

Дювинье П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. - М.; Прогресс, 1968. - 254 с.

Дюран Б., Одел П. Кластерный анализ: Пер. с англ. - М.: Статистика, 1977.- 127 с.

Евдокименко М.Д. Жизнеспособность деревьев после низового пожара // Вопросы лесной пирологии. - Красноярск, 1974. С. 167-196.

Евдокименко М.Д. Микроклимат древостоев и гидротермический режим почв в сосновых лесах Забайкалья после низовых пожаров // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 130-139.

Евдокимов В.Н. Экологический анализ прироста хвойных в северной тайге Коми АССР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - Петрозаводск, 1980. - 20 с.

Егоров Н.Н., Рубцова Н.Н., Соложеникина Т.Н. Дубовая листовертка в Воронежской области // Зоол. журн. - 1961. - Т.40.- Вып.8. - С. 1172-1183.

Еремин Н.В. К вопросу управления процессом формирования молодняков культур сосны и ели плантационного типа выращивания // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов: Матер. республ. научно-практ. конф. - Йошкар-Ола, 1989. Кн. 2. С. 80-81.

Ермаков В.Е., Севастьянов В.Д. Детерминированная модель чистого соснового древостоя // ИВУЗ: Лес. журн. - 1978. - № 6. - С. 11-14.

Ермакова Н.И., Ефимов В.М. Циклические изменения состояния лабораторной популяции лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L., *Insecta*) // Журн. общ. биол. - 1995. - Т. 56. - № 3. - С. 380-390.

Ермаченков М.В., Богданов В.М., Катаев О.А. К вопросу об изучении спектральной отражательной способности сосны и ели в связи с использованием дистанционных методов в лесопатологии // Экология и защита леса. Межвуз. сб. научн. трудов. - Л.:ЛТА, 1983. Вып.8. С. 79-83.

Жегалло В.И., Смирнов Ю.А. Экогенез *Homo sapiens* и проблемы SETI // SETI: прошлое, настоящее и будущее цивилизаций: Тез. докл. научно-методич. конф. - М., 1999. С. 29-31.

Жирин В.Н., Бахтинова Е.В., Орлова О.Л. Оценка по спектрально-аэрофотоснимкам санитарного состояния сосняков, поврежденных промышленными газами // Лес. хоз-во. - 1980. - № 11. - С.49-50.

Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни в развитии природных систем. - Л.: Наука, 1990. - 223 с.

Журбенко И.Г. Спектральный анализ временных рядов. - М.: МГУ, 1982. - 168 с.

Загреев В.В. Влияние полноты на текущий прирост сосновых насаждений // Лес. хоз-во. - 1962. - № 9. - С. 42-47.

Загреев В.В. Типизация и стандартизация естественных рядов роста древостоев // Лес. хоз-во. - 1976. - № 11. - С. 69-74.

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

Загреев В.В., Сеницын С.Г. Древесный отпад: величина, товарная структура, использование // Лес. хоз-во. - 1988. - № 11. - С. 33-37.

Заика В.Е. Рост гребневиков и медуз // Зоол. журн. - 1972. - Т. 51. - Вып. 2. - С. 179-188.

Заика В.Е. Балансовые уравнения роста животных // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 25-33.

Заика В.Е. Современное состояние теории роста // Математическая биология развития. - М.: Наука, 1982. С. 40-48.

Заика В.Е., Макарова Н.П. Биологический смысл параметров, входящих в уравнение роста Берталанфи // ДАН СССР. - 1971. - Вып. 199. - № 1. - С. 242-244.

Заика В.Е., Островская Н.А. Скорость роста, продолжительность жизни и удельная продукция моллюсков // Журн. общ. биол. - 1971. - Т. 32. - Вып. 3. - С. 317-322.

Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В. Критические состояния ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. - М.: Наука, 1992. С. 51-59.

Здрайковский Д.И. К вопросу о диагностировании энтомоустойчивости сосны в очагах корневой губки // Научн. зап. Воронеж. ЛТИ.- Воронеж, 1960. Т. 21. С. 53-61.

Зейде Б.Б. Стандартизация рядов хода роста основных таксационных показателей // Лес. хоз-во. - 1968. - № 10. - С. 54-57.

Зейде Б.Б. Уравнения роста деревьев // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 82-86.

Земкова Р.И. Стволовые вредители темнохвойных лесов Западного Саяна. - Красноярск, 1965. - 86 с.

Зиновьев Г.А. О структуре, динамике и типологии очагов размножения короедов // Зоол. журн. - 1958. - Т.37.-Вып.3. - С.379-394.

Золотарев В.М. Устойчивые законы и их применение. - М.: Знание, 1984. - 64 с.

Зотин А.И. Термодинамический подход к проблемам развития, роста и старения. - М.: Наука, 1974. - 183 с.

Зотин А.И. Количественные теории роста (история, современное состояние и перспективы) // Количественные аспекты роста организмов. - М.:Наука, 1975. С. 267-272.

Зотин А.И., Зотина Р.С. Феноменологическая теория развития, роста и старения организмов. - М.: Наука, 1993.

Зотина Р.С., Зотин А.И. Объединенные уравнения роста // Журн. общ. биол. - 1973. - Т. 34. - Вып. 4. - С. 606-616.

Зубаков В. XXI век. Сценарий будущего: анализ последствий глобального экологического кризиса // Зеленый мир. - 1996. - № 9. - С. 3-15.

Зубаков В.А. Прошлое и будущее человечества глазами эколога // Общественные науки и современность. - 1997. - № 3.

Зубарева С.В. Производные леса Среднего Урала и хозяйство в них // Леса Урала и хозяйство в них. - Свердловск, 1968. Вып. 2. С. 37-39.

Иванов А.В. Влияние пожаров 1972 года на лесовозобновление в сосняках // Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России (на базе боров Среднего Поволжья): Тез. докл. Всерос. научно-техн. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1995. С. 21-23.

Иванов А.В. Лесовозобновление гарей в сосняках Республики Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - Йошкар-Ола, 1996. - 20 с.

Иванов А.В. Влияние пожаров на содержание микроэлементов в почве сосновых насаждений // Вторые Вавиловские чтения: Диалог наук на рубеже XX-XXI веков и проблема современного общественного развития.- Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. Ч. 2. С. 70-71.

Иванов А.В., Патрикеев Е.И., Захаров Ф.В. Продолжительность влияния лесных пожаров 1972 года на физико-химические свойства почв в сосняках Республики Марий Эл // Экология и леса Поволжья. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. С. 114 -117.

Иванов А.И., Дубинин А.И. Площадь сечения заболони и площадь зоны транзита влаги в ней у сосны обыкновенной // Лесоведение. - 1992. - № 5. - С. 28-37.

Иванов Л.А. О влиянии затемнения на рост древесины // Бот. журн.- 1934.- Т. 19. № 3. - С. 220-224.

Иванчиков А.А. Водоохраным лесам – лесовосстановительные рубки // Ведение хозяйства в водоохраных лесах: Тез. докл. Всесоюз. научно-техн. совещ. М.: ЦП ВЛНТО, 1990. С. 40-42.

Иванюта В.М. К вопросу о закономерностях естественного изреживания древостоев // ИВУЗ: Лес. журн. - 1966. - № 4. - С. 17-20.

Иванюта В.М. Вопросы теории древесного прироста и отпада // Тр. ин-та/ Московск. лесотехнич. ин-т. 1968. Вып. 23. С. 19-41.

Израэль Ю.А., Семенов С.М., Хачатуров М.А. Биоклиматология и актуальные проблемы оценки последствий глобального изменения климата для экосистем суши // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - СПб.: Гидрометеиздат, 1992. Т. 14. С. 8-20.

Ильинский А.И. Закономерности в размножении малого соснового лубоеда и теоретические обоснования мер борьбы с ним в лесу // Защита растений от вредителей. - Л., 1926. - Т.5. - № 5-6. - С. 523-542.

Ильинский А.И. К вопросу о типах отмирания и заселения вредителями сосновых стволов в лесах Украины // Серия научных изданий Украинского зонального НИИ лесного хозяйства и лесной промышленности. - Харьков, 1931а. Вып.1. С. 5-31. -На укр.яз.

Ильинский А.И. К вопросу о биологии и лесохозяйственном значении синей сосновой златки // Серия науч. изданий Украинского зонального НИИ лес. хоз-ва и лесн. промышленности. Харьков, 1931 б. Вып. 1. С. 32-48. -На укр.яз.

Ильинский А.И. К вопросу о закономерностях в размножении кородея-типографа, о методике изучения его и о борьбе с ним в лесу // Серия научных изданий Украинского зонального НИИ лесного хозяйства и лесной промышленности. - Харьков, 1931 в. Вып.1. С. 49-76. -На укр.яз.

Ильинский А.И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними // Тр.ин-та / Всесоюз. НИИ лесоводства и механизации лес. хоз-ва. - М., 1958. Вып.36. С. 178-228.

Ильинский А.И., Тропин И.В. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. - М.: Лес. пром-сть, 1965. - 525 с.

Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения.- Киев: Наукова думка, 1978.- 246 с.

Инсаров Г.Э. Ступенчатая модель роста и развития организмов // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С.114-121.

Ипатов Л.Ф. Строение и рост культур сосны на Европейском Севере. Северо-западное книжное издательство, 1974. - 104 с.

Ионов И.Н. Пределы роста и развития локальных цивилизаций // SETI: прошлое, настоящее и будущее цивилизаций: Тез. докл. научно-метод. конф. - М., 1999. С. 37-39.

Исаев А.С. Стволовые вредители лиственницы даурской. - М.: Наука, 1966.- 148 с.

Исаев А.С., Гирс Г.И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. - Новосибирск: Наука, 1975. - 347 с.

Исаев А.С., Киселев В.В., Ветрова В.Н. Влияние массового размножения большого черного хвойного усача на состояние лесных биогеоценозов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.- Л.: Гидрометеиздат, 1981. Т.4. С. 20-31.

Исаев А.С., Кондаков Ю.П. Принципы и методы лесоэкологического мониторинга // Лесоведение. - 1986. - № 4. - С. 3-9.

Исаев А.С., Петренко Е.С. Биогеоценотические особенности динамики численности стволовых вредителей // Лесоведение. - 1968. - № 3.- С.56-65.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых // ДАН СССР. - 1973. - Т.208.- № 1. - С. 225-228.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г. Эффекты запаздывания в регуляции численности лесных насекомых // ДАН СССР. - 1977. - Т.232- № 6.- С.1448-1451.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Динамика численности лесных насекомых. - Новосибирск: Наука, 1984. - 224 с.

Итоги экспериментальных работ в лесной опытной даче ТСХА за 1862-1962 гг. - М.: Изд-во ТСХА, 1964. - 519 с.

Казимиров Н.И. Ельники Карелии. - Л.: Наука, 1971. - 140 с.

Казимиров Н.И. Экологическая продуктивность сосновых лесов: математическая модель. – Петрозаводск, 1995. – 132 с.

Казютинский В.В. Человек в процессах глобального эволюционизма // SETI: прошлое, настоящее и будущее цивилизаций: Тез. докл. научно-методич. конф. - М., 1999. С. 39-42.

Кайрюкштитс Л., Дубинскайте Й. Использование ритмических колебаний радиального прироста деревьев для прогноза изменчивости климатических условий // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 161-174.

Кайрюкштитс Л.А., Юодвалькис А.И. Особенности сезонного формирования годичных слоев в связи с климатическими условиями // Дендроклиматохронология и радиоуглерод: Матер. Второго Всес. совещ. - Каунас, 1972. С. 27-31.

Калинин К.К. Биоразнообразие живого напочвенного покрова на гарях в Марийском Заволжье // Биологическое разнообразие лесных экосистем.- М., 1995. С. 249-250.

Калинин К.К. Влияние пожаров на состояние сосновых древостоев в Марийском Заволжье // Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы: Тез. докл. Международ. науч. конф.- М.: МГУЛ, 1996. Т. 1. С. 104 -106.

Калинин К.К. Динамика лесовосстановительных процессов на гарях Марийского Заволжья // Тр. Марийск. гос. техн. ун-та. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1996. Вып. 2. Ч. 2. С. 43-44.

Калинин К.К. О целесообразности оставления на доразращивание молодняков сосны, поврежденных пожаром // Экология и леса Поволжья. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. С. 117-119.

Калинин К.К., Демаков Ю.П. Влияние пожаров на биоразнообразие лесных экосистем // Природопользование: состояние, проблемы и пути их решения. Тез. докл. республ. научно-практ. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. С. 57-58.

Калинин К.К., Демаков Ю.П. Лесоводственная и экологическая оценка рубок ухода в культурах сосны на гарях 1972 года с применением КОК-2,0 // Тр. ин-та / Марийский гос. техн. ун-т: Матер. науч. конф. ППС, докторантов, аспирантов и сотр. МарГТУ. - Йошкар-Ола, 1997. Вып. 5. Ч. 4. С. 76-78.

Калинин К.К., Демаков Ю.П., Алексеев И.А. Взгляд на проблему восстановления лесов на гарях 1972 года четверть века спустя // Природопользование: состояние, проблемы и пути их решения. Тез. докл. республ. научно-практ. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. С. 21-22.

Калинин К.К., Демаков Ю.П., Иванов А.В. Естественное возобновление гарей // Лес. хоз-во. - 1978. - № 4. - С. 36-40.

Калинин К.К., Демаков Ю.П., Иванов А.В. О возможности использования естественной примеси лиственных пород при создании пожароустойчивых культур сосны // Итоги и перспективы научных исследований в области лесного хозяйства: Матер. Всесоюз. научно-технич. совещ. - Пушкино: ВНИИЛМ, 1979. С. 265-271. - Деп. в ЦБНТИлесхоз 11.01. 1982 г., № 84-лд.

Калинин К.К., Демаков Ю.П., Иванов А.В. Рекомендации по повышению пожароустойчивости молодняков сосны. - Йошкар-Ола, 1989. - 13 с.

Калинин К.К., Иванов А.В., Демаков Ю.П. Рекомендации по повышению пожароустойчивости насаждений. - Йошкар-Ола, 1999. - 18 с.

Калинин К.К., Иванов А.В. Формирование молодняков на гарях еловых насаждений // Лес. хоз-во. - 1981. - № 10. - С. 28-30.

Калинин К.К., Иванов А.В. Особенности формирования молодняков в поврежденных пожаром сосновых насаждениях и на вырубках горельников в лесном Среднем Заволжье // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ, 1984. С. 23-34.

Калинин К.К., Иванов А.В. Формирование молодняков на гарях еловых и березовых лесов Марийской АССР // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ, 1986. С. 35-44.

Калинин К.К., Иванов А.В., Демаков Ю.П. О товарности сосновых древостоев, поврежденных пожарами // Молодые ученые ВНИИЛМ к юбилею института: Тр. конф. молодых ученых. - Пушкино: ВНИИЛМ, 1983. С. 271-275. - Деп. в ЦБНТИлесхоз 22.12.1983 г., № 263лх-Д83.

Калинин К.К., Иванов А.В., Демаков Ю.П. Естественное возобновление ели и березы на гарях // Итоги и перспективы научных исследований в области лесного хозяйства: Матер. Всесоюзн. научно-техн. совещ. - Пушкино: ВНИИЛМ, 1979. С. 287-291.- Деп. в ЦБНТИлесхоз 11.01. 1982 г., № 84-лд.

Калиниченко Н.П., Писаренко А.И., Смирнов Н.А. Лесовосстановление на вырубках. - М.: Лес. пром-сть, 1973. - 328 с.

Камшилов М.М. Эволюция биосферы. - М.:Наука, 1979. - 256 с.

Кан-Ихи-Сакай. Конкуренентоспособность растений, ее наследуемость и некоторые связанные с ней проблемы // Механизмы биологической конкуренции. - М.: Мир, 1964.

Каплунов В.Я., Кузьмичев В.В. Взаимосвязь рядов распределения числа стволов по толщине, сумме площадей сечений и запасу // Строение, рост и инвентаризация лесонасаждений. Красноярск, - 1985. С. 46-52.

Карасев В.Н. Диагностика жизнеспособности деревьев по тепловым характеристикам стволов (на примере сосны обыкновенной и ели европейской): Автореф. дис. канд. с.-х. наук. - Йошкар-Ола, 1991. - 26 с.

Карев Г.П. Математическая модель конкуренции за свет в изреживающихся светолимитированных древостоях // Журн. общ. биол. - 1985. - Т. 66. - № 1. - С. 114-123.

Карев Г.П. Структурные модели и динамика древесных популяций: Автореф. дис. ... док. физ.-мат. наук. - Красноярск, 1994. - 54 с.

Карев Г.П., Скоморовский Ю.И. Математические модели изреживания древостоев // Лесоведение. - 1997. - № 4. - С. 14-20.

Карев Г.П., Скоморовский Ю.И. Модель роста однопородных древостоев // Лесоведение. - 1998. - № 6. - С. 71-79.

Карманова И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. - М.: Наука, 1976. - 223 с.

Карпавичюс И.А. Связь изменчивости радиального прироста сосны обыкновенной с морфологическими признаками // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 86-90.

Катаев О.А. Вторичные вредители хвойных древостоев Калининградской области и меры борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Л., 1952. - 13 с.

Катаев О.А. Короеды и усыхание еловых лесов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л.: Наука, 1977. С. 22-43.

Катаев О.А. Совершенствование методов изучения динамики численности короедов // Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах: Тез. докл. Всес. конф. -Красноярск, 1980. С. 58-60.

Катаев О.А. Совершенствование учета и прогнозирование размножений стволовых насекомых (сообщение второе) // Защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1980. С. 10-13.

Катаев О.А. Экологический мониторинг популяций стволовых насекомых как основа оценки их воздействия на лесные экосистемы // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеоиздат, 1982. Т. 5. С. 49-64.

Катаев О.А. Короеды в ельниках Северо-запада и прогнозирование их размножения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Красноярск, 1982. - 36 с.

Катаев О.А. Экологическая характеристика стволовых насекомых в еловых древостоях // Роль взаимоотношений растение - насекомое в динамике численности лесных вредителей: Матер. междунар. симп. ИЮФРО/МАБ.- Красноярск, 1983. С. 252-266.

Катаев О.А. Особенности размножения стволовых насекомых в ельниках // Лесная энтомология: Тр. ВЭО. Л.: Наука, 1983. Т. 65. С. 54-108.

Катаев О.А. Определение боковых поверхностей стволов ели и сосны и их частей при лесопатологических работах // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1989. С. 47-52.

Катаев О.А. Динамика естественного отпада в древостоях ели // Лесоведение. - 1990. - № 6. - С. 33 - 40.

Катаев О.А. Длительное слежение за состоянием древостоев // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. - Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР, 1991. С. 29 - 30.

Катаев О.А., Лайранд Н.И., Ловелиус Н.В. К возможности дендроиндикационной оценки антропогенных воздействий на рост сосны в районе г. Братска // Дендроклиматические исследования в СССР: Тез. докл. Всесоюз. конф. - Архангельск, 1978. С.169.

Катаев О.А., Мозолевская Е.Г. Экология стволовых вредителей (очаги, их развитие, обоснование мер борьбы): Учебное пособие. - Л.: ЛТА, 1981. - 88 с.

Катинас Г.С. Стратегия и способы анализа нестационарных временных рядов в биологических исследованиях // Циклы природы и общества: Матер. IV Международ. конф. - Ставрополь, 1996. Ч.1. С. 323-325.

Кендалл М., Стьюарт А. Статистические выводы и связи: Пер. с англ. - М.: Мир, 1973. - 900 с.

Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды: Пер. с англ. - М.: Мир, 1976. - 736 с.

Кеппен Ф.П. Вредные насекомые. - СПб., 1881. Т. 1. - 374 с.

Кеппен Ф.П. Вредные насекомые. - СПб., 1882. Т. 2. Ч. 1. - 586 с.

Кивисте А.К. Функции роста леса. - Тарту: Эстонская сельскохозяйственная академия, 1988. - 171 с.

Кирсанов В.А., Трусов П.В. Особенности послепожарного формирования темнохвойно-кедровых лесов на Северном Урале // Матер. отчетной сессии лаб. лесоведения ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. - Свердловск, 1968. С. 54 -58.

Кирста Л.В. Смертность малого соснового лубоеда на разных стадиях развития // Вопросы защиты леса: Тр.ин-та/Московск. лесотехнич. ин-т. 1973. Вып. 41. С.101-108.

Кирста Л.В. Регуляция численности малого соснового лубоеда // Беловежская пушча. - Минск: Ураджай, 1974. Вып.8. С.158-178.

Кирста Л.В. Распределение короедов в районе поселения // Беловежская пушча. - Минск: Ураджай, 1976. Вып.10. С. 125-135.

Киселев В.В. Общая характеристика динамики численности популяции большого листовенничного короеда. - Красноярск, 1977. - 37 с. - Препринт ин-та леса и древесины СО АН СССР.

Киселев В.В. Моделирование динамики численности ксилофагов на примере большого листовенничного короеда // Закономерности распространения и динамика численности лесных насекомых. - Красноярск, 1978а. С. 41-59.

Киселев В.В. Анализ динамики численности большого листовенничного короеда: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. -Красноярск, 1978б. - 23 с.

Киселев В.В., Яновский В.М. Внутривидовые механизмы регуляции плотности популяции большого листовенничного короеда // Проблема динамики численности насекомых - вредителей таежных лесов. - Красноярск, 1976. С. 3-11.

Кишенков Ф.В. Изменчивость и жизнеспособность деревьев в популяциях сосны обыкновенной // Лесная геоботаника и биология древесных растений. – Тула, 1979. С. 48-52.

Кишенков Ф.В., Глушенков И.С. Моделирование роста и производительности высокопродуктивных сосняков Брянского массива // ИВУЗ: Лес. журн.- 1983.- № 3.- С. 26-30.

Клевезаль Г.А. Рост наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. - М.: ВИНТИ, 1973. Т. 4. С. 116-185.

Ключюс А. Метод выделения гомогенных групп деревьев для изучения и прогноза вероятности их отпада // Мониторинг лесных экосистем.- Каунас:ЛитСХА, 1986. С. 325-327.

Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. - М., 1994.

Кобзарь В.Ф., Катаев О.А. Численность потомства стволовых насекомых в зависимости от плотности поселения на примере стенографа // Материалы научно-технической конф. - Л.: ЛТА, 1968. С. 18-20.

Ковалев Б.И. Стволовые вредители в рекреационных лесах Брянской области // Экология и защита леса (лесные экосистемы и их защита): Межвуз. сб. научн. тр. - Л.: ЛТА, 1984. С. 11-17.

Ковров Б.Г., Черепанов О.А. Конкуренция в периодически изменяющейся среде // Журн. общ. биол. - 1979. - Т. 40. - № 2.. - С. 246-251.

Кожанчиков И.В. Биологическая специфика видов насекомых в их массовых размножениях // Успехи совр. биол. - 1948. - Т. 25. - № 2. - С. 251-268.

Кожанчиков И.В. К пониманию массовых размножений насекомых // Зоол. журн. - 1953. - Т. 32. - Вып. 2. - С. 195-202.

Кожевников А.М., Кожевников Е.А. Оценка экономической эффективности снижения естественного отпада в сосновых культурах рубками ухода // Лес. хоз-во. - 1989. - № 12. - С. 20-22.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных: Пер. с англ. - М.: Мир, 1979. - 362 с.

Колобов Н.В. Климат Среднего Поволжья. - Казань: Изд-во Казанского университета, 1968. - 252 с.

Коловский Р.А. Биоэлектрические потенциалы древесных растений. - Новосибирск: Наука, 1980. - 176 с.

Коломыц Э.Г. Прогнозная оценка зональных ландшафтно-экологических условий в свете предстоящих глобальных изменений климата // География и природные ресурсы. - 1999. - № 3. - С. 5-12.

Комарова Т.А. О некоторых закономерностях вторичных сукцессий (на примере послепожарного лесовосстановительного процесса) // Журн. общ. биол. - 1980. - Т. 41. - № 3. - С. 397-405.

Комарова Т.А. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихоте-Алиня. - Владивосток, 1992. - 200 с.

Комин Г.Е. Колебания климата и производительность лесов // Леса Урала и хозяйство в них. - Свердловск, 1968. Вып. 2. С. 49-52.

Комин Г.Е. К методике дендроклиматологических исследований // Тр. ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. - Свердловск, 1970. Вып. 67. С. 234-241.

Комин Г.Е. Цикличность в динамике лесов Зауралья: Автореф. дис.... докт. с.-х. наук. - Свердловск, 1978. - 39 с.

Комин Г.Е. Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов // Лесоведение. - 1990. - № 2. - С. 3-11.

Компанченко В.Н. Предверие новой эпохи в развитии человечества (взгляд геохимика) // Общественные науки и современность. - 1996. - № 5. -

Кондаков Ю.П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда // Экология популяций лесных животных Сибири. - Новосибирск: Наука, 1974. С. 206-265.

Кондаков Ю.П., Суховольский В.Г., Пальникова Е.Н., Тарасова О.В. Анализ пространственного размещения аборигенных популяций хвоегрызущих насекомых на разных фазах градационного цикла // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1982. Т. 5. С. 71-82.

Кондаков Ю.П., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Ранговые характеристики энтомокомплексов хвоегрызущих насекомых // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. 7. С. 78-88.

Кондратьев П.С. Новые данные наблюдений за ростом сосняков разной густоты // Изв. ТСХА. - 1959. - Вып. 2. - С. 141-154.

Коноплев В.А., Зотин А.И. Нелинейное феноменологическое уравнение роста, основанное на стохастических представлениях // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 233-235.

Концепция устойчивого управления лесами Российской Федерации. - М.: Федеральная служба лесного хозяйства России, 1998. - 15 с.

Корзухин М.Д. Возрастная динамика популяции деревьев, являющихся сильными эдификаторами // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1980. Т. 3. С. 162-178.

Корзухин М.Д., Семевский Ф.Н. Синэкология леса. - СПб.: Гидрометеиздат, 1992. - 192 с.

Корзухин М.Д., Тер-Микаэлян М.Т. К задаче вывода уравнений динамики одновозрастных насаждений // Мониторинг лесных экосистем. – Каунас, 1986. С. 328-329.

Коротнев Н.И. Короеды, их лесоводственное значение и меры борьбы. - М.: Новая деревня, 1926. - 180 с.

Корытный Л.М. Бассейновый подход в географии // География и природные ресурсы. – 1991. - №1.

Костин И.А. Стволовые вредители хвойных лесов Казахстана.- Алма-Ата, 1964.-183 с.

Костин С.И. Циклы солнечной активности и их влияние на прирост деревьев // Журн. общ. биол. - 1974. -Т.35. - Вып.2. - С.270-275.

Костин С.И. Засухи на Русской равнине за последнее тысячелетие // Тр. ГГО. 1975. Вып. 330. С. 69-79.

Котов А.И. Об основах и особенностях лесоустройства. - Киев: 1961. - 118 с.

Котов М.М. Засухоустойчивость и быстрота роста сосны в Среднем Поволжье // Лес. хоз-во. - 1981. - № 2. - С. 46-49.

Котов М.М. Внутрипопуляционная изменчивость сосны обыкновенной по признакам засухоустойчивости и роста (на примере сосняков Среднего Поволжья): Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. - М., 1988. - 34 с.

Котов М.М., Демаков Ю.П. Оценка биоразнообразия лесных экосистем // Матер. науч. конф. ППС, докторантов, аспирантов и сотруд. МарГТУ: Тр. ин-та / Марийский гос. техн. ун-т. - Йошкар-Ола, 1996. Вып. 2. Ч. 2. С. 25-28.

Котов М.М., Котова Л.И., Молотова Л.М. К вопросу о причинах усыхания сосны в молодых культурах Марийской АССР // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1976. Вып. 5. С. 75-79.

Кофман Г.Б. Рост и форма деревьев. - Новосибирск: Наука, 1986. - 211 с.

Кофман Г.Б., Кузьмичев В.В. Применение функции Гомпертца к изучению динамики отпада в древостоях // Исследования динамики роста организмов. - Новосибирск: Наука, 1981. С. 108-122.

Кофман Г.Б., Кузьмичев В.В., Хлебопрос Р.Г. Использование периода интенсивного роста древесных растений при построении филогенетических рядов // Журн. общ. биол. - 1979. - Т. 40. - № 5. - С. 766-771.

Кравченко Г.Л. Закономерности роста сосны. - М.: Лесн. пром-сть, 1972. - 168 с.

Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений: Пер. с англ. - М.: Гослесбумиздат, 1963. - 627 с.

Крапивный С.В. Метод расчета величины естественного отпада в модельных сосновых древостоях // Лесохоз. информ. ВНИИЦлесресурс. - 1991. - № 12. - С. 9 -10.

Краснобаева К.В. Динамика прироста по диаметру древостоев пихты сибирской в разных типах леса на юго-западной границе ареала и ее обусловленность климатическими факторами // Дендроклиматохронология и радиоуглерод: Матер. Второго Всесоюз. совещ. - Каунас, 1972. С. 55-61.

Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С. Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем // Проблемы устойчивости биологических систем. - М.: Наука, 1992. С. 40-51.

Краткий словарь по философии / Под общей редакцией И.В. Блауберга, И.К. Пантина. - 4-е издание. - М.: Политиздат, 1982. - 431 с.

Криволицкая Г.О. Короеды Сахалина. - М.-Л.: АН СССР, 1958. - 196 с.

Криволицкая Г.О. Скрытостволовые вредители в темнохвойных лесах Западной Сибири. - М.-Л.: АН СССР, 1961. - 129 с.

Кривошеина Н.П. О важности экологического подхода к оценке роли различных групп насекомых в ксилофильных сообществах // Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах. - Красноярск, 1980. С. 71-73.

Кривошеина Н.П. Влияние избыточного увлажнения на формирование комплексов ксилофильных насекомых // Сообщества ксилофильных насекомых в условиях избыточного увлажнения. - М.: Наука, 1987 а. С. 6-15.

Кривошеина Н.П. Формирование комплексов стволовых насекомых на основных лесообразующих породах лесной зоны европейской части СССР // Сообщества ксилофильных насекомых в условиях избыточного увлажнения. - М.: Наука, 1987 б. С. 16-65.

Кривошеина Н.П., Компанцев А.В. Дровосеки рода *Monochamus Guer.* в лесах таежной зоны // Сообщества ксилофильных насекомых в условиях избыточного увлажнения. - М.: Наука, 1987. С. 118-135.

Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А. Современное состояние исследований насекомых-ксилофагов в таежной зоне Европейской части СССР // Животный мир южной тайги. - М.: Наука, 1984. С. 132-164.

Критерии и индикаторы устойчивого управления лесами Российской Федерации. - М.: Федеральная служба лесного хозяйства России, 1997. - 19 с.

Кряжева Л.А. XXI век и философия мироупорядоченности // Общество и история. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 47-50.

Кудинов К.А. Влияние затопления и подтопления на прирост сосны в условиях лишайникового бора // Труды Дарвинского госзаповедника. - М.: Лесная пром-сть, 1968. Вып.8. С. 145-157.

Кудрин Б.И. Введение в технетику. - Томск: Изд-во Томского ун-та, 1993.- 552 с.

Кузнецов Н.А. Научное обоснование лесоводственного ухода в густых культурах сосны на захрущевленных площадках (зона Среднего Поволжья): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - М.: ВНИИЛМ, 1983. - 22 с.

Кузнецов Н.А. Прочистки в густых культурах сосны и их влияние на ассимиляционную поверхность и текущий прирост // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье : Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ. 1984. С. 42-48.

Кузнецов Н.А., Данилов П.М., Мурзов А.И. Выживаемость густых сосновых культур на борových почвах в условиях засухи 1972-1973 гг. в Среднем Поволжье // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1976. Вып. 5. С. 38-41.

Кузнецов Н.А., Лисов Н.А. Влияние рубок ухода на формирование и санитарное состояние древостоев густых культур сосны в очагах майского хруща // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ, 1986. С. 27-34.

Кузнецов Н.А., Мурзов А.И. Рекомендации по проведению рубок ухода за густыми культурами сосны в очагах майского хруща. - М.: ВНИИЛМ, 1981. - 13 с.

Кузьмичев В.В. Закономерности роста древостоев. - Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.

Кузьмичев В.В. Внешние и внутренние факторы процесса прироста древесных растений // Мониторинг лесных экосистем. - Каунас: ЛитСХА, 1986. С. 294-295.

Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда.- М.: Наука, 1974.- 126 с.

Кулагина М.А. Влияние низового пожара на режим минерального питания в сосняке разнотравно-брусничном // Охрана лесных ресурсов Сибири.- Красноярск, 1975. С. 153-165.

Кульбак С. Теория информации и статистика. - М.: Наука, 1967. - 408 с.

Курбатский Н.П. Проблема лесных пожаров // Возникновение лесных пожаров. М.: Наука, 1964. С. 5-60.

Курбатский Н.П. О применении отжига для локализации лесных пожаров// Лес. хоз-во. - 1971. - № 4. - С. 62-66.

Курбатский Н.П. О значении и развитии лесопожарной профилактики // Вопросы лесной пирологии. - Красноярск, 1974. С. 197-210.

Куренцов А.И. Короеды Дальнего Востока СССР.- М.-Л.: АН СССР, 1941.-234 с.

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. - М.:Наука, 1973. - 201 с.

Куусела К. Природная и антропогенная динамика европейских бореальных лесов // Устойчивое развитие бореальных лесов: Тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 50-55.

Кучеров Е.В., Мукатанов А.Х., Галеева А.Х. Влияние лесных пожаров на свойства почв и травяно-кустарничковый ярус в сосняках Южного Урала // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 104-110.

Ладейщикова Е.И. Биоэлектрические особенности сосны в устойчивых и восприимчивых к корневой губке насаждениях // Лесоводство и агролесомелиорация. - Киев, 1975. - Вып. 40. С. 53-61.

Лазарев П.П. Современные проблемы биофизики. - М.-Л.: АН СССР, 1945. - 428 с.

Ламарк Ж.Б. Аналитическая система положительных знаний человека. Избр. произв. в 2-х томах. - М.: Госполитиздат, 1959. Т. 2. - 356 с.

Лебедев А.В. Пороги устойчивости деревьев ели к насекомым-ксилофагам// Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюзн. научно-практич. конфер. - М.:ВНИИЛМ, 1987. С.90-91.

Лебедева Г.С. Популяционные показатели гравера на вырубках // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: Тр. ин-та/ Московск.лесотехнический ин-т. 1981. Вып.120. С. 140-142.

Лебедева Г.С. Опыт популяционного анализа обыкновенного елового гравера *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera, Scolytidae) на вырубках Новгородской области // Лесная энтомология :Труды ВЭО, Т.65.- Л.: Наука, 1983. С.40-50.

Лебедева Г.С., Галасьева Т.В. Особенности развития очагов стволовых вредителей на горях Башкирского заповедника // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: Тр. ин-та / Моск. лесотехнич. ин-т. 1980. Вып.123. С. 138-141.

Лебков В.Ф. Динамика распределения деревьев сосны по морфологическим показателям ствола и кроны // Лесоведение. - 1990. - № 5. - С. 57-69.

Лебков В.Ф. Типы строения древостоев // Лесоведение. - 1989. - № 4. - С. 12-21.

Левин В.И. Результаты исследования динамики сосновых насаждений Архангельской области. - Архангельск, 1959. - 132 с.

Левин В.И. Сосняки европейского севера (строение, рост, таксация древостоев). - М.: Лес. пром-сть, 1966. - 152 с.

Левин В.И., Калинин В.И. Опыт стационарного изучения продуктивности и динамики спелых сосняков-зеленомошников Севера // Техн. информ. по результатам науч.-исслед. работ АЛТИ. Архангельск, 1972. 43 с.

Левин В.И., Калинин В.И. Естественное изреживание и прирост запаса спелых сосняков-зеленомошников в Емцовском учебно-опытном лесхозе АЛТИ // Учет лесного фонда и организация лесного хозяйства: Межвуз. сб. науч. тр. - Красноярск: СибТИ, 1976. Вып. 5. С. 114-120.

Левич А.П. Понятие устойчивости в биологии. Математические аспекты // Человек и биосфера. - М.: МГУ, 1976. Вып. 1. С. 138-174.

Левич А.П. Структура экологических сообществ. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - 180 с.

Лесотаксационный справочник / Б.И.Грошев, С.Г.Синицын, П.И.Мороз, И.П.Сеперович. - М.: Лесная промышленность, 1980. - 288 с.

Леопольд А.К. Рост и развитие растений: Пер. с англ. - М.: Мир, 1968. - 494 с.

Линдеман Г.В. Естественный растущий вяз мелколистный. - М.: Наука, 1981. - 92 с.

Линдеман Г.В. Роль насекомых-ксилофагов в динамике лесной растительности // Чтения памяти В.Н. Сукачева. - М.: Наука, 1986. С. 60-86.

Линдеман Г.В. Взаимоотношения насекомых-ксилофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. - М.: Наука, 1993. - 207 с.

Липаткин В.А. Популяционные показатели малого соснового лубоеда на низком уровне численности // Экология и защита леса (взаимодействие компонентов лесных экосистем): Межвуз. сб. научн. трудов. - Л.: ЛТА, 1985. С.85-89.

Липаткин В.А. Выбор параметров для анализа структуры популяции короедов // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез. докл. Всес. научно-практич. конф. - М.: ВНИИЛМ, 1987. С. 95.

Лобжанидзе Э.Д. Изменение деятельности камбия и строение древесины сосны в возрасте жердняка при осветлении // Лесоведение. - 1969. - № 1. - С. 35-42.

Ловелиус Н.В. Изменчивость прироста деревьев (дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий) - Л.: Наука, 1979. - 230 с.

Логофет Д.О., Свиричев Ю.М. Концепции устойчивости биологических систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеоиздат, 1983. Т. 6. С. 159-171.

Логофет Д.О., Свиричев Ю.М. Экологическая стабильность и лагранжева устойчивость. Новый взгляд на проблему // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. 7. С. 253-258.

Ломницкий А. Идея суперорганизма в экологии и эволюционном учении // Журн. общ. биол. - 1979. - Т. 40. - № 5. - С. 659-667.

Лосицкий К.Б. Дуб. - М.: Лес. пром-сть, 1981. - 100 с.

Лосицкий К.Б., Чуенков В.С. Эталонные леса. - М.: Лес. пром-сть, 1980. - 192 с.

Луганский Н.А., Залесов С.В. Оценка древесной зелени при рубке ухода за лесом // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. Всес. научно-техн. конф. - М.: МЛТИ, 1987. Сек. 2. С. 62-63.

Луданов В.В., Дзедзюля А.А. Уравнения динамики густоты разновозрастных древостоев // Лесоведение. - 1972. - № 5. - С. 85-88.

Лурье М.А. Заселение ели стволовыми вредителями в зависимости от состояния луба // Вопросы лесозащиты: Тр. Моск. лесотехнич. ин-та. - М., 1963. Вып. 1. С. 94-97.

Лурье М.А. Группировка стволовых вредителей ели в южной подзоне тайги европейской части СССР // Зоол. журн. - 1965. - Т. 44. - Вып.10. - С. 15-18.

Ляпунов А.А. О математическом моделировании в проблеме «Человек и биосфера» // Моделирование биогеоценотических процессов. - М.: Наука, 1981. С. 5-29.

Мазепа В.С. Использование спектрального представления и линейной фильтрации стационарных последовательностей при анализе цикличности в дендрохронологических рядах // Дендрохронология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 49-68.

Мазуркин П.М. Биотехническое проектирование (справочно-методическое пособие). - Йошкар-Ола, 1994. - 348 с.

Мазуркин П.М., Демаков Ю.П. Особенности многоволновой динамики радиального прироста сосны // Циклы природы и общества: Матер. VI Международ. конф. - Ставрополь, 1998. Ч. 2. С. 174-176.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция: Пер. с англ. - М.: Мир, 1974. - 460 с.

Максимов А.А. Исследование смен фаз увлажненности территории лесостепной зоны Западной Сибири в 11-летних циклах // Природные циклы Барабы и их хозяйственное значение. - Новосибирск: Наука, 1982. С. 6-24.

Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. - Новосибирск : Наука, 1984. - 250 с.

Максимов А.А. Природные циклы (причины повторяемости экологических процессов). - Л.: Наука, 1989. - 236 с.

Малоквасов Д.С. К методике дендроклиматического изучения колебаний радиального роста в разновозрастных древостоях кедра корейского // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 39-43.

Мальшев Л.И. Изменение флор Земного шара под влиянием антропогенного давления // Биол. Науки. - 1981. - № 3. - С. 5-19.

Мальшев Ю.С., Полюшкин Ю.В. Оценка состояния экосистем – ключевое звено экологического мониторинга // География и природные ресурсы. - 1998. - № 1. С. 35-42.

Мамаев Б.М. Явления конвергенции у насекомых как результат одинакового использования среды обитания (на примере ксилофагов) // Журн. общ. биол. - 1966. - Т. 27. - № 4. - С. 457-462.

Мамаев Б.М. Биология насекомых - разрушителей древесины // Итоги науки и техники. Энтомология. - М.: ВИНТИ, 1977. Т. 3. С. 1-213.

Мамаев Б.М. Стволовые вредители лесов Сибири и Дальнего Востока. - М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. - М.: Наука, 1973.

Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнев А.К. О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. - 1988. - № 1. - С. 7-20.

Маргалев Р. Облик биосферы: Пер. с англ. - М.: Наука, 1992. - 211 с.

Марченко А.Г. К вопросу об относительной высоте деревьев // Изв. Санкт-Петербургского лесного ин-та. - 1901. - Вып. 7. - С. 107-111.

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

Маслов А.Д. Усыхание еловых лесов от засух на европейской территории СССР // Лесоведение. - 1972. - № 6. - С. 77-87.

Маслов А.Д. Защита хвойных лесоматериалов от насекомых. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1993. - 32 с.

Маслов А.Д., Кутеев Ф.С., Прибылова М.В. Стволовые вредители леса. - М.: Лес. пром-сть, 1973. - 144 с.

Маслов А.Д., Матусевич Л.С. Оценка показателей размножения короеда типографа // Защита леса от вредителей и болезней: Тр. ин-та / Всесоюз. НИИ лесоводства и механизации лесного хоз-ва. - М., 1986. - С. 32-42.

Маслов А.Д., Матусевич Л.С. Факторы смертности короеда-типографа // Лесоведение. - 1990. - № 6. - С. 11-17.

Маслов А.Д., Матусевич Л.С., Быков А.А., Демаков Ю.П. Резервации и пути регулирования численности стволовых вредителей сосны и ели // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. Всес. научно-техн. конф. Секция I. Защита леса и охрана живой природы. - М.: МЛТИ, 1987. С. 76-77.

Маслов А.Д., Матусевич Л.С., Огибин Б.Н. и др. Защита лесоматериалов от вредных насекомых // Лес. хоз-во. - 1990. - № 6. - С. 10-12.

Маслов А.Д., Матусевич Л.С., Русов Ю.Н., Демаков Ю.П. Развитие очагов стволовых вредителей на горях 1972 года // Защита леса от вредителей и болезней: Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ, 1980. С. 123-147.

Матвеев В.А. Изменение почвенной мезофауны хвойных насаждений Марийской АССР под влиянием лесных пожаров // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. - Киев, 1981. с. 131-132.

Матвеев В.А. Изменение почвенного населения лесных насаждений в Марийской АССР под влиянием лесных пожаров // Тез. докл. IX Международ. коллоквиума по почвенной зоологии. - М.: Наука, 1987. С. 175.

Матвеев В.А., Агапитова Н.А., Фоминых Т.Ю. Изменение почвенной фауны соснового леса под влиянием лесного пожара // Проблемы ликвидации последствий лесных пожаров 1972 г. в Марийской АССР. - Йошкар-Ола: Марийск. кн. изд-во, 1976. С. 65-68.

Матвеев П.М., Абаимов А.П. К оценке роли огня в лиственничных древостоях на мерзлотных почвах // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюзн. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 123-130.

Материалистическая диалектика: Краткий очерк истории / П.Н. Федосеев, Н.Т. Фролов, В.А. Лекторский и др. - М.: Политиздат, 1980. - 287 с.

Матусевич Л.С. Плодовитость короёда типографа // Материалы 8 научн. конференции аспирантов и научных сотрудников ВНИИЛМ. С.130-134.- Деп. в ЦБНТИ-лесхоз 02.04.86, № 470-ЛХ.

Матусевич Л.С. Популяционные показатели короёда типографа (*Ips typographus* L.) в ельниках зоны хвойно-широколиственных лесов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М.: МЛТИ, 1994. - 19 с.

Матусевич Л.С., Маслов А.Д. Прирост ели по диаметру как показатель опасности размножения короёда типографа после засухи // Лесоведение. - 1982. - № 3.- С. 61-67.

Матусевич Л.С., Маслов А.Д. Факторы смертности потомства короёда типографа // Молодые ученые в совершенствовании теории и практики ведения лесного хозяйства: Матер. науч. конф. аспирантов и науч. сотр. ВНИИЛМ.-Пушкино, 1982. С. 154-157.- Деп. в ЦБНТИлесхоз 10.06.82 г. № 153-ЛХ.

Машнина Т.И. Характеристика очагов вредителей стволов сосны в условиях избыточного увлажнения // Бюлл. научно-техн. информ. БелНИИЛХ.- 1958. № 3. С. 34-37.

Медведев Я. К учению о влиянии света на развитие древесных стволов // Лесн. журн. - 1884. - Вып. 5-6.- С. 326-373.

Медведев Я. Опыт исследования гущины леса // Лесн. журн. - 1910. - Вып. 4-5. - С. 470-535.

Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Р., Рандерс Й. За пределами роста. - М.: Наука, 1994.- 304 с.

Мейен С.В. Нетривиальная биология (заметки о ...) // Журн. общ. биол. - 1990. - Т.51. - №1. - С. 4-14.

Мейсер К. Устойчивое лесоводство// Россия Азиатская. - 1996. - № 1. - С. 16-18.

Мелехов И.С. Природа леса и лесные пожары.- Архангельск: ОГИЗ, 1947.- 60 с.

Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. - М.-Л.: Гослестехиздат, 1948. - 125 с.

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

Мелехов И.С. Лесоводство. - М.: Агропромиздат, 1989. - 302 с.

Мельникова Н.И. Биология и экология короёдов типографа, двойника и гравера в подмосковных лесах//Сб. работ по лесному хозяйству. - М.ВНИИЛМ, 1960. Вып. 43. С. 19-45.

Мерсер Д. Аналитические методы исследования периодических процессов, замаскированных случайными флуктуациями // Биологические часы.- М.: Мир, 1964. С. 126-152.

Мильков Ф.Н. Природные зоны СССР. - М.: Мысль, 1964. - 325 с.

Мина М.В. Рост рыб // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. - М.: ВИНТИ, 1973. Т. 4. С. 68-115.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. - М.: Наука, 1976. - 219 с.

Минин А.А. Климат и экосистемы суши: взаимосвязи и пространственно-временная изменчивость // Итоги науки и техники. Сер. «Метеорология и климатология». - М.: ВИНТИ, 1993. Т. 19. - 172 с.

Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. - М.: Наука, 1986. - 164 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. - М.: Наука, 1983. - 134 с.

Мирошников В.С. Исследование естественного отпада деревьев в сосновых и еловых насаждениях искусственного происхождения // Лесоведение и лесное хозяйство. - Мн: Вышэйшая школа, 1970. Вып. 3. С. 119-123.

Мирошников В.С. Исследование текущего прироста и естественного отпада методом длительных наблюдений // Текущий прирост деревьев и его приложение в лесном хозяйстве. - Рига, 1972. С. 90-94.

Мирошников В.С. Естественный отпад в сосновых и еловых культурах // ИВУЗ: Лес. журн. - 1973. - № 1. - С. 13-16.

Мирцхулава Ц.Е. Об одном подходе сравнительного анализа нарушения экологической устойчивости агроэкологической системы // Экология. - 1992. - № 4. - С. 19-28.

Митчерлих Э.А. Почвоведение. - М.: Иностранная литература, 1957. - 416 с.

Михайловский Г.Е. Биосфера и человеческое общество // Человек и биосфера. - М.: МГУ, 1982. Вып. 6. С. 78-101.

Михель В.А. Влияние ведущих факторов на отпад деревьев при низовых пожарах // Сб. науч. тр. ДальНИИЛХ. - Владивосток, 1984. Вып. 26. С. 124-129.

Мицкевич М.С. Рост как проблема биологии развития // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 5-6.

Мозолевская Е.Г. Усовершенствование методики обследования санитарного состояния насаждений // Вопросы защиты леса: Тр. ин-та/Московск. лесотехнич. ин-т. 1973. Вып. 41. С. 47-56.

Мозолевская Е.Г. Оценка вредоносности стволовых вредителей // Вопросы защиты леса: Тр. ин-та/Московск. лесотехнич. ин-т. 1974. Вып. 65. С. 124-132.

Мозолевская Е.Г. Показатели для назначения истребительных мероприятий в очагах стволовых вредителей // Материалы 7 съезда ВЭО. - Л.: Наука, 1974. Ч. 2. С. 228-229.

Мозолевская Е.Г. Динамика отпада сосны в насаждениях с нарушенной устойчивостью и возможность ее прогнозирования // Защита насаждений от вредителей и болезней. - Каунас, 1978. С. 83-85.

Мозолевская Е.Г. Особенности освоения кормовых ресурсов насекомыми-ксилофагами // Лесоведение. - 1979. - № 6. - С. 37-43.

Мозолевская Е.Г. Оценка роли стволовых вредителей в лесных биогеоценозах // Проблемы охраны природы и защита леса. - Брянск, 1979. С.34-40.

Мозолевская Е.Г. Динамика численности стволовых вредителей в очагах их массового размножения // Роль дендрофильных насекомых в таежных экосистемах: Тез. докл. Всес. конф. - Красноярск, 1980. С. 93-94.

Мозолевская Е.Г. Изучение популяционных особенностей короедов: Методические указания к УИРС и НИРС по курсам "Лесная энтомология" и "Техника лесозащиты". - М.:МЛТИ, 1981.- 40 с.

Мозолевская Е.Г. Влияние сосновых насаждений на динамику численности короедов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Доклады на 34 ежегодном чтении 3 апр. 1981 г. - Л.: Наука, 1982. С. 3-24.

Мозолевская Е.Г. Анализ популяций сосновых лубоедов // Лесная энтомология: Тр. ВЭО. - Л.: Наука, 1983. Т. 65. С. 19-40.

Мозолевская Е.Г. Экология популяций сосновых лубоедов и стратегия управления их численностью: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - М., 1983. - 34 с.

Мозолевская Е.Г. Популяционный анализ короедов и его использование в лесозащите // Материалы 9 съезда ВЭО: Тез. докл. - Киев, 1984. Ч. 2. С. 51.

Мозолевская Е.Г. Плотность поселения короедов и ее информативное значение // Зоол. журн. - 1985. - Т. 64.- Вып 9. - С. 1334-1341.

Мозолевская Е.Г. Цели и методы долговременных наблюдений за состоянием лесных насаждений // Лесоведение. - 1986. - № 4. - С. 10-14.

Мозолевская Е.Г. Универсальный метод прогноза состояния насаждений с нарушенной устойчивостью // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез. докл. Всес. научно-практич. конф.- М.:ВНИИЛМ, 1987. С. 119-120.

Мозолевская Е.Г. Система лесопатологического мониторинга в лесах России // Лесн. хоз-во. - 1995. - № 5. - С. 2-4.

Мозолевская Е.Г., Галасьева Т.В. Стволовые вредители на гарях. // Защита растений. - 1975.-№ 3. - С. 48-49.

Мозолевская Е.Г., Галасьева Т.В. Динамика численности большого соснового лубоеда на гарях Московской области // Доклады МОИП: Зоология и ботаника, I полугодие 1976. - М., 1978. С. 51-54.

Мозолевская Е.Г., Галасьева Т.В., Лебедева Г. С. Особенности расселения стволовых вредителей в окружающих гари насаждениях // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. трудов. - Л.:ЛТА, 1981. Вып.6. С. 75-77.

Мозолевская Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса.- М.: Лес. пром-сть, 1984.- 152 с.

Мозолевская Е.Г., Лебедева Г.С., Галасьева Т.В. Оценка и динамика численности насекомых-ксилофагов на вырубках // Лесоведение. - 1979. - № 2.- С. 91-98.

Мозолевская Е.Г., Печенежская М.Н., Шарапа Т.В. Показатели развития большого соснового лубоеда в лесах Мурманской области // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: Тр. ин-та / Московск. лесотехнический ин-т. 1980. Вып.123. С. 136-137.

Мозолевская Е.Г., Соколова Э.С., Галасьева Т.В. и др. Организация лесопатологического мониторинга в заповедниках: Методич. рекомендации. - Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. - 29 с.

Моисеев В.С. Таксация молодняков. - Л.: ЛТА, 1971. - 342 с.

Моисеев Н.Д. Очерки развития теории устойчивости. М.-Л.: Физматгиз, 1949. - 324 с.

Моисеев Н.Н. Слово о научно-технической революции.- 2-е изд., доп. - М.: Молодая гвардия, 1985. - 238 с.

Моисеев Н.Н. Алгоритмы развития. - М.: Наука, 1987. - 304 с.

Моисеев Н.Н. Экология человечества глазами математика: Человек, природа и будущее цивилизации. - М.: Молодая гвардия, 1988. - 251 с.

Моисеев Н.Н. Человек и ноосфера. - М.: Молодая гвардия, 1990. - 351 с.

Моисеев Н.Н. Человек во Вселенной и на Земле // Вопросы философии.- 1990.- № 6.

Моисеев Н.Н. Экологический фон современной политики // Общественные науки и современность. - 1993. - № 4.

Моисеев Н.Н. Как далеко до завтрашнего дня ...:Свободные размышления, 1917-1993. - М.: Аспект Пресс, 1994. - 302 с.

Моисеев Н.Н. Современный рационализм. - М., 1995. - 376 с.

Моисеев Н.Н. Современный антропогенез и цивилизационные разломы (эколого-политологический анализ) // Вопросы философии. - 1995. - № 1. - С. 3-30.

Моисеенко Д.П., Кожевников А.М. Прирост сосновых насаждений, поврежденных пилильщиками // Лес. хоз-во. - 1976. - № 2. - С. 79-82.

Молчанов А.А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. - М.: АН СССР, 1952. - 487 с.

Молчанов А.А. Влияние лесных пожаров на древостой // Тр. ин-та леса. - М.: АН СССР, 1954. Т. 16. С. 314-335.

Молчанов А.А. Колебания ширины годичного кольца в лесотундре Мурманской области // Дендроклиматологии и радиоуглерод: Матер. Второго Всесоюз. совещ. - Каунас, 1972. С. 94-97.

Молчанов А.А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. - М.: Наука, 1976. - 168 с.

Монин А.С. История Земли. - Л.: Наука, 1977. - 228 с.

Монин А.С., Шишков Ю.А. История климата.- Л.: Гидрометеиздат, 1979 - 407 с.

Мониторинг лесов Литвы. - Каунас-Гирионис: ЛитНИИЛХ, 1991. - 63 с.

Мордкович В.Г. Проблема биоразнообразия и ее экологическое значение// Сибирский экологический журнал. - 1994. - Т. 1. - № 6. - С. 497-501.

Морозов В.А., Шиманский П.С., Штукин С.С. Рост сосны: влияние изреживания и многолетнего люпина // Лес. хоз-во. - 1987. - № 9. - С. 36-38.

Морозов В.А., Шиманский П.С., Штукин С.С. Влияние изреживания, средств химии и биологической мелиорации на рост сосны // Лесоводство, лесоведение, лесные пользования: Экспресс-информ. ЦБНТИлесхоз. - 1988. - Вып. 5. - С. 2-11.

Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Вып. 1. Введение в биологию леса.- СПб., 1912. 83 с.

- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. Изд. 7-е. - М.- Л.: Гослесбумиздат, 1949. - 455 с.
- Мулкиджанян Я.И. К перезимовке интродуцированных растений Нечерноземья в зиму 1978/79 года // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: Тр. ин-та / Московск. лесотехнический ин-т 1980. Вып. 123. С. 141-143.
- Мурахтанов Е.С., Кишенков Ф.В., Неруш М.Н. Прогнозирование роста и производительности древостоев // Научно-исследовательские работы за 1981 - 1985 гг. - М.: Лес. пром-сть, 1986. С. 25-30.
- Мурзов А.И. Состояние высокоствольных дубрав Среднего Поволжья и пути их улучшения // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. тр. - М.: ВНИИЛМ, 1984. С. 3-15.
- Мусин М.З. Определение отпада деревьев до и после пожара и методы повышения пожароустойчивости древостоев в борах Казахского мелкосопочника // Горение и пожары в лесу. - Красноярск, 1973. С. 278-300.
- Мусин М.З. Лесные пожары в борах Казахского мелкосопочника и их профилактика: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - Красноярск, 1974. - 24 с.
- Мухамедшин К.Д., Мальщук В.И. Динамика типов сосновых лесов Унженской низменности // Динамическая типология леса. - М.: Агропромиздат, 1989. С. 85-99.
- Мушников А.А. Особенности морфологии ходов основных видов ксилофагов сосны и ели // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1989. С. 56-60.
- Мэргаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение: Пер. с англ. - М.: Мир, 1992. - 184 с.
- Набатов Н.М., Лепехин А.В., Миронов О.В. Влияние разреживания на процесс естественного отпада в сосняках // Лес. хоз-во. - 1980. - № 2. - С. 14-16.
- Назаретян А.П. Перспективы интеллекта в контексте универсальной эволюции // SETI: прошлое, настоящее и будущее цивилизаций: Тез. научно-методич. конф. - М., 1999. С. 53-55.
- Наставление по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей лесов / Сост.: А.Д.Маслов, Ф.С. Кутеев, М.В.Прибылова.- М.:Гослесхоз СССР, 1975. - 88 с.
- Науменко И.М. Усыхание дуба в лесах Воронежской области - его размер, характер и причины // Науч. зап. Воронеж. лесохоз. ин-та. - Воронеж, 1950. Т. 11. С. 39-59.
- Наумов Н.П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция // Журн. общ. биол. - 1945. - Т. 6. - № 1. - С. 37-51.
- Наумов Н.П. Развитие представлений о популяциях в экологии животных // Очерки по истории экологии.- М., 1970. С. 106-146.
- Нестеров В.Г. Вопросы современного лесоводства. - М.:Сельхозгиз, 1961. - 384 с.
- Нестеров В.Г., Кузнецов Е.В. Оценка состояния жизнеспособности некоторых (древесных:) растений Ясной Поляны по биологическому потенциалу// Доклады ТСХА. - 1979. - Вып.162. С. 341-346.
- Нехайчук О.Г., Брянцева З.Е. Влияние густоты посадки и возраста культур на анатомическое строение древесины лиственницы сибирской // Лесоведение.- 1984. - № 3. С. 66-68.

- Никитский Н.Б. Насекомые - хищники короедов и их экология.-М.:Наука, 1980.-237 с.
- Николаев И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. - М.: Наука, 1979. С. 76-93.
- Николаев И.И. К теории экологического прогнозирования лимнических экосистем // Водные ресурсы. – 1980. - № 5. – С. 100-109.
- Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. - Новосибирск: Наука, 1979. - 280 с.
- Никольский Д.Л. «Вымочки» // Лес. хоз-во. - 1951. - № 5. - С. 96.
- Нильсон А., Кивисте А. Отражение изменения окружающей среды в моделях хода роста леса, составленных разными методами // Мониторинг лесных экосистем. – Каунас, 1986. С. 336-337.
- Новосельцев В.Д., Бугаев В.А. Дубравы. - М.: Агропромиздат, 1985. - 214 с.
- Нуортева М. Вредители лесов: Пер. с финск. - М.: Лес. пром-сть, 1985.- 104 с.
- Обзор агрометеорологических условий за 1977/78 сельскохозяйственный год по Марийской АССР. - Горький, 1978. - 24 с.
- Обзор агрометеорологических условий за 1978/79 сельскохозяйственный год по Марийской АССР. - Горький, 1979. - 29 с.
- Обзор агрометеорологических условий за 1979/80 сельскохозяйственный год по Марийской АССР. - Горький, 1980. - 28 с.
- Обзор агрометеорологических условий за 1983/84 сельскохозяйственный год по Марийской АССР. - Горький, 1984. - 25 с.
- Обыденный П.Т., Боева Т.Г., Тихомиров А.В. Изучение состояния сосны обыкновенной в задымленном районе // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства: Тр. ин-та / Моск. лесотехнич. ин-т. 1980. Вып.123. С. 96-97.
- Овчинников Н.Ф. Принципы сохранения. - М.: Наука, 1966. - 331 с.
- Огибин Б.Н. Влияние плотности поселения на плодовитость короеда-типографа // Экология. - 1973. - №5. - С. 66-72.
- Огибин Б.Н. О регуляции плотности популяции (*Ips typographus* L.) на преимагинальных стадиях развития // Зоол. журн. - 1974. - Т.53. - Вып.1. - С. 40-49.
- Огибин Б.Н. Регуляция численности короеда-типографа (*Ips typographus* L.): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - М., 1974. - 24 с.
- Огибин Б.Н. Насекомые-ксилофаги лесов Европейского Севера и борьба с ними. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1989. - 27 с.
- Одум Ю. Основы экологии: Пер. с англ. - М.: Мир, 1975. - 740 с.
- Озолс Г.Э. Размножение стволовых вредителей сосны и ели в поврежденных ураганом лесах Латвийской ССР // Защита леса. - Рига: Зинатне, 1973. С. 5-23.
- Оленин С.М. Вековая цикличность в динамике прироста сосняка заболоченного за 400 лет // Экология. - 1974. - № 2. - С. 90-92.
- Оленин С.М. Радиальный прирост сосны в сфагновых сосняках в связи с вековыми солнечными циклами // Лесоведение. - 1976. - № 2. - С. 35-41.
- Орлов М.М. К вопросу о методе таксации насаждений лесов выборочного хозяйства // Тр. по лес. опыт. делу в России. - Пг., 1916. Вып. 60. С. 45-68.

Осипов И.Н. Динамика текущего отпада и численности короедов в сосняках Приокско-Террасного заповедника // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.:ЛТА, 1989а. С. 52-56.

Осипов И.Н. Процесс текущего отпада стволов в чистых сосновых насаждениях Приокско-Террасного заповедника // Популяционные исследования растений в заповедниках. - М.:Наука, 1989б. С. 50-61.

Осипов И.Н. Особенности текущего отпада в заповедном перестойном сосняке // Лесоведение. - 1991. - № 3. - С. 20-26.

Осипов И.Н. Популяционная характеристика насекомых-ксилобионтов сосны и ее применение для целей мониторинга лесных экосистем (на примере Приокско-Террасного заповедника): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М.: МГУЛ, 1993. - 22 с.

Остроумов Е.М., Остроумова О.Ф. К вопросу о лесоводственном значении второго яруса // Тр. ин-та/Брянский лесхоз. ин-т. - Брянск, 1956. Т. 7. С. 192-196.

Отнес Р., Эноксон Л. Прикладной анализ временных рядов: Пер. с англ. - М.:Мир, 1982. - 428 с.

Оя Т. Модели развития древостоя: Препринт. - Таллин: Ин-т ботаники АН ЭССР, 1985. - 60 с.

Оя Т. Простая адаптационная модель роста растения. I. Описание модели // Известия АН СССР. Сер. биол. - 1985. - Т. 34. - С. 289-294.

Павлова Т.Н. Биоэтика в высшей школе.- Киев, 1998. – 128 с.

Пайнтер Р. Устойчивость растений к насекомым: Пер. с англ. - М.: Сельхозиздат, 1953. - 354 с.

Панфилов А.В. Майские хрущи и сопутствующие вредители корней в условиях радиоактивного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.09 - энтомология. - М.: МГУЛ, 1998. - 24 с.

Паньшин И.В. О теоретической концепции самоудушения короедов // Вест. сельхоз. науки. - 1962. - № 3. - С. 133-134.

Паньшин И.В. Значение естественных регуляторов численности малого соснового лубоеда // Вест. сельхоз. науки. - 1963. - № 6. - С. 108-111.

Паньшин И.В. Естественное регулирование численности малого соснового лубоеда и обоснование методов борьбы с вредителями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Воронеж. 1964. - 17 с.

Пенев Л.Д., Василев А.И., Головач С.И., Квиладзе Э.Ш. Зависимость показателей разнообразия дождевых червей (*Oligochaeta, Limbricidae*) дубрав Русской равнины от факторов среды // Зоол. журн. - 1994. - Т. 73. - Вып. 7-8. - С. 14-21.

Переведенцев Ю.П. Глобальные изменения окружающей среды и климата: Учебное пособие. - Казань: КГУ, 1998. - 63 с.

Песенко Ю.А. Концепция видового разнообразия и индексы, его измеряющие // Журн. общ. биол. - 1978. - Т. 39. - № 3. - С.380-393.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. - М.: Наука, 1982. - 287 с.

Песенко Ю.А., Боголюбов А.Г. Оценка выравненности видов по обилию и сравнительный анализ основных индексов разнообразия // Журн. общ. биол. - 1979. - Т. 40. - № 1. - С. 104-117.

Пестель Э. За пределами роста. - М.: Прогресс, 1988. - 272 с.

Петренко Е.С. Насекомые - вредители лесов Якутии. - М.: Наука, 1965. - 165 с.

Петров В.М., Яблонский А.И. Математика и социальные процессы (гиперболические распределения и их применение). - М.: Знание, 1980. - 64 с.

Петров Е.Г. Эколого-биологические аспекты адаптации и повышения устойчивости лесных экосистем в условиях антропогенного воздействия // Проблемы устойчивости биологических систем: Сб. науч. ст./Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова. - М.:Наука, 1992. С. 78-85.

Петрушенко Л.А. Принцип обратной связи. - М.: Мысль, 1967. - 276 с.

Печчеи А. Человеческие качества. - М.: Прогресс, 1985. -

Пианка Э. Эволюционная экология: Пер. с англ. - М.: Мир, 1981. - 399 с.

Писаренко А.И. Проблемы лесовосстановления в связи с возможностью глобального изменения климата // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. научно-техн. конф. - М.: МГУЛ, 1994. Т. 1. С. 4-7.

Писаренко А.И., Редько Г.И., Мерзленко М.Д. Искусственные леса. В 2-х частях. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1992. Ч. 2. - 240 с.

Плавильщиков Н.Н. Фауна СССР. Жесткокрылые. Жуки-дровосеки. - М.-Л.: АН СССР, 1958. Т. 23. Вып. 1. Ч. 3. - 592 с.

Платонов Г.В. Диалектика взаимодействия общества и природы. - М.: МГУ, 1989.

Полетаев И.А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // Проблемы кибернетики. - М., 1966. Вып. 16. С. 171-190.

Полетаев И.А. О моделях роста высшего растения с лимитирующими факторами // Журн. общ. биол. - 1979. - Т. 40. - № 11. - С. 58-67.

Положенцев П.А. Биоценологические наблюдения над энтомофауной ветровального леса в Башкирском заповеднике // Тр. Башкир. госзаповедника. 1947. Вып.1. С. 111-119.

Положенцев П.А. Об условиях заселения деревьев вторичными вредителями // Науч. зап. Воронежского ЛТИ. - Воронеж, 1950. Т. 11. С. 155-168.

Положенцев П.А. Методы искусственных ранений для определения жизнеспособности сосны // Лес. хоз-во. - 1951. - № 7. - С. 26-29.

Положенцев П.А. Энтомоинвазия ветровальной сосны // Науч. зап. Воронежского лесохозяйств. ин-та, 1953. Т.ХП. С.126-194.

Положенцев П.А., Золотов Л.А. Динамика электрического сопротивления тканей луба сосны как индикатор изменения их физиологического состояния // Физиология растений. - 1970. - Т.17. - Вып.4. - С. 830-835.

Полубояринов О.И. Оценка качества древесины в насаждении. - Л.: ЛТА, 1981. - 76 с.

Полушкин Ю.В. Изменчивость радиального прироста древостоев как источник информации для прогнозирования динамики экосистем // Проблема прогностических исследований природных явлений. - Новосибирск: Наука, 1979. С. 154-167.

Поляков А.Н. Отпад в сосново-еловых насаждениях Московской области // Повышение продуктивности лесов и изучение ведения лесного хозяйства: Тр. ин-та /Московск. лесотехн. ин-т. 1977. Вып. 99. С. 50-54.

Поляков И.Я. Основные предпосылки теории защиты растений от вредителей // Энтотомол. обоз.. - 1968а. - Т.47. - Вып.2. - С. 165-179.

Поляков И.Я. Развитие и современное состояние теории динамики популяций животных // Методы прогноза размножений вредителей и болезней сельскохозяйственных растений и сигнализации сроков проведения обработок: Матер. научно-методич. совещ. - Л.: ВИЗР, 1968б. С. 5-23.

Поляков И.Я. Динамика численности животных и управление ею // Современные проблемы экологии: Докл. V эколог. конф. - М.: МГУ, 1973. С. 121-145.

Поляков И.Я. Логика этапов разработки проблемы прогнозов в защите растений // Тр. ин-та/ Всесоюз. ин-т защиты растений. 1976. Вып.506. С. 5-23.

Помазнюк В.А. Полосно-постепенные рубки в лесах первой группы на базе современной технологии // Лесопользование в лесах различных категорий защитности: Тез. докл. Всесоюз. научно-техн. совещ. М.: ЦП ВЛНТО, 1991. С. 156-159.

Попков М.Ю. Оценка плотности сосновых древостоев разного режима выращивания // Лес. хоз-во. - 1987. - № 1. - С. 38-41.

Попков М.Ю. Радиальный прирост сосновых культур при разном режиме выращивания // Лесоведение. - 1988. - № 1. - С. 43-50.

Попов В.К., Трещевский И.В., Веткина А.И. Рекомендации по проведению линейно-выборочных рубок ухода в чистых сосновых и сосново-березовых культурах. - Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1978. - 12 с.

Попов Л.В. Динамика южнотаежных лесов Средней Сибири // Сибирский географический сборник. - М.: Наука, 1967. С. 151-196.

Попова Э.П. Влияние низовых пожаров на свойства лесных почв Приангарья // Охрана лесных ресурсов Сибири. - Красноярск, 1975. С. 166-178.

Попова Э.П. Изменение биологической активности лесных почв в результате воздействия огня различной интенсивности // Биологическая диагностика почв. - М.: Наука, 1976. С. 216-217.

Попова Э.П. О продолжительности пирогенного воздействия на свойства лесных почв // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 110-117.

Портер У. Современные основания общей теории систем: Пер. с англ.- М.: Наука, 1971.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная: изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. - М.: Наука, 1964. - 191 с.

Преображенская Е.С., Попов С.Ю. Растительность гарей Ветлужско-Унжеского междуречья // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья.-М., 1989. С. 64-86.

Проблема лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. Всес. науч. конф. - Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР, 1991.

Прозоров С.С. Гари в сосновых лесах как очаги заражения // Тр.ин-та/ Сибирский НИИ сельск. хоз-ва и лесоводства.- Омск, 1929. Т.12. Вып. 1-3. С.35-86.

Проказин Е.П. Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной // Опыт и достижения по селекции лесных пород. - М.: ВНИИЛМ, 1959. Вып. 38.

Пузаченко Ю.Г. К общей теории организации фитоценозов // Количественные методы анализа растительности: Матер. III Всесоюз. совещ. - Рига, 1971. Кн. 2. С.223-229.

Пузаченко Ю. Г. Пространственно-временная иерархия геосистем с позиции теории колебаний // Моделирование геосистем: Вопросы географии. Сб. 127. - М.: Мысль, 1986. С. 96-111.

Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование // Проблемы устойчивости биологических систем: Сб. науч. ст./Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова. - М.:Наука, 1992. С. 5-32.

Пузаченко Ю.Г. Методы измерения биологического разнообразия лесных экосистем// Совещание «Леса Русской равнины»: Тез. докл. - М.: ИНИОН РАН, 1993. С. 163-167.

Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю. Семантические аспекты биоразнообразия // Журн. общ. биол. - 1996. - Т. 57. - № 1. - С. 5-43.

Пшеничникова Л.С. Продуктивность сосновых молодняков разной густоты// Факторы продуктивности леса. - Новосибирск: Наука, 1989. С. 4-32.

Пьявченко Н.И. Условия заболачивания еловых лесов и гарей в Великолукской и Вологодской областях // Тр. ин-та леса АН СССР. - М., 1955. Т. 26. С. 17-61.

Пьявченко Н.И., Кошеев А.Л. Причины вымочек леса в Западной Сибири // Тр. ин-та леса АН СССР. - М., 1955. Т. 26. С. 124-134.

Работнов Т.А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 4. С. 67-76.

Работнов Т.А. Фитоценология. - 2-е изд. - М.: МГУ, 1983. - 296 с.

Радиоуглерод: Матер. Всесоюз. совещ. по дендрохронологии.-Вильнюс, 1971.

Разин Г.С. Динамика сомкнутости одноярусных древостоев // Лесоведение. - 1979. - № 1. - С. 20-25.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. - М.: Наука, 1981. - 232 с.

Разумовский С.М. Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов // Моделирование биогеоценотических процессов. - М.: Наука, 1981. С. 47-62.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. -Л.: Наука, 1971. - 334 с.

Распопов П.М. Динамика очагов массового размножения шелкопряда-монашенки и других вредителей в лесах северо-западной части Челябинской области // Труды Ильменского госзаповедника.-Свердловск, 1961. Вып.8. С. 171-182.

Рафес А.М. Длина ходов и численность потомства короедов в зависимости от плотности поселения на примере малого лубоеда Холодковского // Сообщение лаборатории лесоведения АН СССР.- М., 1962. Вып. 6. С. 167-190.

Рафес П.М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. - М.: Наука, 1968 - 233 с.

Рахов В.А., Рахова З.В. Определение численности стволовых вредителей в древостое с применением ЭВМ - «Ряд»: Учебное пособие. - Горький: Изд-во Горьковского госуниверситета, 1981. - 130 с.

Рачинский В.В., Давидова Е.Г. Уравнение роста биомассы при выращивании дрожжей в статических условиях // Изв. ТСХА. - 1967. - Вып. 6. - С. 229-233.

Рачко П.И. Имитационная модель динамики роста дерева как элемента лесного биогеоценоза // Вопросы кибернетики. - 1979. - № 52. - С. 73-111.

Редько Г.И., Огиевский Д.В., Наквасина Е.Н., Романов Е.М. Биоэкологические основы выращивания сеянцев сосны и ели в питомниках. - М.: Лес. пром-сть, 1983. - 64 с.

Резанов И.А. Великие катастрофы в истории Земли. - М.: Наука, 1980. - 175 с.

Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. - М.: Мысль, 1990. - 637 с.

Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). - М.: Россия Молодая, 1994. - 367 с.

Реймерс Н.Ф., Малышев Л.И. Нарушенность лесов Средней Сибири // Сезонная и вековая динамика природы Сибири. - Иркутск, 1963. С. 74-105.

Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. - М.: Наука, 1982. - 144 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии: Пер. с англ. - М.: Мир, 1979. - 424 с.

Рихтер А.А. Фауна СССР. Жесткокрылые. Златки. - М.-Л.: АН СССР, 1949. Т. 13. Вып. 2. Ч. 2. - 256 с.

Рихтер А.А. Фауна СССР. Жесткокрылые. Златки. - М.-Л.: АН СССР, 1952. Т. 13. Вып. 4. Ч. 4. - 234 с.

Родин Л.Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Бот. журн. - 1981. - Т. 66. - № 12. - С. 1673-1684.

Рожков А.А. Хвоя сосны - индикатор загрязнения атмосферы // Лесохозяйственная информация ЦБНТИлесхоз. - 1976. - Вып.17. - С. 15.

Рожков А.А., Козак В.Т. Устойчивость лесов. - М.: Агропромиздат, 1989. - 239 с.

Рожков А.С. Дерево и насекомое. - Новосибирск: Наука, 1981. - 194 с.

Рожков А.С., Габиб-заде Л.А. Осмотическое давление клеточного сока луба как показатель возможности заселения деревьев ксилофагами // Хвойные деревья и насекомые - дендрофаги. - Иркутск, 1978. С. 121-123.

Рожков А.С., Холопова Р.В., Массель Г.И., Швец М.М., Анисимова О.А. Патология и резистентность сосны и лиственницы во временно затопляемых пойменных лесах юга Восточной Сибири // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. - Иркутск, 1975. С. 95-140.

Розанов М.И. Классификация кривых роста сосны обыкновенной // Радиоуглерод: Матер. Всес. совещ. - Вильнюс, 1971. С. 99-101.

Розанов М.И. Кривые роста деревьев как источник информации о некоторых гелиофизических и геофизических процессах // Солнце, электричество, жизнь. М.: МГУ, 1972. С. 44-48.

Розен Р. Принцип оптимальности в биологии: Пер. с англ. - М.: Мир, 1969. - 215 с.

Розенберг Г.С. Вероятностный подход к изучению временной структуры растительного покрова // Журн. общ. биол. - 1980. - Т. 41. - № 3. - С. 372-385.

Розенберг Г.С., Феклистов П.А. Прогнозирование годичного прироста древесных растений методами самоорганизации // Экология. - 1982. - № 4. - С. 43-51.

Романов В.Е. Текущий прирост насаждений, пройденных низовыми пожарами // Современные вопросы охраны лесов от пожаров и борьбы с ними. - М.: Лес. пром-сть, 1965. С. 195-207.

Романов В.Е. Влияние низовых пожаров на отпад насаждений // Лес. хоз-во. - 1968. - № 5. С. 22-23.

Романовский Ю.Э. Конкуренция, продуктивность и видовое разнообразие сообществ // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. - СПб., 1992. С. 139-152.

Романюк Б.Д., Бурневский Ю.И. Использование ландшафтного подхода при устойчивом управлении бореальными лесами // Устойчивое развитие бореальных лесов: Тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 98-101.

Рост растений. Первичные механизмы: Сб. ст. под общей ред. В.И. Кефели. - М.: Наука, 1978. - 288 с.

Рубинштейн Е.С., Полозова Л.Г. Современное изменение климата. - Л.: Гидрометеоиздат, 1966. - 268 с.

Рубцов В.И., Ильин А.М. К вопросу о влиянии осадков и температуры воздуха на прирост сосны // Научные занятия ВЛТИ. - Воронеж, 1956. Т. 15. С. 57-62.

Рубцов В.И., Рубцов В.В. Биологическая продуктивность 20-летних культур сосны при разной густоте посадки // Лесоведение. - 1975. - № 1. - С. 28-36.

Рубцов И.А. Исторические факторы в динамике численности организмов // Журн. общ. биол. - 1947. - Т. 8. - № 3. - С. 205-228.

Рубцов И.А. Об условиях массового размножения насекомых (влияние паразитов и хищников на колебания численности хозяев) // Зоол. журн.- 1953.- Т. 32.- Вып. 3.- С. 321-327.

Руднев Д.Ф. К биологии короедов // Тр. по лес. опыт. делу Украины. - Киев, 1926. Вып. 5. С. 32-69.

Руднев Д.Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое размножение вредителей леса // Зоол. журн. - 1962. - Т.41. - Вып.3. - С.313-329.

Русаленко А.И. Структура и продуктивность лесов при подтоплении и затоплении. - Мн.: Наука и техника, 1983. - 175 с.

Русов Ю.Н., Демаков Ю.П. Выживаемость короедов сосны на гарях 1972 года в фазах затухания и депрессии очагов // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними: Тез. докл. Всесоюз. совещ.- М.: ВНИИЛМ, 1981. С. 157-158.

Русяцкас Ю.Ю. Динамика радиального прироста сосны в связи с дифференциацией деревьев // Закономерности роста и производительности древостоев. - Каунас, 1985. С. 91-92

Рутковский И.В. Регистрация жизнеспособности древесных растений электрофизиологическими методами: Автореф. дис. ... канд. биол.наук.- М., 1967. - 23 с.

Рутковский И.В., Маслов А.Д. Биофизическая оценка состояния сосны в очаге стволовых вредителей // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними: Тез. докл. Всесоюз. научно-техн. совещ. - М.: ВНИИЛМ, 1981. С. 158-160.

Саблина Т.Б. Непредвиденные последствия акклиматизации млекопитающих // Экологическое прогнозирование. - М.: Наука, 1979. С. 62-75.

Савелов А.А. Плоские кривые: Систематика, свойства, применения. - М.: Физматгиз, 1960. - 154 с.

Савина А.В., Журавлева М.В. Физиологическое обоснование рубок ухода. - М.: Лесная промышленность, 1978. - 104 с.

Савченко А.Г. Радиальный прирост и содержание поздней древесины у деревьев сосны крымской в послепожарный период // ИВУЗ: Лес. журн. - 1979. - № 5. - С. 5-8.

Савченко А.Г. Повреждаемость стволов сосны крымской при пожарах // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования: Тр. ин-та/Московск. лесотехнич. ин-т 1981. Вып. 137. С. 17-19.

Сазонов Б.И. Двойная природа ритмов в земных процессах // Дендроклиматохронология и радиоуглерод: Матер. Второго Всесоюз. совещ. - Каунас, 1972. С. 82-88.

Саликов Н.Я., Ашметков В.М. Полнота как норматив режима формирования древостоев // Лес. хоз-во. - 1985. - № 10. - С. 52-54.

Санитарные правила в лесах Российской Федерации. - М.: Федеральная служба лесного хозяйства России, 1998. - 18 с.

Санников С.Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. - Красноярск, 1973. С. 236-277.

Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. - 1981. - № 6. - С. 23-33.

Санников С.Н., Смольникова Л.Г. К методике оценки огневого повреждения деревьев сосны обыкновенной // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. Сб. тр. Тюменской ЛОС. - М.: ВНИИЛМ, 1983. Вып. 1. С. 234-253. - Деп. в ЦБНТИлесхоз 25.08.1983 г., № 243лх - Д83.

Сапанов М.К. Влияние погодных условий на радиальный прирост дуба в полупустыне северного Прикаспия // Лесоведение. - 1984. - № 2. - С. 59-64.

Сапожников А.П. Роль огня в формировании лесных почв // Экология. - 1976. - № 1. - С. 42-46.

Сапожников А.П. Биогеоценотические и лесоводственные аспекты пирогенеза лесных почв // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 96-104.

Сафронова Г.П., Сеннов С.Н. Математическое моделирование некоторых процессов роста древостоев // Вест. ЛГУ. - 1980. - № 15. - С. 118-119.

Свалов Н.Н. Моделирование производительности древостоев и теория лесопользования. - М.: Лес. пром-сть, 1979. - 216 с.

Свидерский В.И. О диалектике элементов и структуры в объективном мире и в познании. - М.: Соцэкгиз, 1962. - 275 с.

Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. - М.: Наука, 1987. - 368 с.

Свирижев Ю.М., Елизаров Е.Я. Математическое моделирование биологических систем // Проблемы космической биологии. - М.: Наука, 1972. Т. 20. С. 3-160.

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. - М.: Наука, 1978. - 352 с.

Севастьянов В.Д. Некоторые теоретические аспекты биофизики чистых древостоев // Лесоведение и лесное хозяйство: Респуб. межвуз. сб. - Мн.: Вышэйшая школа, 1980. Вып.15. С. 57-61.

Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. - 1990. - Т. 51. - № 5. - С. 579-589.

Севко О.А. Моделирование оптимальной производительности сосновых древостоев по классам бонитета // Тр. Белорус. госуд. технолог. ун-та. Сер. 1. «Лесное хозяйство». - Мн., 1994. Вып. 2. С. 88-91.

Селиховкин А.В. Стволовые вредители в загазованных сосняках // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1988. С. 64-67.

Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов.- Л.: Гидрометеиздат, 1982. - 280 с.

Сен-Марк Ф. Социализация природы. - М.: Прогресс, 1977. - 435 с.

Сеннов С.Н. Метод определения величины естественного отпада стволовой древесины // Лесоведение. 1971. № 1. С. 82-84.

Сеннов С.Н. Уход за лесом (экологические основы). - М.: Лес. пром-сть, 1984. 128 с.

Сеннов С.Н. Динамика отпада в хвойных и лиственно-хвойных древостоях // Лесоведение. - 1995. - № 5. - С. 67 - 72.

Серавин Л.Н. Теория информации с точки зрения биолога.- Л.: ЛГУ, 1973.- 160 с.

Сергеева Е.П. Влияние рекреационной нагрузки на формирование древесины // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования: Тр. ин-та / Московск. лесотехнический ин-т. 1981. Вып.137. С.29-31.

Сергейчик С.А. Древесные растения и оптимизация промышленной среды. - Мн.: Наука и техника, 1984. - 168 с.

Сергиевский С.О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Тр. ин-та / Зоол. ин-т АН СССР. - М., 1982. Т. 160. С. 41-58.

Серебренников М.Г., Первозванский А.А. Выявление скрытых периодичностей. - М.: Наука, 1965. - 244 с.

Симонов Ю.Г. Пространственно-временной анализ в физической географии // Вест. МГУ. Сер. 5: География. - 1977. - № 4.

Синадский Ю.В. Сосна, ее вредители и болезни. - М.: Наука, 1983. - 344 с.

Синицин С.Г., Сухих В.И. Решение лесохозяйственных задач с помощью авиакосмических средств // Лес. хоз-во. - 1977. - № 4. - С. 61-64.

Синнот Э. Морфогенез растений. - М.: Сельхозгиз, 1963. - 603 с.

- Синская Е.Н. Динамика вида. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1948. - 526 с.
- Скрябин М.П. Лес и солнечная активность // Астрономический сборник. - Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1960. Вып. 3-4. С. 158-164.
- Слуцкий Е.Е. Сложение случайных величин как источник циклических процессов // Вопросы конъюнктуры. - 1927. - Т. 3. - Вып. 1. - С. 34-64.
- Смирнов В.Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения. - Йошкар-Ола: Маркнигоиздат, 1968. - 531 с.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чумаченко С.И., Чернов Н.И., Костяев С.А. Эмпирические подходы и теоретическая модель динамики популяций в лесных сообществах // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны: Тр. ин-та / Моск. лесотехнич. ин-т. 1989. Вып. 222. С. 4-22.
- Смирнова О.В., Чумаченко С.И. Основные понятия популяционной организации лесных ценозов, используемые в моделировании // Вопросы экологии и моделирования лесных экосистем / Тр. ин-та/Моск. гос. ун-т леса. 1993. Вып. 248. С. 110-135.
- Смитт Дж.М. Модели в экологии: Пер. с англ.-М.- Мир, 1976. - 184 с.
- Смоляк Л.П., Болтунов А.А., Романов В.С. Влияние рельефа на изменчивость радиального прироста сосны // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 114-122.
- Соков М.К., Рожков А.С. Динамика сокращения прироста у хвойных деревьев под влиянием промышленных выбросов алюминиевых заводов // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья.- Иркутск, 1975. С. 9-60.
- Соколов Н.Н. Характер естественного изреживания сосновых древостоев // ИВУЗ: Лес. журн. - 1971. - № 1. - С. 15-17.
- Соммерс У.Т. Устойчивое развитие бореальных лесов: роль глобальных изменений, нарушений и оценка риска // Устойчивое развитие бореальных лесов: Тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 128-132.
- Стадницкий Г.В. Концепция экологического премониторинга и лесозащита // Пути ускорения научно-технического прогресса в лесном хозяйстве: Тез. докл. науч.-практ. совещ. Прибалтийских республик и Белоруссии. Сек. 1: Интегрированная защита леса от вредителей и болезней. - Каунас-Гирионис: ЛитНИИЛХ, 1986. С. 118-120.
- Стадницкий Г.В. Введение в общую теорию лесозащиты // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1988. С. 87-91.
- Стадницкий Г.В., Бортник А.М. О дискретности популяций // Вопросы защиты леса: Тр.ин-та/ Московск. лесотехнический ин-т. 1974. Вып.65. С. 19-34.
- Стадницкий Г.В., Бортник А.М. Экологические проблемы защиты таежных лесов // Изв. ВУЗ: Лес. журн. - 1979.- № 3.- С. 5-13.
- Стадницкий Г.В., Бортник А.М. Динамика популяций ксилофагов и их роль в лесу // Новейшие достижения лесной энтомологии: Матер. 8 съезда ВЭО.- Вильнюс, 1981. С. 164-168.
- Стадницкий Г.В., Страхов В.В. Ксилофаги как индикатор состояния лесных насаждений // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и

болезней: Тез. докл. Всесоюзн. научно-практич. конф. - М.: ВНИИЛМ, 1987. С. 183-184.

Старк В.Н. Вредные лесные насекомые. М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. - 455 с.

Старк В.Н. Фауна СССР. Жескоккрылые. Короеды (Iridae). - М.-Л.: АН СССР, 1952. Т. 31. - 462 с.

Старобогатов Я.И. Пути формирования биоразнообразия на таксономическом уровне // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. - СПб., 1992. С. 94 -100.

Староверов Ю.В., Попов П.П. Повреждение культур сосны снеголомом // Лес. хоз-во. - 1983. - № 11. - С. 33-35.

Старостин В.А., Кузнецов А.Н. Результаты опытов с разреживанием культур сосны и обрезкой ветвей в них // Лесхоз. информ.: Научно-техн. информ. сб. ВНИИЦлесресурс. - 1989. - № 6. - С. 22-24.

Степин В.В., Бирюков В.И. Устойчивость лесных биогеоценозов и пути ее повышения: Обзорн. информ. - М.: ВНИИЦлесресурс, 1993. - 44 с.

Столяров Д.П., Бурневский Ю.И., Романюк Б.Д. и др. Общие принципы стратегии лесопользования и лесовыращивания на ландшафтно-типологической основе: Методические рекомендации. – СПб.: СПбНИИЛХ, 1994. – 133 с.

Стороженко В.Г. Критерии устойчивости лесных сообществ // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. второй Всесоюз. научно-техн. конф. - М.: МЛТИ, 1991 а. Ч. 1. С. 20-21.

Стороженко В.Г. Особенности строения микоценозов в связи с устойчивостью лесных сообществ // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. 1 Всесоюзн. конф. - Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР, 1991 б. С. 55-57.

Стравинскене В.П. Изменение радиального прироста деревьев в зоне действия промышленного загрязнения // Лес. хоз-во.- 1987. - № 5. - С. 34-36.

Стратонович Р.Л. Теория информации. – М.: Сов. радио, 1975. – 423 с.

Страхов В.В. Новые элементы лесной политики России // Устойчивое развитие бореальных лесов: Тр. VII ежегод. конф. МАИБЛ. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1997. С. 148-155.

Строганова В.К. Рогохвосты Сибири. - Новосибирск: Наука, 1968. - 147 с.

Сукачев В.Н. Проблемы фитоценологии: Избр. тр. - Л.: Наука, 1975. Т. 3. - 544 с.

Сухих В.И. Дистанционные методы зондирования в лесном хозяйстве и охране природы // Лес. хоз-во. - 1979. - № 3. - С. 41-45.

Сухих В.И. Современное состояние и перспективы развития дистанционных средств и методов в лесном хозяйстве зарубежных стран // Лесоведение и лесоводство: Обзорная информ. ЦБНТИлесхоз. - 1984. - Вып.1. - 44 с.

Сухов И.В. Закономерности роста и продуктивности опытных культур сосны разной густоты в Воронежской области // Сосновые леса России в системе многоцелевого лесопользования: Тез. докл. Всерос. конф. - Воронеж: ВЛТИ, 1993. Кн. 2. С. 40-41.

Суховольский В.Г. Биофизические методы оценки местообитаний большого соснового долгоносика // Экологическая оценка местообитаний лесных животных.- Новосибирск: Наука, 1987а. С. 116-122.

Суховольский В.Г. Биофизические методы в лесоэнтомологическом мониторинге особо охраняемых лесных территорий // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов.: Тез. докл. Всесоюз. научно-технич. конф. Секция I. Защита и охрана живой природы.- М.: МЛТИ, 1987б. С.55.

Суховольский В.Г. Биоразнообразие: модель свободной конкуренции // Биологическое разнообразие лесных экосистем. - М., 1995. С. 72-73.

Суховольский В.Г., Недорезова Б.Н., Борисов А.Н., Прозоров С.П., Яснов Н.Д. Аппаратура и методы автоматизированной оценки состояния древесных растений // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюз. научно-практич. конф. - М.: ВНИИЛМ, 1987. С. 190-191.

Сухорукова Е.Е. Сравнительная характеристика естественного и патологического отпадов в сосняках лесной опытной дачи ТСХА // Биоэкологическая оптимизация лесных биогеоценозов: Сб. науч. тр. ТСХА. 1988. С. 13-19.

Тальман П.Н. Самоизреживание, стадийность и фазы развития древостоя. - М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. - 172 с.

Тальман П.Н., Катаев О.А. Методы лесоэнтомологического обследования.- - Л.: ЛТА, 1964.- 120 с.

Тальман П.Н., Носырев В.Н. Метод массового детального обследования древостоев, зараженных вторичными вредителями // Научно-методические записки: Главное управление по заповедникам СМ РСФСР.- М., 1948. Вып.ХI. С. 25-52.

Танский В.И. Оценка роли кормового режима в динамике численности насекомых с точки зрения общей теории систем // Журн. общ. биол. - 1975. - Т. 36. - № 1. - С. 66-74.

Таранков В.И. Влияние климатических и антропогенных факторов на состояние и продуктивность сосновых насаждений зеленой зоны г. Воронежа // Сосновые леса России в системе многоцелевого лесопользования: Тез. Всерос. научно-практ. конф. - Воронеж, 1993. Кн. 1. С. 94-96.

Тарануха М.Д. Развитие непарного шелкопряда в зависимости от питания и степени освещенности // Тр.ин-та / Ин-т энтомологии и фитопатологии. 1952. Вып.3. С. 102-112.

Тарасов А.И. Об изменчивости годичного прироста ели по толщине в связи со степенью угнетения деревьев и колебаниями погодных условий // Лесоведение. - 1968. - № 2. - С. 24-32.

Тарасов А.И. Особенности динамики годичного прироста древесины ели в связи с различными условиями произрастания // Дендроклиматохронология и радиоуглерод: Матер. Второго Всесоюз. совещ. - Каунас, 1972. С. 127-128.

Тарашкевич А.И. Процесс отпада стволов // Лес. хоз-во и лесозэксплуатация. - 1935. - № 11. - С. 38-41. - № 12. - С. 42-47.

Терсков И.А., Ваганов Е.А., Свицерская И.В. К методике реконструкции погодных условий по динамике роста и структуре годичных колец древесных растений //

Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. – Новосибирск: Наука, 1981. С. 13-26.

Терсков И.А., Терскова М.И. О закономерностях процесса изреживания светолитмированных древостоев // Математический анализ компонентов лесных биогеоценозов. - Новосибирск: Наука, 1979. С. 25-44.

Терсков И.А., Терскова М.И. Рост одновозрастных древостоев. - Новосибирск: Наука, 1980. - 208 с.

Терскова М.И. О применении параболического закона для описания параметров, характеризующих рост зародышей птиц // Количественные аспекты роста организмов. - М.: Наука, 1975. С. 70-80.

Теслюк Н.К. Оценка метода определения прироста и отпада леса проф. П.В. Воропанова // ИВУЗ: Лес. журн. - 1989. - № 2. - С. 23-27.

Тимофеев В.П. Опыт выращивания лиственницы при разной густоте посадки // Изв. ТСХА. - 1959. - Вып. 2. - С. 123-140.

Тимофеев В.П. Экспериментальное изучение естественного изреживания и продуктивности древостоев в зависимости от густоты посадки и ярусности лесных насаждений // Матер. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. - Красноярск: СО АН СССР, 1963. С. 101-130.

Тимофеев В.П. Особенности роста сосново-липовых культур // Лесн. хоз-во. - 1976. - № 4. - С. 45-49.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1977. - 302 с.

Титов Ю.В. Эффект группы у растений. - Л.: Наука, 1978. - 152 с.

Титова Е.В. К динамике численности короедов (*Coleoptera, Ipsidae*) хвойных пород на вырубках Карелии // Энтотомол. обозр. - 1966. - Т. 45. - Вып. 1. - С. 51-56.

Тишков А.А. Ценофонд: пути формирования и роль сукцессий // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. - СПб., 1992. С. 21-34.

Тишлянова А.А. Устойчивость травяных экосистем // Проблемы устойчивости биологических систем. - М.: Наука, 1992. С. 69-77.

Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. - М.: Гослестехиздат, 1939. - 746 с.

Тойнби А. Цивилизация перед судом истории. - М.: Прогресс, 1995.

Третьяков Н.В. Методика учета среднего и текущего прироста древостоя // Вопросы лесной таксации. - М.-Л.: Гослестехиздат, 1937. С. 3-18.

Трофимов В.Н. Разработка метода учета и изучение движения численности ольхового рогахвоста // Вопросы защиты леса: Тр. ин-та/ Моск. лесотехнич. ин-т. 1978. Вып. 105. С. 29-43.

Трофимов В.Н. Усовершенствованная методика учета // Защита растений. - 1979. - № 3. - С. 37-38.

Трофимов В.Н. Стволовые насекомые как биоиндикаторы состояния лесной среды // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. Всесоюзн. научно-техн. конф. Сек. 1. Защита леса и охрана живой природы. - М.: МЛТИ, 1987. С. 36.

Трофимов В.Н. Использование стволовых вредителей для лесознтомологического мониторинга состояния леса // Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов: Тр. ин-та/Моск. лесотехнич. ин-т 1990. Вып. 223. С. 142-146.

Трофимов В.Н. Группы ксилофагов по размещению их поселений на стволе, обоснование способов учета и анализа // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. Всерос. научно-техн. конф. - М.: МГУЛ, 1994. Т. 3. С. 35-36.

Трофимов В.Н., Благовидов А.К., Липаткин В.А. Количество и распределение узлов учета при подсчете ксилофагов на модельном дереве // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1982. Вып. 7. С. 96-102.

Трофимов В.Н., Липаткин В.А. Изменчивость поселений стволовых насекомых // Лесоведение. - 1986. - № 1. - С. 51-57.

Трофимов В.Н., Липаткин В.А. Размножение малого соснового лубоеда в древостоях, объединенных сосновой совкой // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1988. С. 71-77.

Тюрин А.В. Исследование хода роста нормальных сосновых насаждений в Архангельской губернии // Тр. по лесному опытному делу в России.- СПб., 1913. Вып. 45. 135 с.

Тюрин А.В., Науменко И.М., Воропанов П.В. Лесная вспомогательная книжка. - М.: Гослестехиздат, 1946. - 408 с.

Уатт К.Е. Экология и управление природными ресурсами: Пер. с англ. - М.: Мир, 1971.- 463 с.

Уголев А.М. Трофология - новая междисциплинарная наука // Вест. АН СССР. - 1980. - № 1. - С. 50-61.

Уильямсон М. Анализ биологических популяций: Пер. с англ.- М.: Мир, 1975.- 271 с.

Уорд Б., Дюбо Р. Земля только одна. - М.: Прогресс, 1975. - 320 с.

Урсул А.Д. Информация. - М.: Наука, 1971. - 296 с.

Урсул А.Д. Проблема информации в современной науке. - М.: Наука, 1975.- 230 с.

Успенский Е.И., Иванов А.В., Майоров Г.С. Огонь как фактор возобновления в сосняках // Восстановление, выращивание и комплексное использование сосновых лесов России (на базе боров Среднего Поволжья): тез. докл. Всерос. научно-техн. конф. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1995. С. 20-21.

Усцкий И.М., Пастернак Г.М., Ладных Л.Ф. Содержание защитных веществ у деревьев сосны, пораженных в разной степени // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюз. научно-практич. конф. - М.: ВНИИЛМ, 1987. С. 97-198.

Уткин А.И. Влияние огня на природу и формирование лиственничников Центральной Якутии // Лес. хоз-во. - 1965. - № 1. - С. 55-61.

Ушаков Б.А. Причины вымокания сосновых насаждений Припятского Полесья // Лес. хоз-во. - 1978. - № 6. - С. 23-26.

Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Дж. О. Ким, Ч.У. Мьюллер, У.Р. Клекка и др. - М.: Финансы и статистика, 1989. - 215 с.

Фаторов А.С. Биологическая память и самоорганизация живых систем // Самоорганизация в природе и обществе: Тез. докл. и сообщ. - Л.: Наука, 1988. С. 129-131.

Федоренчик А.С. Экологические аспекты проблемы использования биомассы дерева // Тр. Белорусс. гос. технолог. ун-та. Сер. 1: Лесное хоз-во. - Мн., 1994. Вып. 2. С. 102-107.

Федоров В.Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1974. - № 3. - С. 402-415.

Федоров В.Д., Левич А.П. Анализ данных. Экспликация понятия «норма» и целостные свойства систем // Человек и биосфера. - М.: МГУ, 1978. Вып. 2. С. 3-16.

Федоров В.Д., Левич А.П. Откуда берутся индексы разнообразия? // Человек и биосфера. - М.: МГУ, 1980. Вып. 4. С. 164-184.

Федоров В.Д., Сахаров В.Б., Левич А.П. Количественные подходы к проблеме оценки нормы и патологии экосистем // Человек и биосфера. - М.: МГУ, 1982. Вып. 6. С. 3-42..

Федоров Е.К. Экологический кризис и социальный прогресс. - Л.: Гидрометеиздат, 1977.

Феклистов П.А., Барзут В.М. Цикличность радиального прироста сосны и ели на Европейском Севере // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1985. С. 24-28.

Феклистов П.А., Евдокимов В.Н. К вопросу о влиянии метеорологических факторов на годичный прирост древесины в северной тайге // Экология и защита леса (патология леса и охрана природы): Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1983. С. 11-15.

Физико-географическое районирование СССР: Характеристика региональных единиц / под ред. Н.А. Гвоздецкого. - М.: МГУ, 1968. - 576 с.

Фильрозе Е.М. К методике исследования динамики роста деревьев и насаждений // Лесоведение. - 1967. - № 2. - С. 74-79.

Фильрозе Е.М., Шмелькова Т.М. Динамика роста деревьев и некоторые приемы ее математического описания // Экология. - 1971 - № 2. - С. 15-26.

Фирсова В.П. Лесные почвы Свердловской области и их изменения под влиянием лесохозяйственных мероприятий // Тр. ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР. - Свердловск, 1969. Вып. 63. С. 87-94.

Флоров Д.Н. Короеды хвойных лесов Восточной Сибири. - Иркутск, 1949. - 138 с.

Фомина Н.В. Синергетика и современные экономические процессы // Современное гуманитарное знание и социальная практика в поисках новой парадигмы: опыт междисциплинарного диалога. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999. С. 203-210.

Фрей Т. Рост как информационный процесс // Проблемы современной экологии. - Тарту, 1978. С. 58-59.

Фрейдлин М.И., Светлосанов В.А. О влиянии малых возмущений на устойчивость состояния экологических систем // Журн. общ. биол. - 1976. - Т. 37. - № 5. - С. 715-721.

Фуряев В.В. Охрана сосновых молодняков от пожаров в Сибири // Лес. хоз-во. - 1971. - № 2. - С. 66-69.

Фуряев В.В. Вопросы исследования последствий пожаров и применения огня в лесном хозяйстве // Горение и пожары в лесу. - Красноярск, 1973. С. 181-196.

Фуряев В.В. Профилактические палы при формировании пожароустойчивых сосняков // Вопросы лесной пирологии. - Красноярск, 1974. С. 241-261.

Фуряев В.В. Лесные пожары как экологический фактор формирования тайги // Проблемы лесоведения Сибири. - М.: Наука, 1977. С. 136-147.

Фуряев В.В., Киреев Д.М. Изучение послепожарной динамики лесов на ландшафтной основе. - Новосибирск: Наука, 1979. - 160 с.

Хаммонд Х. Экосистемный подход к целостному лесопользованию // Россия Азиатская. - 1996. - № 1. - С. 6-15.

Хаммонд Х. Сплошные рубки: экологические и экономические недостатки // Россия Азиатская. - 1996. - № 1. - С. 24-34.

Ханин М.А., Дорфман Н.Л. Математическая модель роста, основанная на эволюционном экстремальном принципе // ДАН СССР. - 1973. - Т. 212. - Вып. 3. - С. 743-747.

Ханисламов М.Г. Физиологические особенности деревьев дуба, поражающихся вторичными вредителями // Исследования очагов вредителей леса в Башкирии. - Уфа, 1958. С. 69-82.

Ханисламов М.Г., Латышев Н.К., Яфаева З.Ш. Условия развития массовых размножений шелкопряда-монашенки в Башкирии // Исследования очагов вредителей леса в Башкирии. - Уфа, 1962. С. 5-31.

Харитонов Н.З. Энтомофаги короедов хвойных пород. - М.: Лес. пром-сть, 1972. - 178 с.

Хемминг Р.В. Цифровые фильтры. - М.: Советское радио, 1980. - 224 с.

Хильми Г.Ф. Биогеофизическая теория и прогноз самоизреживания леса. - М.: Изд-во АН СССР, 1955. - 86 с.

Хильми Г.Ф. Теоретическая биогеофизика леса. - М.: Изд-во АН СССР, 1957. - 206 с.

Хлудова Л.В. Исторический процесс в свете энергетического мировоззрения «живой этики» Рерихов // Общество и история. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1998. С. 15-21.

Храмцов Н.Н., Падий Н.Н. Стволовые вредители леса и борьба с ними. - М.: Лес. пром-сть, 1965. - 159 с.

Цветков В.Ф. Методические рекомендации по оценке существующего и прогнозируемого состояния лесных насаждений в зоне влияния промышленных предприятий Мурманской области. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1990. - 19 с.

Цветков П.А., Прокушкин С.Г., Сорокин Н.Д., Каверзина Л.Н., Сорокина О.А., Цветкова Г.М. Биологические свойства почв на гаях и ход роста послепожарного возобновления в северотаежных лиственничниках Средней Сибири // Лесоведение. 1998. - № 6. - С. 24-32.

Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. - Л.: Наука, 1979.

Чемерис М.В. Структура энтомокомплексов ксилофагов заповедника "Кивач" // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - СПб.: Гидрометеиздат, 1992. Т. 14. С. 119-124.

- Черепанов А.И. Лиственничный дровосек и борьба с ним. - Новосибирск, 1952. - 104 с.
- Черкашин А.К. Модель динамики таежного биогеоценоза // Оптимальное управление природно-экономическими системами. - М.: Наука, 1980. С. 132-141.
- Чернов Ю.И. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши // Зоол. журн. - 1971. - Т. 50. - Вып. 7. - С. 1079-1092.
- Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. - 1991. - Т. 111. - № 4. - С. 499-507.
- Чернова Н.М., Былова А.М. Экология: Учебное пособие. - М.: Просвещение, 1981. - 255 с.
- Черных В.Л. Автоматизированные системы в лесном хозяйстве: Учебное пособие. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1995. - 134 с.
- Черных В.Л., Грачев В.М. Модель хода роста и возраст рубки осиновых древостоев в условиях свежей сурамени Республики Марий Эл // Лесное хозяйство Поволжья: Межвуз. сб. науч. работ. - Саратов: СХА, 1996. Вып. 2. С. 57-63
- Чернышев В.Б., Афонина В.М. Суточный ритм геофизических процессов и чувство времени // Журн. общ. биол. - 1976. - Т. 37. - № 5. - С. 722-729.
- Четвериков А.Н. Об одной математической модели изреживания древостоя // Математические вопросы моделирования сложных объектов. - Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР. 1979. С. 27-37.
- Четвериков А.Н. Моделирование лесных биогеоценозов // Математическое моделирование биогеоценологических процессов. - М.: Наука, 1985. С. 37 - 51.
- Четвериков А.Н. Моделирование изреживания древостоев. 1. Плотность разновозрастных однопорodных древостоев как функция возраста, ее связь с индивидуальными размерами деревьев: Препринт. - Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1988. - 26 с.
- Четвериков А.Н. Моделирование изреживания древостоев. 2. Описание изреживания в моделях лесных ценозов: Препринт. - Петрозаводск: Кар. филиал АН СССР, 1988. - 24 с.
- Четвериков С.С. Волны жизни (из лепидепторологических наблюдений 1903 г.) // Дневник зоол. отд. Императорского о-ва любителей естествознания и энтографии. - М., 1905. - Т. 3. - Вып. 6. - С. 106-110.
- Чибисов Г.А., Минин Н.С. Рубки ухода в сосновых культурах на Европейском Севере // Лес. хоз-во. - 1988. - № 6. - С. 14-17.
- Чистяков А.Р., Денисов А.К. Типы леса Марийской АССР (и сопредельных районов). - Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1959. - 74 с.
- Чмыр А.Ф., Шлапак В.П., Бектобеков Г.В. Защита природной среды. - Киев, Либідь, 1994. - 240 с.
- Чудников П.И. Влияние пожаров на возобновление лесов Урала. - М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. - 160 с.
- Чуенков В.С. Исследования оптимальной структуры насаждений с помощью ЭВМ // Докл. советских специалистов - участников международ. симп. стран - членов

СЭВ по использованию ЭВМ и математических методов в лесном хозяйстве. - Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. С. 68-79.

Чуенков В.С. Совершенствование методов лесоустройства в соответствии с современными требованиями экологии и экономики // Проблемы и перспективы развития лесоустройства: Тез. докл. Всеросс. совещ. - Новосибирск, 1999. С. 37-43.

Чурий И.Р. Роль дендрофильных насекомых и других факторов неблагоприятного воздействия при формировании сосновых молодняков в условиях Воронежской области. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - Воронеж, 1994. - 19 с.

Шалаев В.П. Синергетический конфликт человека на рубеже второго тысячелетия // Современное гуманитарное знание и социальная практика в поисках новой парадигмы: опыт междисциплинарного диалога. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999 а. С. 108-122.

Шалаев В.П. Системо-синергетика глобальных проблем современности // Современное гуманитарное знание и социальная практика в поисках новой парадигмы: опыт междисциплинарного диалога. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1999 б. С. 129-148.

Шалибашвили Г.К. Фенология большого соснового лубоеда в условиях Причерноморья // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. - Л.: ЛТА, 1987. С. 64-67.

Шапиро А.П. Математические модели конкуренции // Математические методы в биологии. - Владивосток, 1974. С. 5-75.

Шафранов Н. Рубки свободного стояния (прорубки) и влияние их на прирост леса // Лес. журн. - 1884. - Вып. 1. - С. 26-31.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980. - 278 с.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. - Свердловск, 1968. Вып. 58. - 388 с.

Шевырев И.Я. Деятельность короедов в Духовщинском лесничестве Смоленской губернии в 1882-1883 гг. по данным 1887 г. // Лес. журн. - 1888. - Т. 18. № 5. - С. 741-755.

Шевырев И.Я. Опустошительное размножение короедов в Средней России с 1882 по 1894 гг. и попытки борьбы с ними // Сельское хоз-во и лесоводство. - 1896. - Т. 183. - № 10. - С. 523-545.

Шелухо В.П. Состояние заподсоченных сосняков и роль в них ксилофагов // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов: Матер. научно-практ. конф. - Йошкар-Ола: Марийск. кн. изд-во, 1989. С. 149-150.

Шешуков М.А. О высоте нагара на стволах при лесных пожарах // Лес. хоз-во. - 1976. - № 7. - С. 41-43.

Шешуков М.А. Влияние пожаров на развитие таежных биогеоценозов // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 81-96.

Шешуков М.А., Соловьев В.И., Найкруг И.Б. Влияние некоторых факторов на повреждаемость деревьев пожарами // Горение и пожары в лесу: Матер. I Всесоюз. научно-техн. совещ. Ч. III. Лесные пожары и их последствия. - Красноярск, 1979. С. 117-123.

Шиманский В.Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценологические кризисы. - М.:Наука, 1987. С. 5-45.

Шинкаренко И.Б., Дзедзюля А.А. Оптимизация режимов густоты при целевом выращивании сосновых культур // Лесоведение и лесоводство: Обзорн. информ. ЦБНТИлесхоз. - 1983. - № 3. - С. 1-40.

Шишкин А.С., Иванова Г.А. Влияние пожаров на продуктивность лесных охотничьих угодий на севере Сибири // Лесоведение. – 1998. - № 6. – С. 33-41.

Шишкина В.И., Пурынычева Г.М. История русской философии (XI – нач. XX вв.). Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. – 264 с.

Шиятов С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы // Проблемы ботаники на Урале. - Свердловск: УФАН СССР, 1973. С. 53-81.

Шиятов С.Г. Климатогенные смены лесной растительности на верхнем и полярном пределах ее произрастания: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Свердловск, 1981. - 57 с.

Шиятов С.Г., Горячев В.М. Дендрохронологический мониторинг южнотаежных лесов Среднего Урала // Проблемы заповедного дела: Матер. науч. конф. - Екатеринбург, 1996. С. 24-26.

Шкловский И.С. Вселенная, Жизнь, Разум. – М.:Наука, 1976. – 368 с.

Шмальгаузен И.И. О закономерностях роста у животных // Природа. - 1928. - № 9. - С. 815-838.

Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. - М.-Л.: Гос. изд-во биол. и медиц. лит., 1935. С. 8-60.

Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка // Рост животных. - М.-Л.: Гос. изд-во биол. и медиц. лит., 1935. С. 74-84.

Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. - М.-Л.: АН СССР, 1939. - 321 с.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). - М.-Л.: АН СССР, 1946. - 451 с.

Шмальгаузен И.И. Количество фенотипической информации в строении популяций и скорость естественного отбора // Применение математических методов в биологии. - Л.: ЛГУ, 1960.

Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка. Изб. тр. в 2-х томах. - Киев: Наукова думка, 1984. Т. 1 - 176 с. Т.2 - 168 с.

Шнитников А.В. Ритмы в природных явлениях, их причины и значение // Чтения памяти академика Л.С. Берга: Тез. докл. - Л., 1966. С. 5-11.

Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. - Л.: Наука, 1969. - 244 с.

Шнитников А.В. Из голоценовой истории озер Евразии // Вопросы географии. - М.: Мысль, 1970. Вып. 79 (Ритмы и цикличность в природе). С. 51-67.

Шолохов А.Г. Математическая модель Г.Ф. Хильми динамики густоты разновозрастных насаждений // Лес. хоз-во. - 1997. - № 3. - С. 38-39.

Шолохов А.Г. От закономерностей к закону роста леса. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2000. – 183 с.

Штейнбок А.Г., Киселев В.В. Динамика полноты изреженных древостоев и целесообразность их реконструкции // Лесоведение и лесное хозяйство: Республ. межвуз. сб. - Мн.: Вышэйшая школа, 1980. Вып. 15. С. 66-70.

Щербаков А.Н. Насекомые-ксилофаги Карелии как объект лесопатологического мониторинга // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах европейской части СССР: Тез. докл. 1 Всесоюз. конф. - Петрозаводск: Карельский НЦ АН СССР, 1991. С. 63-64.

Щербаков А.П., Лазарева А.А. О периодичности роста и накопления сухого вещества у двухлетних сеянцев древесных пород // Бюлл. МОИП. Отд. биол. - 1952. - Т. 57. - Вып. 1. - С. 78-83.

Щуров В.А. Цивилизованный кризис современной России // Современное гуманитарное знание и социальная практика в поисках новой парадигмы: опыт междисциплинарного диалога. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1999. С. 5-8.

Эйтинген Г.Р. Влияние густоты древостоя на рост насаждения // Лес. журн. - 1918. - Вып. 6-8. - С. 241-276.

Эйтинген Г.Р. Избранные труды. - М.: Сельхозиздат, 1962. - 500 с.

Экологические системы. Адаптивная оценка и управление / Под ред. К.С. Холинга. - М.: Мир, 1981. - 398 с.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. - М.: ИЛ, 1960. - 230 с.

Эшби У.Р. Введение в кибернетику. - М.: ИЛ, 1959. - 430 с.

Юдицкий Я.А. Моделирование закономерностей роста древостоев как основа обновления лесотаксационной информации: Автореф. ... канд. с.-х. наук. - Киев, 1982. - 20 с.

Юкнис Р.А. Некоторые закономерности роста деревьев // Моделирование и контроль производительности древостоев. - Каунас, 1982. С. 118-120.

Юкнис Р.А. Унификация лесоэкологических исследований и наблюдений в биосферных заповедниках // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. 7. С. 138-151.

Юкнис Р.А., Шипените Д.А., Жиливичус А.И. Выявление антропогенно обусловленных изменений продуктивности лесных насаждений на основе анализа временных рядов годичного прироста деревьев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т.8. С.145-157.

Юодвалькис А.И., Ионикас Ю.В. Влияние режима выращивания насаждений на их устойчивость // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. Всесоюз. научно-техн. конф.- М.:МЛТИ, 1987. Сек. 2. С. 49-50.

Юодвалькис А.И., Ионикас Ю.В. Лесоводственно-биологические основы выращивания высокопродуктивных сосновых насаждений // Лес. хоз-во. - 1988. - № 12. - С. 19-21.

Юодвалькис А.И., Озолинчюс Р.В. Лесоводственно-биологические аспекты оптимизации первоначальной густоты сосновых насаждений // Лес. хоз-во. - 1987. - № 9. - С. 20-22.

Яблоков А.В. Некоторые аспекты проблемы случайности в биологической эволюции // Вопросы философии. - 1976. - № 9. - С. 72-79.

Яблоков А.В., Остроумов С.А. Охрана живой природы: проблемы и перспективы. - М.: Лес. пром-сть, 1983. - 269 с.

Яблоков А.В., Юсупов А.Г. Эволюционное учение. - М.: Высшая школа, 1981. - 344 с.

Яворский Б.М., Детлаф А.А. Справочник по физике. - М.: Наука, 1968. - 940 с.

Якайтис Б., Валента В., Гавялис Б. Факторы, определяющие численность популяции короёда-типографа в различных фазах онтогенеза // Тр. ин-та/ Литовский НИИЛХ. - Каунас, 1982. Т. 22. С. 66-72.

Яковлев Г.В. Природные особенности еловых лесов подзоны южной тайги и их возобновление: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - М.: ВНИИЛМ, 1976. - 24 с.

Яковлева Л.В. Эколого-генетический анализ линейного прироста хвойных при отборе на быстроту роста // Лесоведение. - 1981. - № 3. - С. 85-90.

Яковлева Л.В. Принципы и методы метамерной оценки генотипических параметров изменчивости годичных приростов хвойных в селекции на быстроту роста // Генетика. - 1992. - Т. 28. - № 10. - С. 162-168.

Янко Р.В., Янко В.М. К вопросу математического описания роста растений // С.-х. биология. - 1979. - Т. 14. - № 5. - С. 644-649.

Яновский В.М. Воздействие энтомофагов на динамику численности короёдов // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Докл. на 34 ежегодном чтении 3 апр. 1981 г. - Л.: Наука, 1982. С. 25-53.

Яновский В.М. Лесные насекомые как элемент экологического мониторинга // Успехи энтомологии в СССР: Матер. 10 съезда ВЭО. - Л.: Наука, 1990. С. 146-148.

Яновский В.М. Насекомые и проблема экологического мониторинга лесных экосистем // Лесн. хоз-во. - 1990. - № 11. - С. 29-32.

Яновский В.М., Киселев В.В. Роль биотических факторов в регуляции численности большого листовенничного короёда // Известия СО АН СССР: Серия биол. наук. - 1975. - № 1. - С. 48-53.

Яновский В.М., Киселев В.В. Ведущие факторы динамики численности большого листовенничного короёда // Тр. 14 Тихоокеанского науч. конгресса. Комитет К. - М., 1979. С. 103-104.

Ярошевич В.Г. Опредедение боковой поверхности древесных стволов и суммы боковых поверхностей стволов в лесонасаждениях // ИВУЗ: Лес. журн. - 1966. - № 6. - С. 41-43.

Яхонтов В.В. Экология насекомых. - М.: Высшая школа, 1964.- 459 с.

Яценко-Хмелевский А.А., Лайранд Н.И. Дендроиндикация как метод глобальной оценки влияния антропогенного воздействия на окружающую среду // Дендроклиматические исследования в СССР. - Архангельск, 1978. С. 46.

Яцентковский А.В. Кастрация сосновых лубоедов червями *Nematodes* и влияние их на жизнедеятельность короёдов *Ipidae* // Записки Белорусс. ин-та сельск. и лесного хоз-ва. - Минск, 1924. Вып.3. С. 1-19•

Яцентковский А.В. Питание, возраст и продолжительность жизни сосновых лубоедов(сем. *Ipidae*) // Зап. Белорусс, ин-та сельск. и лесного хоз-ва. - Минск, 1925. Вып. 8-9. С. 272-296.

Яцентковский А.В. Обследование короёдников // Обследование лесов, зараженных вредителями. - Л.: Кубуч, 1931. С.49-102.

Яцентковский А.В. Главнейшие вредные насекомые в лесах СССР. - М.-Л.: Сельколхозгиз, 1931. - 117 с.

Яцентковский А.В. Энтомологическое обследование подсоченных насаждений в Сиверском леспромхозе // Вопросы защиты леса: Сб. науч. тр. ЦНИИЛХ. Вып. 2. - Л.: Гослестехиздат, 1934. С. 84-105.

Anscombe F.J. The statistical analysis of insect counts basid on the negative binomial distribution // Biometrics. - 1949. - N 5. - P. 63-85.

Armstrong R.A., McGehee R. Coexistence of two competitors on one resource // J. Theor. Biol. 1976. V. 56. N 2. P. 499-502.

Assman U. Aufforderung zur Anstellung von Beobachtung über die periodischen Fracheinungen in der Insekten-welt. Verhandlungen Zool. // Bot.Vorein.- 1855.- N 5.- S. 98-104.

Atkins M.D. Behaviornal variation among scolitus in relation to their habitat // Canad. Entomol. - 1966. - V. 98. - N 3. - P. 285-287.

Backman G. Wachstumsverlauf und Waschtumfunktionen // Scand. arch. physiol. - 1932. - V. 64. - N 1-3. - P. 127-170.

Baird A.M. Regeneration after fire in King's Park, Perth, Western Australia // J. Roy. Soc. West. Austral. - 1977. - V. 60. - N 1. - P. 1-22.

Beaver R.A. The development and expression of population tables for the bark beetle *Scolytus scolytus* (F.) // Ann.Ecol. - 1966. - V. 35. - N 1. - P. 27-41•

Beaver R.A. Intraspecific competition among Bork beetle larvae (*Coleoptera: Scolytidae*) // J. Anim.Ecol. - 1974. - V.43. - N 2. - P. 455-467.

Berryman A.A. Estimation of oviposition by the firegraver *Scolytus ventralis* (*Coleoptera: Scolytidae*) // Annals of the Entomological Society of America. - 1968. - V. 61. - N 1. - P. 227-228.

Berryman A.A. Development of sampling techniques and life tables for fir engraver *Scolytus ventralis*. (*Col.: Scolytidae*) // Canad Entonol. - 1968. - V.100. N 11. - P.1138-1147.

Berryman A. A. Dynamics of bark beetle populations: towards a general productivity model // Environ.Entomol. - 1974. - V. 3. - N 4. - P.579-585.

Berryman A.A. Theoretical expanation of mountain pine beetle dynamics in bodgepole pine forests // Environ.Entomol. - 1976a. - V.5. - N 6. - P. 1225-1233.

Berryman A.A. Theoretical framework for modeling bark beetle populations // XVI IV FRO World Congress. - 1976b. P. 457-458.

Berryman A.A., Pienaar L.V. Simulation of intraspeclfic competition and survival of *Scolytus ventralis* Broods. (*Coleoptera: Scolytidae*) // Environ.Entomol. - 1973. - V.2. - N 3. P. 447-459.

Bertalanffy L. von. Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Washstums. 1. Allgemeine Grundlagen der Theorie; Mathematische und physiologische Gesetzlichkeiten des Wachstums bei Wassertieren // Wilhelm Roux' Arch. - 1934. - Bd. 131. - № 4. - S. 613-653.

Bertalanffy L. von. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws II.) // Human Biol. - 1938. - V. - 10. - N 2. - P. 181-213.

Bertalanffy L. von. Quantitative laws in metabolism and growth // Quart. Rev. Biol. - 1957. - V. 32. - N 3. - P. 217-231.

Bertalanffy L. von. Principles and theory of growth // Fundamental aspects of normal and malignant growth. - Amsterdam: Elsevier, 1960. P. 137-259.

- Bliss C.I., Fischer R.A. Fitting the negative binomial distribution to biological data and the efficient fitting of the negative binomial // *Biometrics*. - 1953. - N 9. - P. 176-200.
- Botterweg P.P. Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex size and fat content // *Z. angew. Entomol.* - 1982. - V.94. - N 5. - P.466-472.
- Bremer H. Grundsätzliches über den Massenwechsel von Insecten // *Zeitschrift für angew. Entomol.* - 1928. - Bd. 14. - S. 254-272.
- Brody S. Bioenergetics and growth. - N.-Y.: Reinhold, 1945. - 475 p.
- Buchman R.G., Peterson S.P., Walters N.R. A tree survival model with application to species of the Great Lakes region // *Can. J. Forest Res.* - 1983. - V. 13. - P. 601-608.
- Bumbieris M. The role of Phytophthora cryptogea and water lagging in a decline of Pinus radiata // *Austral. J. Bot.* - 1976. - V. 24. - N 6. - P. 703-709.
- Cambell J.B., Smith K.E. Climatological forests of southern pine beetle infestations // *Southeast. Geogr.* - 1980. - V. 20. - N 1. - P. 16-30.
- Caswell H. Predator - mediated coexistens: a nonequilibrium model // *Amer. Natur.* - 1978. - V. 112. - N 983. - P. 127-154.
- Chararas C. Recherches sur la biologie de *Pityogenes chalcographus* L. // *Schweiz. L. Forstwesen.* - 1960. - Ig.111. - N 1. - P. 24-41; N 2. - P. 82-97.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // *Canad. J. Zool.* - 1960. - V. 38. - P. - 99-113.
- Chitty D. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations // *Proc. Ecol. Soc. Australia.* - 1967. - N 2. - P. 51-78.
- Cole W.E. Sampling Biologically in Forest Insect Populations // *Annals of the Entomological Society of America.* - 1967. - V.60. - N 4. - P. 860-861.
- Connell J.H., Orias E. The ecological regulation of species diversity // *Amer. Nat.* - 1964. - V. 98. - N 903. - P. 399-414.
- Coulson R.N., Maygasi A.M., Foltz I.L. Resource utilization by the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae) // *Canad. Entomol.* - 1976. - V. 106. - N 4. - P. 353-372.
- Czarnowski M.S. Productive capacity of locality as a function soil and climate with particular reference to forest land // *Louisiana State Univ. Press. Biol. Sci. ser.* - 1964. - N 5. - 176 p.
- Davis K.P. Forest fire: control and use. - N.-Y., 1959. - 595 p.
- Dennis B., Patil G.P. Species abundance, diversity, and environmental predictability // *Ecological diversity in theory and practice / Eds Grassie J.F., Patil G.P., Smith W., Taillie Ch. V. 6. Statistical ecology.* 1979. P. 93-114.
- Denyer W.B., Riley C.G. Die bark and mortality of tamarack caused by high water // *Forest Chronicle.* - 1964. - V. 40. - N 3. - P. 334-338.
- Douglass A.E. Climatic cycles and tree-growth: A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. - Washington: Carnegie Inst., 1919, V. 1, 127 p.; 128, V. 2, 166 p.; 1936, V.3, 171 p.
- Drew T.J., Flewelling J.W. Some recent Japanese theories of yield-density relationships and their application to Monterey pine plantations // *Forest Science.* - 1977. - V. 23. - N 4. - P. 517-534.

- Eidmann H. Zur Kenntnis der Periodizität der Insektenepidemien // J. angew. Entomol.-1931.- Bd. 18. -S. 537-567
- Eidmann H. Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Südlabrador ins besondere des Flussgebietes des Matumek River // Zoogeographica.-1934.-Bd. 2.-N 2.-S. 204-245.
- Eidmann H. Die Populationsbewegung der Insekten // Verh. Deutsch Zool. Ges.-1937.- Bd. 10.-N 39.-S. 315-316.
- Eidmann H. Das problem der Indifferenz // Naturwiss. - 1949. Bd. 36. N 9. S. 268-273.
- Eidmann H., Nuorteva M. Der Einfluss der Siedlungsdichte und anderer Faktoren auf die Anzahl der Nackkommen von *Blastophagus piniperda* L. (Coleoptera: Scolytidae) // Ann. Entomol.Fenn. - 1968.- V.34. -N 3.- S. 135-157.
- Emscherman F. Auswirkungen der Trockenjahre 1975 und 1976 auf die Verbreitung forst-pathologener Faktoren in Westfalen-Lippe // Gesunde Pflanz. - 1977. - Bd. 29. - N 10. S. 243-247.
- Escherich K. Forstinsekten Mitteleuropas.-Berlin, 1923, Bd.2.-663 s.
- Fisher R.A. A teoretial distribution for the apparent abundance of different species // J. Anim. Ecol. - 1943. - V. 12.
- Friederichs K. Die Bedeutung der Biocönosen für den Pflanzenschutz gegen Tiere // L. Angew. Entomol.-1927.- N 12.-S. 385-411.
- Fritts H.C., Mosimann J.E., Bottonoff C.P. A revised computer program for standardizing tree-ring series // Tree-Ring Bull. - 1969. - V. 29. - N 1-2. - P. 15-20.
- Grenney W.Y., Bella B.A., Curl H.C. A theoretical approach to interspecific competition in phytoplankton communities // Amer. Natur. - 1978. V.107. N 959. P. 405-425.
- Gries G. Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (*Ips typographus* L.) // L. angew. Entomol.-1985.-V.99.- N 1.-P. 12-20.
- Grover G.R., Hool J.N. A basal area ratio predictor of loblolly pine plantation mortality // Forest Science. - 1979. - V. 25. - N 2. - P. 275-282.
- Hallisey D.M., Wood G.W. Prescribed fire in scrub oak habitat in central Pennsylvania // J. Wildlife Manag. - 1976. - V. 40. - N 3. - P. 507-516.
- Hamilton D.A. Modelling mortality: A component of growth and growth modelling // Proc. of the Workshop Forecasting in Forest Stand Dynamics. Thunder Bay: - Canada, 1980. P. 82-89.
- Hansson L. Sex ration in small mammal populations as affected by the of fluctuations // Acta Theoriol.-1978.-V.23.-N 7.-P.203-212.
- Hellgvist C. Production av större mörghorre i tallstubbar // Sveriges Skogsvårdsförbunds Tidskrift. - 1984.-N 1.- S. 37-47.
- Hickolson A.I. The Balance of animal populations // J. Anim. Ecol. - 1933.- V. 2.. - N 1. - P. 132-178.
- Hickolson A.I. An outline of the dynamics of animal populations // Austral. J. Zool. - 1954. - V. 2. - N 1. - P. 9-65.
- Hicks G. R. Structural of phytal Harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. - 1980. - V. 44. - N 2/3. - P. 157-192.
- Holliday R. Plant population and crop yield // Nature. - 1960. - V. 186. N 4718. - P. 22-24.
- Hsu S.B., Hubbell S.P., Waltman P.A. A contribution to theory of competing predator // Ecol. monographs. - 1978. - V. 48. - N 3. - P. 337-349.

- Hurlbert S.H. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // *Ecology*. - 1971. - V. 52. - N 4. - P. 577-586.
- Itô Y. Factors that affect the fluctuations of animal numbers, with special reference to insect outbreaks // *Bull. Nat. Inst. Agric. sci.*-1961.- V. 100.-N 13.-P. 57-89.
- Kira T. et al. Intraspecific competition among higher plants. 5. Supplementary notes on the C-D effect // *J. Theor. Biol.* - 1957. - V. 56. - P. 1-14.
- Kira T., Ogawa H., Sakazaki N. Intraspecific competition among higher plants. 1. Competition - density yield interrelationships in regularly dispersed populations // *J. Inst. Polytechnics Osaka City Univ. Ser. D.* - 1953. - V. 4. - P. 1-16.
- Kleine R. Die europäischen Borkenkäfer und die bei ihnen lebenden Räuber, Parasiten und Commensalen (Ipidae) // *Entomol. Blatter.* - 1944. - Bd. 40. - N 3/4. - S. 68-83.
- Knight F. B. Partial life tables for Black Hills beetle // *J. Econ. Entomol.* -1959.- V. 52. - N 6. - P.1199-1202.
- Knight F. B. Evaluation of forest insect infestations // *Ann. Rev. Entomol., Palo Alto, Calif, Annual Revs, Ins.* - 1967. - V. 12. - P. 207-220.
- Koch A.L. Coexistence resulting from an alternation of density dependent and density independent growth // *J. Theor. Biol.* - 1974. - V. 44. - N 2. - P. 373-386.
- Koehler W. O dynamice populacji czkodnikow wtornuch // *Las polski.* - 1966. - V. 40. - N 1. - S. 5-7.
- Kohyama T. Simulation of the structural development of warm-temperate rain forest Stands // *Ann. Bot. (London).* - 1989. - V. 63. - P. 625-634.
- Krüger F. Probleme der mathematischen Darstellung des Fischwachstum // *Ber. Deutsch. wiss. Kommiss. Meeresforsch.* - 1970. - Bd. 21. - № 1-4. - S. 224-233.
- Kulmann H.M. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees // *Ann. Rev. Entomol.* - 1971. - V. 16. - P. 289-324.
- Langström B. Within-tree development of *Tomicus minor* Hart. (Col., Scolyidae) in windthrown Scots pine // *Acta Entomol. Fenn.* - 1983. - V. 42. - P. 42-46.
- Lekander B., Bejor-Petersen B., Kangas E., Bakke A. The distribution of bark beetles in the Nordis Countries // *Acta Entomol. Fenn.* - 1977. - V. 32. - P. 1-36.
- Levin S.A. Spatial patterning and the structure of ecological communities // *Some Mathematical questions in Biology. VII. Lectures on mathematics in the life sciences.* 1976. V. 8. P. 1-36.
- Lidgren B.S., Borden J.H. Survey and mass trapping of ambrosia beetles (*Coleoptera: Scolytidae*) in timber processing areas on Vancouver Island // *Canad. J. Forest Rev.* - 1983.- V. 13.-N 3.- P.481-493.
- Lovelius N.V. Dendroindication of natural Processes and anthropogenic influences. - St.-Peterburg: World and Family - 95, 1997. - 320 p.
- Lotka A.I. Undamped oscillations derived from the law mass action // *J. Amer. Chem. Soc.* - 1920. - V. 42. - N 8. - P. 1595-1599.
- Lotka A.I. Elements of physical biology. -Williams and Wilkins, Bultimore.1925. - 460 p.
- Luik A. Damage and biology of *Pissodes piniphilus* in Estonia // 19 Int. Congr. Entomol. Beijing, June 28 - July 4, 1992: Proc.: Abstr. - Beijing, 1992. P. 430.
- Macintosh R.P. Raunkiaer's «Law of frequency» // *Ecology.* - 1962. - V. 43. - P. 533-535.
- Margalef R. Some comments relative to the organization of plankton // *Annu. Rev. Oceanogr. and Mar. Biol.* - 1967. - V. 5. - P.257-289.

- Matthew P. On naval timber and arboricultur. - Edinburg, 1831. - 206 p.
- McArthur F.N. On the relative abundance of bird species // Proceedings of the National Academy of Science. - 1957. - V. 43. - N 3. - P. 293-295.
- Medawar P.B. The growth, energy and ageing of the chicken's heart // Proc. Roy. Soc. B. - 1940. - V. 129. - N 856. - P. 332-355.
- Medawar P.B. Discussion of growth and new growth // Proc. Roy. Soc. Med. - 1942. - V. 35. - N 7. - P. 500.
- Menge B.A., Sutherland J.P. Species diversity gradients: synthesis of the role of predation competition, temporal heterogeneity // Amer. Natur. 1976. V.110. N 973. P. 351-369.
- Mimura M., Kawasaki K. Spatial segregation in competitive interaction-diffusion // J. Math. Biol. - 1980. - V. 9. - N 1. - P. 49-64.
- Minot Ch. S. The Problem of age, growth and death // Popul. Sci. Monthly. - 1907. - V. 71. P. 481-523.
- Mitchell K.J. Simulation of the growth of even-aged white spruce stands // School of Forestry. Yale Univ. Bulletin. - 1969. - N 75. - 48 p.
- Mitchell K. J. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir // Forest Sci. monogr. - 1975. - V. 17. - 39 p.
- Mitsuhiro M. A theoretical approach to forest growth modelling. 3. Tree-dimensional log-Mitscherlich equation system // J. Japanese forestry Soc. 1983. V. 65. N 11. P. 417-426.
- Miyaniishi K., Hoy A.R., Cavers P.V. A generalized law of self-thinning in plant populations // J. Theor. Biol. - 1979. - V. 78. - P. 439-442.
- Morris R.F. Single-factor analysis in population dynamics // Ecology. - 1959.-V. 40. - P. 580-588.
- Moser J. Dynamics of an even-aged forest stand // Forest Science. 1972. V. 18. P. 184-191.
- Motomura I. Etude statistique des populations ecologiques // Doobutugaku Lassi (Tokyo). - 1932. - V. 44. - P. 379-383.
- Mount A.B. The independence of the eucalypts and forest fires in southern Australia // J. Australia Forestry. - 1964. - V. 28. - N 2. - P. 103-107.
- McMullen L.H., Atkins M.D. Intraspecific competition as factors in the Douglas fir beetle // Forest. Sci. - 1961. - N 3. - P. 197-203.
- Naito K. An analysis of forest stand growth based on the Richards function. 1. W-N trajectory // J. Japanese forestry Soc. - 1983. - V. 65. - N 11. - P. 399-407.
- Nilssen A.C. Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (*Coleoptera: Scolytidae and Curculionidae*) in northern Finland // Ann. Entomol. Fenn. - 1984. - V. 50. - N 2. - P. 37-42.
- Nuorteva M. Versuche über den Einfluss der Bevölkerungsdichte auf die Nachkommenzahl des grossen Waldgärtners *Blastophagus piniperda* L. // Ann. Entomol. Fenn. - 1954. - V. 20. - N 4. - P. 184-189.
- Nuorteva M. Über den Einfluss der Menge des Brutmaterial auf die Vermehrlichkeit und natürliche Feinde des Grossen Waldgärtens *Blastophagus piniperda* L. (Col., Scolytidae) // Ann. Entomol. Fenn. - 1964. - V. 30. - N 1. - P. 1-17.
- Odum E.P. Ecology and our endangered life-support systems. - Sunderland. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 1989. - 283 p.

- Peschel W. Die mathematischen Methoden zur Herleitung der Wachstumsgesetze von Baum und Bestand und die Ergebnisse ihrer Anwendung // Tharandter Forstl. Jahrb. Berlin, 1938. Bd. 89. S. 169-247.
- Pickard W.P. Three interpretations of the self-thinning rule // Ann. Bot. - 1983. - V. 51. P. 749-757.
- Pielou E.C. Ecological Diversity. - London; Sydney; Toronto: A Wiley Intersci. Publ. 1975. - 165 p.
- Preston F. W. The communes and rarity of species // Ecology. - 1948. - V. 29. - P. 254-283.
- Preston F. W. The canonical distribution of communes and rarity. Part 1. // Ecology. - 1962. - V. 43. - P. 185-215, 410-432.
- Reid R.W. Biology of the mountain pine beetle, *Dendroctonus monticolae* Hopkins, in the East Kootenay Region of British Columbia. III. Interaction between the beetle and its host, with emphasis on brood mortality and survival // Canad. Entomol. 1963. V. 95. N 3. P. 225-238.
- Richards F. J. A flexible growth function for empirical use // J. Exp. Bot. - 1959. - V. 10. N 29. - P. 290-300.
- Riis A. Latipihklasest Eesti NSV-s // Metsanduslikud Uurimused (Tallinn: Valgus). - 1975. - XII. - Lk. 294-314.
- Rovn H.P. Expansion of the populations of *Ips typographus* L. and their lokal dispersal following gale disaster in Denmark // Z. angew. Entomol. 1985. V. 99. N 1. P. 26-33.
- Rudinsky I.A. Host selection and invasion by the douglas-fir beetles, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins, in coastal douglas-fir forests // Canad. Entomol. -1966. - V. 98. - N 1. - P. 15-34.
- Saalas U. Die Fichtenkäfer Finnland // Ann. Acad. sci. fenn. Ser. A.- 1917.- Bd. 8. -S. 1-547.
- Sachs J. Zehrbuch der Botanik. - Leipzig, 1873. - 928 s.
- Sanvard D. Capacites de multiplication de *Tomicus piniperda* L. (*Col., Scolytidae*). 1. Effects de la densite d'attaque // J. Appl. Entomol. - 1989. - V. 108. - N 2. - P. 164-181.
- Schimitschek E. Grundsätzliche Betrachtungen zur Frege der ökologi-schen Regelung // Z. angew. Entomol. - 1964. - Bd. 54. - N 1-2. - S. 22-48.
- Schroeder L.M., Risberg B. Establishment of a new brood in *Tomicus piniperda* L. (*Col., Scolitidae*) after a second hibernation // J. Appl. Entomol. - 1989. - V. 108. - N 1. - P. 27-34.
- Schulman E. Dendroclimatic changes in semiarid America. Tucson - Arizona: University of Arizona Press, 1956. - 142 p.
- Schwenke W. Zur Grundlegung der vergleichen-den Untersuchungsmethode in der Gradologie der Insekten // Beiträge zur Entomol. - 1955. - Bd. 5. - N 3/4. - S. 237-245.
- Schwerdtfeger F. Über die Ursachen des Massenwechsel der Insekten // L. angew. Entomol. - 1941. - Bd. 28. - S. 254-303.
- Schwerdtfeger F. Zur Begriff der Populationsdynamik // Beitr. Entomol. 1956. Bd. 5-6. S. 461-464.
- Schwerdtfeger F. Forstinsekten in ur- und Nuzwald.- Allgem: Forstzeitschrift, 1957.- 485 s.
- Schwerdtfeger F. Ökologie der Tiere. 2. Demökologie.- Hamburg-Berlin, 1968.- 448 s.
- Schwerdtfeger F. Die Waldkrankheiten. - Hamburg-Berlin, 1970. - 509 s.
- Seitner M. Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzahnigen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in Jahren 1921

und 1922 // Zbl. des Forst- und Holzwirtschaft. -Wien-Leipzig, - 1923.- Bd. 50.- Hf. 1.- S. 2-23.

Shigesada N. Spatial distribution of dispersing animals // J. Math. Biol. - 1980. - V. 9. N 1. - P. 85-96.

Shinozaki K., Kira T. Intraspecific competition among higher plants. 7. Logistic theory of the C-D effect // J. Inst. Polytechnics Osaka City Univ. Ser. D.- 1956.- V. 7. - P. 35-72.

Shinozaki K., Kira T. Intraspecific competition among higher plants. 10. The C-D rule, its theory and practical uses // J. Inst. Polytechnics Osaka City Univ. Ser. D.- 1961.- V. 12. - P. 69-82.

Sims D. Low-cost site preparation: Fell and burn // Forest Farmer.- 1989.- V. 48.- N 8.- P. 20-22.

Smith H.S. The role biotic factors in the determination of population densities // J. Econ. Entomol. - 1935. - V. 28. - P. 873-898.

Smith N.J., Hann D.W. A new analytical model based on the $-3/2$ power of self-thinning // Canad. J. Forest Res. - 1984. - V. 14. - N 5. - P. 605-609.

Solomon M.E. The natural Control of animal populations // J. Animal. Ecology.- 1949. - V. 18. - N 1. - P. 1-36.

Somers G. L., Oderwald R.G., Harms W.R., Langdon O.G. Predicting mortality with a Weibull distribution // Forest Sci. - 1980. - V. 26. - N 2. - P. 291-300.

Soutwood T.R. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat // Biol. Rev. - 1962. - V. 37. - P. 171-214.

Stark R. W., Borden J.H. Observation on mortality factors of the fir engraver beetle, *Scolytus ventralis* (Coleoptera: Scolytidae) // J. Econ. Entomol. - 1965. - V. 58. - N 6. - P. 1162-1163.

Stenseth N.C. Observations on dispersal in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) // Fauna norv. - 1984. - Bd. 31. - N 2. - 106 s.

Stinner R.E., Barfield C.S., Stimac I.L., Dohse L. Dispersal and movement of insect pests // Ann. Rev. Entomol., Palo Alto, Calif. - 1983. - V. 28. - P. 319-335.

Studhalter R.A., Glock W.S., Agerter S.R. Tree growth. Some historical chapters in the study of diameter growth. // Bot. Rev. - 1963.- V.29 - N 3. - P. 245-365.

Taylor C.C. Growth equations with metabolic parameters // J. Conseil.- 1962.- V. 27.- N 3. - P. 270-286.

Thalendorst W. Die Koinzidenz als gradologisches Problem // Z. angew. Entomol. - 1951. - Bd. 32. - N 1. - S. 1-48.

Thalendorst W. Grundzüge der Populationsdynamik des grossen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. // Schriftens Forest Fakultät Univ. Göttingen und mitt. Niedersachs. Forstl. versuchsanst. - 1958. - Bd. 21. -S. 1-126.

Thompson W.R. Biological control and the theorie of the interactions of populations // Parasitology. - 1939. - V. 31. - N 3. - P. 299-388.

Todorovic D. Zakonitost organskog rastenij i njegova analiticka predstava. Doktorska disertacija: Glasnik šumarskogo fakulteta. - Beograd, 1961. Bd. 21. - 206 s.

Toko H., Landgraf A. Southern pine beetle Outbreak looks serious // Forest Farmer. - 1979. - V. 39. - N 2. - P. 10-11, 29-30.

Toshihiko H. Modelling the time course of self-thinning in crowded plant populations // Ann. Bot.- 1984. - V. 53. - N 2. - P. 181-188.

Trägårdth I., Butovitsch V. Bericht über die Bekämpfungsaktionen gegen Borkenkäfer nach den Sturmverheerungen 1931-1932 // Meddelangen fran Statens Skogsförzöksanstalt. - Stockholm, 1935. - Hf. 28. - N 1. - S. 240-268.

Trägårdth J. Entomological analyses of trees // Bull. Ent. Res. 1925. V. 16. P. 169-174.

Ursin E. A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality // J. Fish. Res. Board Canada. 1967. V. 24. N 11. P. 2355-2453.

Uvarov B.P. Insects and Climate // Trans of Entomol. - Soc. of London. - 1931.- V. 79. N 1. - P. 1-297.

Vite J.P. The fundamental bases for integrated pest management: ecosystem interactions // 16 JUFRO World Congr., Norway, 1976. Proc. Div. 2. - Vienna, 1976. P 395-405.

Vite J.P., Rudinsky I.A. Untersuchungen über die Arwendbarkeit von Harzdruckmessungen des physiologischen Zustandes von Coniferen im Ramen der Borkenkäferforschung // Forstwissenschaftliches Centralblatt. - 1960. - Bd. 79. - N 5-6. - S. 541-554.

Volterra V. Lecons sur la théorie mathématique de la luttle pour la vie. - Paris: Gauthiers-Villars, 1931. - 214 p.

Wellington W.G. Qualitative changes in natural populations during changes in abundanze // Canad. J. of Zool. - 1960. - V. 38. - N 2. - P. 289-314.

Whitham T.G. Individual trees as heterogeneous eivromments: adaptation to terbivory of epigenetic noise? // Insect Life Hirst. Patterns: Habitat and Geogra.-Vor. New. Jork, 1981. P. 9-27.

Whitham T.G. Individual trees as heterogeneous environments: adaptation to terbivory of epigenetic noise ? // Insect Life Hirst. Patterns: Habitat and Geogr. Var. New York, 1981. P. 9-27.

Wood D.L. The role of pheromones, kairomones and allomones in the host selection and colonisation behavior of bark beetles // Ann. Rev. Entomol., Polo Alto, Calif. - 1982. - V. 27. - P. 411-446.

Ye Hui, Zhao Zhi-mo. Construction and analisis on life table of the pine shoot beetle *Tomicus piniperda* (L.) population // 19 Int. Congr. Entomol. Beijing, June 28 - July 4, 1992: Proc. Abstr. - Beijing, 1992. P. 475.

Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K. Intraspecific competition among higher plants. 11. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions// J. Inst. Polytechnics Osaka City Univ. Ser. D. 1963. V. 14. P. 107-129.

Научное издание

Демаков
Юрий Петрович

**ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ:
МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ**

Отпечатано с оригинал-макета заказчика

Сдано в работу 20.07.2000 г. Подписано в печать 10.09.2000 г.
Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times New Roman.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 24,2. Ус. кр.-отг. 24.2.
Уч.-изд. л. 29.9. Заказ 1083. Тираж 250 экз.

Республиканское газетно-журнальное издательство
“Периодика Марий Эл”
Лицензия ЛР № 010072 от 10 ноября 1996 г.
424006, г. Йошкар-Ола, ул. 70-летия ВС СССР, 20