

УДК 630*228:674.032.16(470.343)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ ЕЛИ В ПОЙМЕ РЕК БОЛЬШОЙ И МАЛОЙ КОКШАГИ

Ю.П. Демаков, А.В. Исаев

Приведены данные по динамике радиального прироста деревьев ели, произрастающих в смешанных пойменных древостоях, проанализирована их реакция на изменение условий среды. Показано, что ценопопуляции ели неоднородны по характеру роста слагающих их особей, а величину радиального прироста деревьев определяют в большей степени не климатические, а биоценоотические и генотипические факторы.

Введение

Среди актуальных задач современной биогеоценологии особо выделяется задача по оценке реакций лесов на природные и антропогенные воздействия. Одним из наиболее простых, надежных и эффективных подходов к ее решению является дендрохронологический анализ рядов годичного радиального прироста деревьев, позволяющий точно датировать время наступления благоприятных и неблагоприятных периодов в жизни растений, количественно оценить динамику состояния древостоя и условий его развития, т.е. провести реконструкцию истории биогеоценоза.

Изучению изменчивости прироста деревьев, как показателю состояния лесов и окружающей среды, посвящено огромное число публикаций [1, 4, 5, 6, 11-17, 25, 27, 35, 42-44, 46, 47, 51, 54, 58, 59, 62-64], однако, несмотря на это, многие вопросы являются дискуссионными или слабо освещенными, что связано как с разнообразием самих лесных биогеоценозов, так и характера экологических воздействий на них, а также подходов исследователей к решению поставленной задачи. Дело в том, что информация, содержащаяся в годичных кольцах деревьев, представляет собой смесь сведений о динамике их состояния, биотического окружения и внешней среды [19, 21, 45]. Для ее сепарирования, т.е. разделения сигналов по генезису и степени ценности в отношении поставленной цели, применяют различные фильтры. Так, например, при составлении моделей хода роста древостоев исследователи стремятся выделить в динамике изучаемых показателей только возрастной тренд, очищая исходные ряды данных от «ненужной», т.е. «шумовой» информации. Дендрохронологи, наоборот, стремятся избавиться от возрастного тренда,

выделяя лишь сигналы о флуктуациях годичного прироста, которые, на их взгляд, являются отражением динамики состояния косной природы (абиотики). При этом и те, и другие исследователи сильно сужают поле своей деятельности, «выплескивая» из своих работ не только «грязную воду», но и «младенца», т.е. часть весьма важной информации о состоянии лесных биогеоценозов. Исследователи часто ищут общие черты в росте древостоев, не обращая внимания на имеющиеся различия [2], которые и должны, на наш взгляд, являться основным предметом изучения.

Рост древесных растений – многопараметрический процесс. Лесные биогеоценозы, являясь термодинамически открытыми, чутко реагируют на внешние импульсы различной природы. Выведенные из некоторого устойчивого состояния, они, за счет внутренних механизмов, пытаются его восстановить. При поиске причинно-следственных связей и корреляционных зависимостей древесного прироста с параметрами внешней среды и разработке математических моделей необходимо учитывать, что *ритмика роста деревьев – не простое отражение внешнего сигнала, а некоторая его трансформация, характер которой определяется внутренними свойствами как отдельных деревьев, так всей экосистемы в целом*. Чередование внешних толчков различной мощности, не отличающихся особой регулярностью, во взаимосвязи с внутренними свойствами экосистем формируют сложный ход роста деревьев. Накопленные наукой данные свидетельствуют о неоднозначности реакций деревьев в ответ на одни и те же изменения внешних условий. И, наоборот, разные по природе воздействия могут отражаться сходным образом [19, 21].

Изучением особенностей роста деревьев ели в условиях Республики Марий Эл, находящейся в зоне интенсивной гибридизации ели европейской *Picea abies* Karst. с елью сибирской *Picea obovata* Ldb., занималось небольшое число исследователей [29, 58]. Собранный ими материал отражает пока лишь частные моменты и не позволяет сделать общих обобщающих выводов. Это обстоятельство послужило причиной выбора нами объекта и предмета исследований, цель которых заключалась в поиске закономерностей роста деревьев ели европейской по диаметру в пойменных лесах Марийского Полесья и оценке роли определяющих их факторов.

Объекты и методика

В качестве объектов исследований нами были выбраны деревья ели, произрастающие в сложных смешанных древостоях пойм рек Большой

и Малой Кокшаги, характеризующихся специфичностью и большой изменчивостью экологических условий [26, 30, 31, 36]. Для анализа, который проведен по двум шкалам времени (возрастной биологической и абсолютной хронологической), использованы керны древесины, взятые возрастным буровом Пресслера у 45 деревьев ели (по одному с каждого дерева на высоте 1-1,3 м от поверхности почвы) в девяти различных пойменных биотопах (табл. 1). Выбранные деревья не имели каких-либо внешних повреждений. Измерение ширины годичных слоев проведено с помощью окуляр-шкалы бинокулярного микроскопа при 16-кратном увеличении (цена деления равна в этом случае 0,05 мм) на предварительно высушенных и обработанных мелкой наждачной бумагой кернах. В общей сложности было измерено 4153 годичных кольца. При сборе и обработке материала использованы методические рекомендации [5, 12, 13, 42, 46, 48, 49, 61,65], которые были несколько модифицированы нами [19-21, 27] с учетом накопленного опыта.

Таблица 1

Краткая характеристика древостоя на объектах исследования

Местонахождение биотопа	Состав древостоя	Параметры модельных деревьев ели			
		Диаметр, см		Возраст, лет	
		min	max	min	max
1. ГПЗ «Большая Кокшага», кв. 90	7Е2Д1Лп ед. Б	12,9	59,3	74	139
2. ГПЗ «Большая Кокшага», кв. 35	4Е3Лп2С1Б ед. П	20,6	51,0	111	156
3. Старожильское л-во, кв. 46	3Е2П2Лп2Ос1Д	21,5	34,9	57	75
4. Старожильское л-во, кв. 6	4Лп4Ос1П+Е	12,0	39,7	87	106
5. Старожильское л-во, кв. 47	4Е4Ос2Лп ед. С П	19,1	24,0	43	86
6. Старожильское л-во, кв. 47	8Лп1Е1П+Ос	17,1	34,0	66	74
7. Старожильское л-во, кв. 47	9Д1Лп+Е	-	44,0	-	52
8. Старожильское л-во, кв. 47	10Д ед. Е Лп В	-	24,1	-	58
9. Кортинское л-во УОЛ, кв. 74	7С2Е1Пх+Лп	8,3	26,1	31	82

Для обработки цифрового материала использован персональный компьютер и пакеты прикладных программ Excel и Statistica, позволивших провести расчет статистических показателей, а также корреляционный, регрессионный, дисперсионный, кластерный, спектральный и гармонический анализ общепринятыми методами математической статистики [3, 7, 28, 32-34, 39, 40].

Результаты исследований и их интерпретация

Анализ полученных данных показал, что возраст у исследованных деревьев изменялся от 31 года до 156 лет, а их диаметр – от 8,3 до 59,3 см (рис. 1). Связь между данными параметрами не очень тесная (рис. 2), что является свидетельством разной скорости роста деревьев, область возможных возрастных изменений диаметра которых довольно обширна (рис. 3). Возрастной тренд диаметра деревьев в пределах от 1 до 140 лет описывают следующие уравнения регрессии:

$$D_{\min} = 8,7 \cdot [1 - \exp(A/19,21)]^{3,09}; R^2 = 0,994;$$

$$D_{\text{сред}} = 25,0 \cdot [1 - \exp(A/43,66)]^{1,17}; R^2 = 0,998;$$

$$D_{\max} = 51,2 \cdot (A/100)^{0,653}; R^2 = 0,998;$$

где D – возможный диаметр деревьев (минимальный, максимальный, средний), см; A – возраст деревьев, лет.

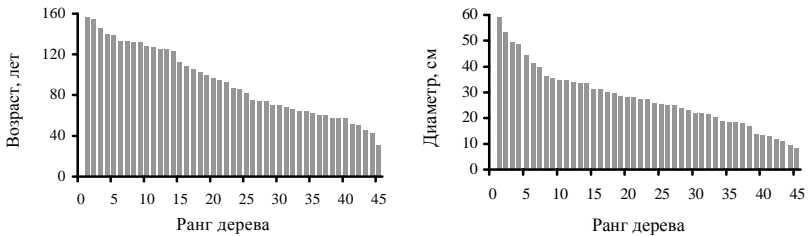


Рис. 1. Ранговое распределение деревьев по их возрасту (слева) и диаметру.

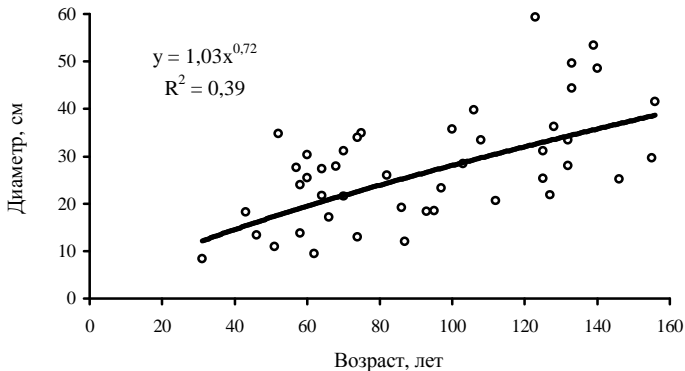


Рис. 2. Связь между диаметром и возрастом деревьев ели.

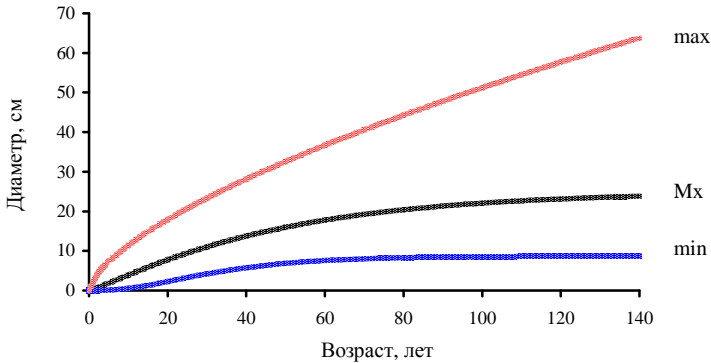


Рис. 3. Область возможных возрастных изменений диаметра у деревьев ели.

Расчеты показали, что возрастные изменения диаметра деревьев в выборке сугубо специфичны, не укладывающиеся в рамки так называемого закона рангового роста [50], согласно которому их размер возрастает во времени пропорционально величине размера, достигнутого к тому или иному моменту времени и определяемого потенциальной жизненной энергией особи. Теоретически возрастной тренд в этом случае должен отображаться степенной функцией $D = a \cdot A^b$, в которой параметры a и b функционально связаны между собой. При этом должна также соблюдаться связь между диаметрами деревьев в различном возрасте. Действительно, у большинства деревьев в выборке (64%) возрастной тренд наилучшим образом описывает функция $D = a \cdot (A/100)^b$, однако параметры a и b изменяются в очень больших пределах ($a=14,2-64,9$; $b=0,506-1,435$) и функционально не связаны между собой (рис. 4). У 20% деревьев возрастной тренд отображается S-образной функцией Вейбулла $D=K \cdot \{1 - \exp[-(A/a)^b]\}$, параметры которой также довольно изменчивы ($K=17,02-91,45$; $a=19,82-11,63$; $b=0,993-2,307$). У остальных 16% деревьев возрастной тренд очень сложный, имеющий несколько перегибов, что свидетельствует о наличии разных этапов роста, каждый из которых математически описывается той или иной функцией. В результате различий кривых возрастного тренда связь текущих размеров деревьев с предыдущими постепенно ослабевает (табл. 2, рис. 5), что приводит к *перегруппировке их рангового положения в древостое*, отмеченной нами и на других объектах [23, 24], и возникновению *эффекта «стягивания»* значений диаметров (рис. 6), который является свидетельством наличия в ценопопуляции мощного механизма стабили-

зирующего отбора особей. В разновозрастных ценопопуляциях, где скорость роста деревьев тоже различна (рис. 7), но в целом зависит от времени их появления в биотопе (рис. 8), также происходит изменение рангового положения близких по возрасту особей (рис. 9).

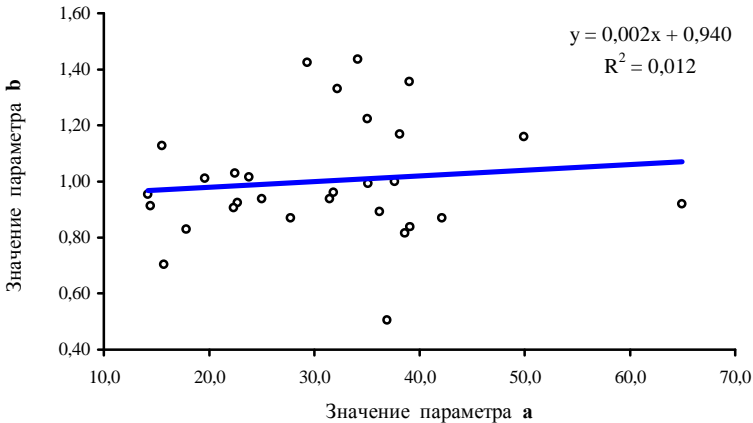


Рис. 4. Связь между параметрами a и b степенной функции $D = a \cdot (A/100)^b$.

Таблица 2

Матрица коэффициентов корреляции между диаметром и возрастом деревьев

Возраст деревьев	Значения коэффициентов корреляции между диаметром и возрастом деревьев									
	5 лет	10 лет	15 лет	20 лет	25 лет	30 лет	35 лет	40 лет	45 лет	50 лет
5 лет	1,000									
10 лет	0,984	1,000								
15 лет	0,964	0,990	1,000							
20 лет	0,925	0,957	0,986	1,000						
25 лет	0,884	0,922	0,963	0,992	1,000					
30 лет	0,841	0,886	0,933	0,972	0,993	1,000				
35 лет	0,795	0,846	0,898	0,944	0,976	0,993	1,000			
40 лет	0,743	0,798	0,855	0,908	0,949	0,976	0,994	1,000		
45 лет	0,693	0,749	0,809	0,868	0,916	0,950	0,978	0,994	1,000	
50 лет	0,648	0,705	0,764	0,825	0,878	0,918	0,954	0,978	0,993	1,000
55 лет	0,612	0,670	0,726	0,786	0,841	0,885	0,926	0,954	0,977	0,994

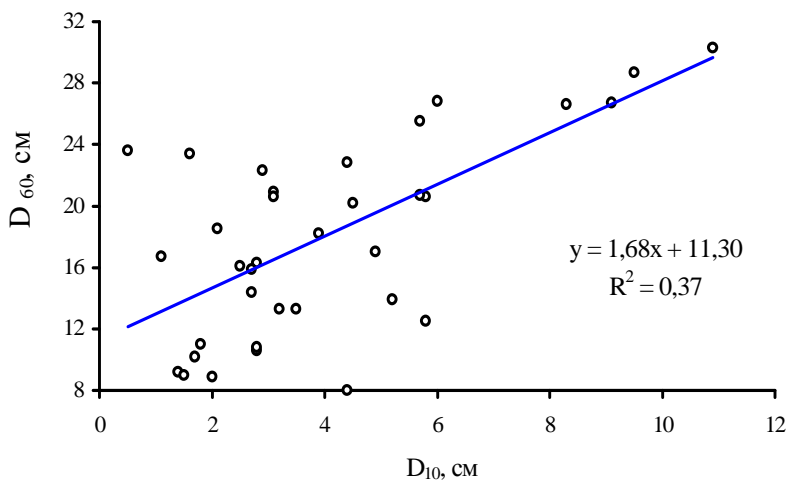


Рис. 5. Характер связи между диаметром деревьев ели в возрасте 10 и 60 лет.

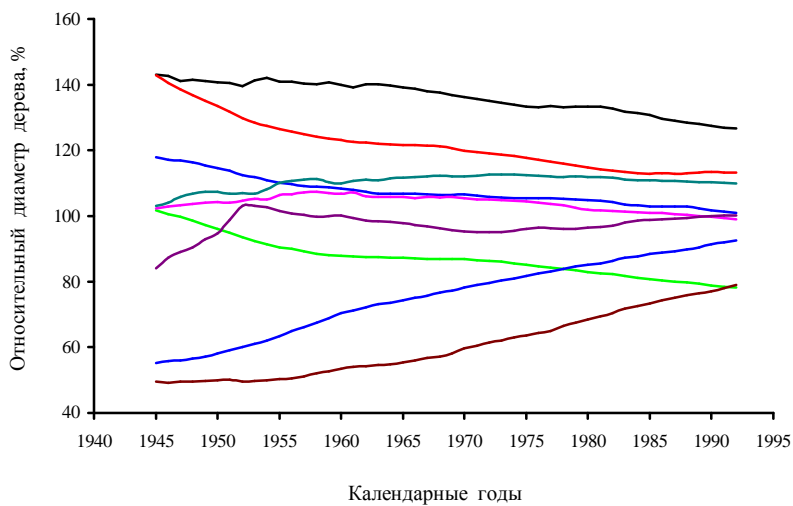


Рис. 6. Изменение рангового положения деревьев в процессе их роста в условно одно-возрастной ценопопуляции ели (биотоп № 3, Старожильское лесничество).

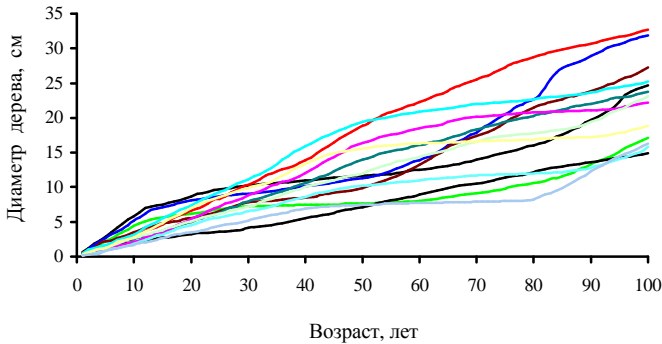


Рис. 7. Изменение диаметра деревьев в процессе их роста в разновозрастной ценопопуляции ели (биотоп № 2, ГПЗ «Большая Кокшага»).

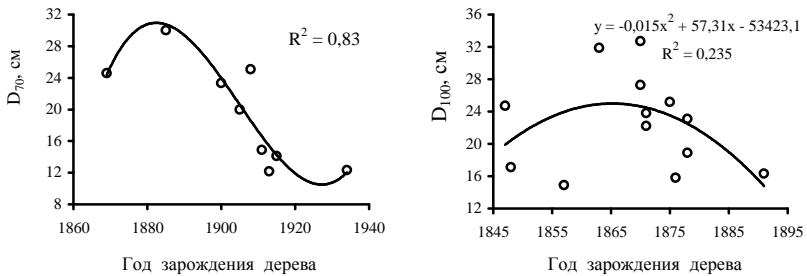


Рис. 8. Характер связи между диаметром деревьев ели в биотопе № 1 в возрасте 70 лет (левый график) и в биотопе № 2 в возрасте 100 лет и годом их зарождения.

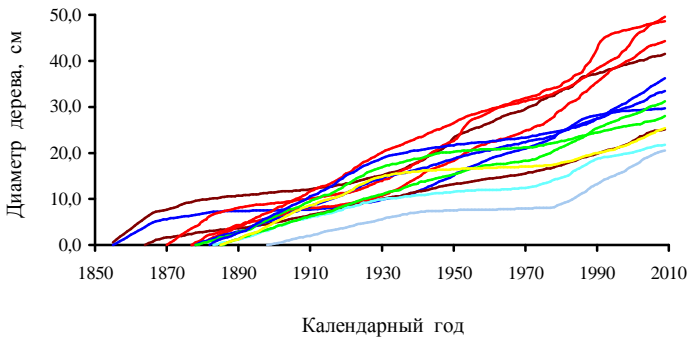


Рис. 9. Изменение рангового положения деревьев в процессе их роста в разновозрастных ценопопуляциях ели (биотопы № 2, ГПЗ «Большая Кокшага»).

Диаметр деревьев является хотя и интегральным, но довольно инертным показателем успешности их роста, не позволяющим оценивать текущих краткосрочных изменений условий среды. Для этой цели в биогеоценотических и дендроклиматических исследованиях чаще всего используют *ряды годичного прироста деревьев* [1, 5, 13, 18, 27, 29, 44]. Анализ полученных данных показал, что ширина годичных колец у деревьев ели варьирует в пойменных лесах в очень больших пределах (табл. 3, рис. 10), ограниченных линиями возрастных изменений минимального и максимального значений (рис. 11). Важно отметить, что *деревья ели сохраняют потенциальные способности к росту до возраста 160 лет и более.*

Таблица 3

Общая изменчивость ширины годичных колец деревьев в биотопах

Шифр биотопа	N	Показатели изменчивости ширины годичных колец, мм					
		M_x	min	max	S_x	m_x	V, %
Красная Горка	932	1,52	0,15	4,70	0,83	0,03	54,7
оз. Шушьер	1731	1,26	0,05	7,70	0,86	0,02	68,7
Старожильск	588	2,11	0,30	7,90	1,40	0,06	66,4
ВПП	572	1,87	0,08	7,22	1,34	0,06	71,6
Кортинское л-во	330	1,24	0,20	3,60	0,60	0,03	48,4

Примечание: здесь и далее M_x – среднее, min, max – минимальное, максимальное значение признака, S_x – стандартное отклонение, m_x – ошибка среднего, V – коэффициент вариации.

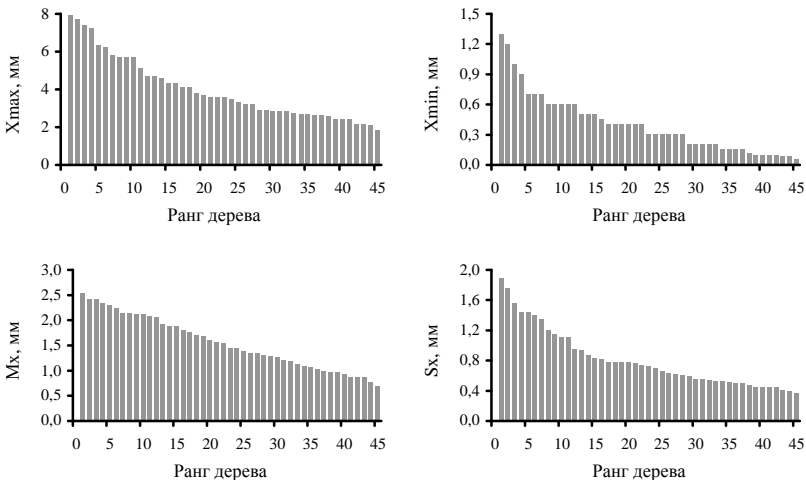


Рис. 10. Ранговое распределение учетных деревьев ели по максимальной, минимальной и средней ширине годичных колец, а также по величине его стандартного отклонения.

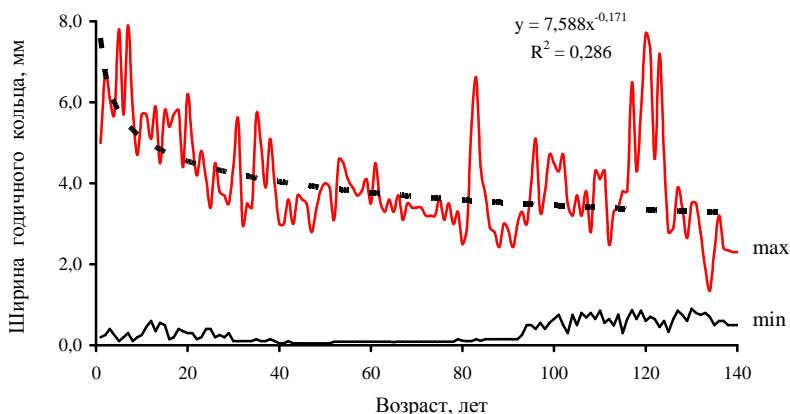


Рис. 11. Пределы возрастных изменений ширины годичных колец деревьев ели.

Ценопопуляции ели, произрастающие в различных биотопах, несмотря на большую изменчивость годичного радиального прироста, существенно отличаются друг от друга как по средней и максимальной величине показателя, так и по зависящих от них в той или иной степени значений коэффициента его вариации (рис. 12). *Линии возрастных изменений максимальной, средней и минимальной ширины годичных колец являются интегральными характеристиками роста древостоя* [8-10], характеризующими потенциальные и фактически реализованные возможности развития деревьев в конкретных биогеоценозах, хотя ни одна из линий не отражает роста *конкретных деревьев*, так как их ранговое положение по величине радиального прироста не остается во времени стабильным, т.е. минимальные и максимальные отметки присущи в разные годы разным особям. При этом линия максимальных значений показателя наиболее адекватно отражает изменения, происходящие в биогеоценозе, поскольку истинные линии минимальной и средней ширины годичных колец остаются фактически не выявленными из-за выпадения из состава древостоя угнетенных особей.

Анализ исходного материала показал, что наилучшие потенциальные условия для роста деревьев складываются в первые 30-40 лет в условно одновозрастных ценопопуляциях ели (рис. 13). После 50 лет более быстрый рост имеют деревья в разновозрастных ценопопуляциях, что связано с выходом их в основной ярус. Это же самое соотношение величины годичного прироста деревьев в разных биотопах наблюдается

и при анализе хода их роста в абсолютной хронологической шкале (рис. 14). В результате различий величины текущего годичного прироста дерева ели в одновозрастных ценопопуляциях до 80 лет имеют более высокий диаметр, чем в разновозрастных (рис. 15). В дальнейшем же в этих ценозах сильно возрастает внутривидовая конкуренция за жизненное пространство в лесу, что приводит к стагнации роста деревьев. Ни в одном биотопе деревья по тем или иным причинам не реализуют в полной мере свои потенциальные возможности роста, не достигая того диаметра, который они теоретически могут иметь исходя из возрастных изменений максимальных значений ширины годичных колец. Особенно низкие темпы роста отмечаются у деревьев ели в биотопе № 9, где они произрастают во втором ярусе под пологом разреженного соснового древостоя, возраст которого выше елового на 30-40 лет.

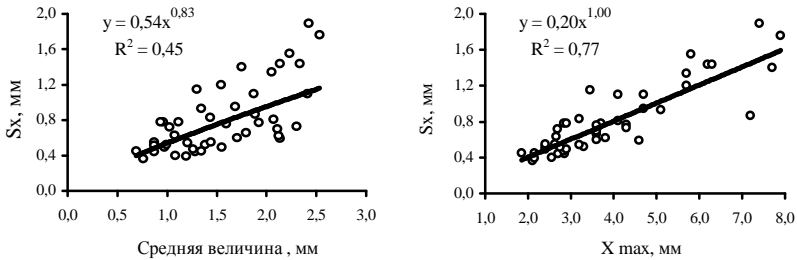


Рис. 12. Зависимость величины стандартного отклонения ширины годичных колец от среднего и максимального значений данного морфологического показателя у дерева.

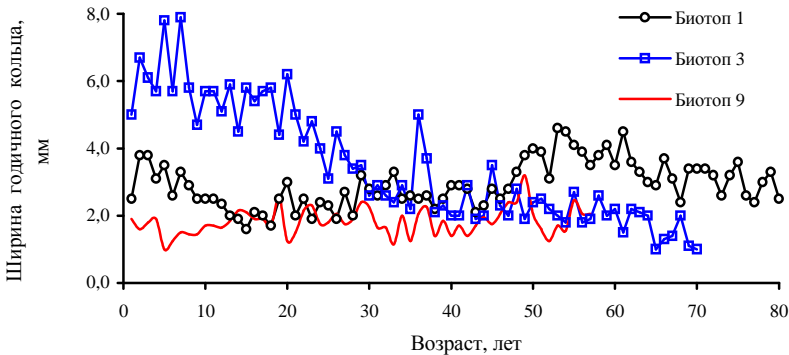


Рис. 13. Возрастные изменения максимальной ширины годичных колец деревьев ели в разных биотопах.

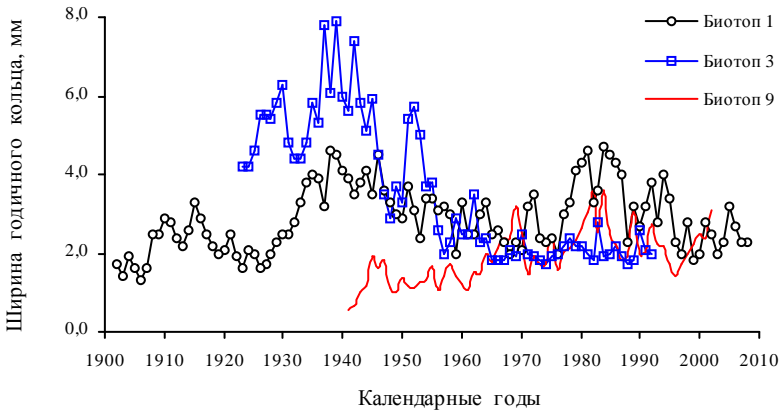


Рис. 14. Динамика максимальной ширины годовых колец деревьев ели в разных биотопах в реальной хронологической шкале.

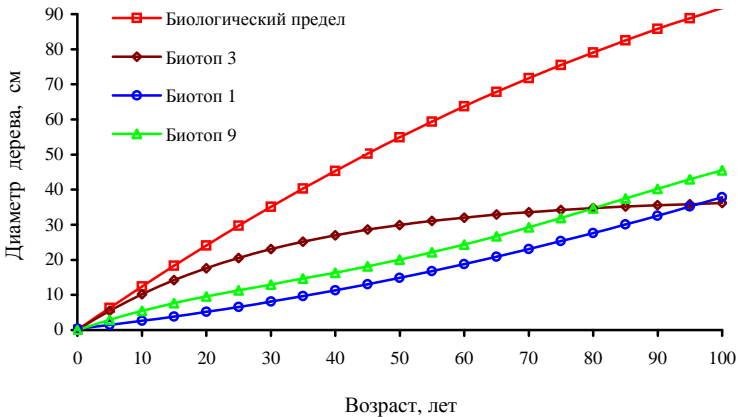


Рис. 15. Изменение максимального диаметра деревьев ели в процессе их роста в разновозрастных (биотоп № 3) и разновозрастных ценопопуляциях.

Ценопопуляции ели, как было отмечено выше, крайне неоднородны по характеру роста слагающих их деревьев, что приводит к перегруппировке рангового положения особей по размеру, происходящей не стихийно, а вполне организованно в результате действия механизма стабилизирующего отбора. О гетерогенности ценопопуляций по этому признаку убедительно свидетельствуют данные корреляционного анализа

рядов динамики радиального годичного прироста деревьев (табл. 4), показывающие что значения коэффициентов парной корреляции изменяются между рядами исходных значений в очень больших пределах. Наиболее гетерогенны разновозрастные ценопопуляции ели в биотопах № 2 и № 3, стандартное отклонение значений коэффициентов корреляции между рядами величины годичных колец деревьев в которых особенно велико.

Таблица 4

**Параметры изменчивости значений коэффициента корреляции между рядами
годового радиального прироста деревьев в разных биотопах**

Номер биотопа	Значения статистических показателей*							
	N _A	N _R	Mx	min	max	Sx	A	E
№ 1	74	36	0,290	-0,098	0,642	0,203	-0,136	-0,882
№ 2	112	78	0,208	-0,651	0,783	0,375	-0,533	-0,728
№ 3	57	36	0,629	-0,092	0,950	0,342	-1,305	0,116
№ 9	31	15	0,264	0,035	0,625	0,176	0,693	0,149

Примечание: N_A – протяженность временных рядов, N_R – число значений коэффициента корреляции, A – асимметрия, E – эксцесс.

О неоднородности ценопопуляций ели по характеру роста деревьев в пойменных биогеоценозах свидетельствуют также результаты дисперсионного анализа исходных данных (табл. 5). Большая доля изменчивости параметра во всех биотопах приходится на случайные факторы, часть которых связана с особенностями его возрастной динамики и специфичностью реакций деревьев на изменения условий среды их обитания (к вопросу об индивидуальных особенностях роста деревьев мы будем возвращаться неоднократно в ходе изложения материала). Особенно велика доля случайных факторов в биотопе № 2, расположенном вблизи пойменно-карстового озера Шушьер.

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа рядов ширины годичных колец деревьев

Источник вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
1	2	3	4	5	6	7
Заповедник (биотоп № 1), 9 деревьев, 1935-2008 гг.						
Годы	92,1	73	1,26	4,61	1,31	17,2
Деревья	282,2	8	35,28	128,98	1,95	52,8
Ошибка	159,7	584	0,27			29,9
Итого	534,1	665				100,0

Окончание таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7
Заповедник (биотоп № 2), 13 деревьев, 1900-2009 гг.						
Годы	192,6	109	1,77	3,15	1,25	17,4
Деревья	177,6	12	14,80	26,34	1,76	16,1
Ошибка	734,8	1308	0,56			66,5
Итого	1105,0	1429				100,0
Старожильское лесничество (биотоп 3), 9 деревьев, 1936-1992 гг.						
Годы	517,1	56	9,23	15,67	1,36	60,5
Деревья	73,5	8	9,19	15,59	1,96	8,6
Ошибка	264,0	448	0,59			30,9
Итого	854,6	512				100,0
Временные пробные площади в пойме р. Большая Кокшага, 8 деревьев, 1965-2007 гг.						
Годы	40,0	42	0,95	1,67	1,43	6,1
Деревья	452,6	7	64,65	113,54	2,04	68,6
Ошибка	167,4	294	0,57			25,4
Итого	660,0	343				100,0
Кортинское лесничество (пойма р. Малая Кокшага, биотоп 9), 6 деревьев, 1972-2002 гг.						
Годы	13,7	30	0,46	2,80	1,54	17,3
Деревья	41,0	5	8,20	50,18	2,27	51,7
Ошибка	24,5	150	0,16			30,9
Итого	79,2	185				100,0

Ценопопуляции ели, несмотря на свою неоднородность, не представляют собой случайного бессистемного набора особей, а разделяются по характеру роста на более или менее четко обособленные группы. В условно разновозрастной ценопопуляции деревья объединяются в три кластера (рис. 16), динамика радиального прироста каждого из которых сугубо специфична (рис. 17), что приводит к своеобразной рокировке положения особей в ценозе. Этот процесс изменения положения деревьев по ширине образуемых годовичных колец, отмечавшийся, как следует из приведенных данных, в период с 1955 по 1967 гг., не связан, на наш взгляд, с какими бы то ни было внешними факторами, а обусловлен как генотипом, так и биоценоотическим окружением, определяющими стратегию жизненного развития, конкурентоспособность, особенности роста и характер ответных реакций особей на условия среды. Наилучший рост в первые годы жизни отмечается у наименее конкурентоспособных особей-**ценофобов**, которые в дальнейшем не выдерживают давления со стороны своих соседей и снижают прирост ствола (рис. 18). Более конкурентоспособные особи-**ценофилы** (кластер 1), уступающие им внача-

ле по ширине годовичных колец, в дальнейшем не снижают темпов своего роста и постепенно занимают лидирующее положение в ценозе.

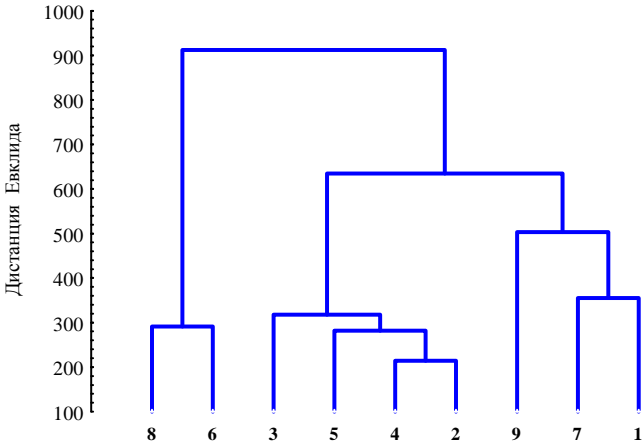


Рис. 16. Дендрограмма сходства рядов относительной величины годового радиального прироста деревьев ели в условно одновозрастной ценопопуляции (биотоп № 3), построенная способом Уорда по мере расстояния Евклида. Цифрами обозначены номера деревьев, расположенных в порядке убывания их возраста.

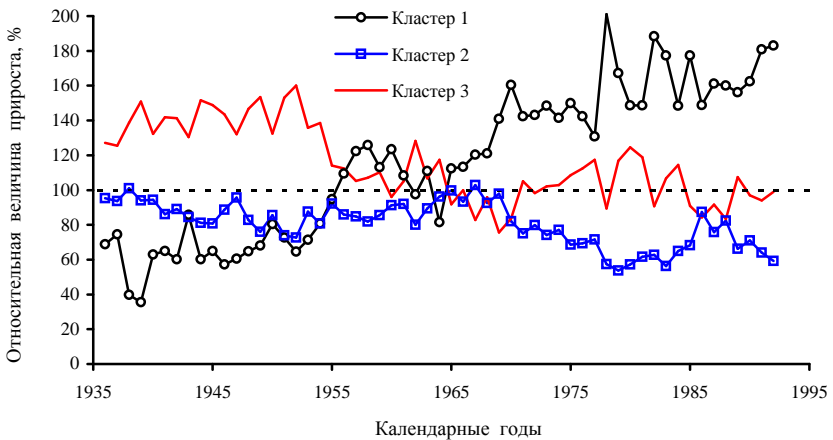


Рис. 17. Динамика относительной величины (в % от средней по каждому году) радиального прироста деревьев разных кластеров в условно одновозрастной ценопопуляции.

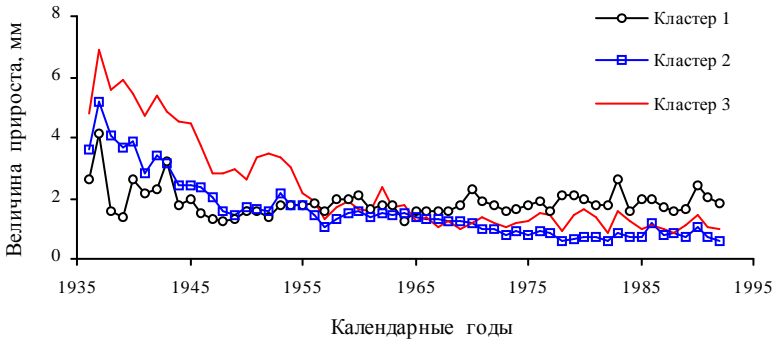


Рис. 18. Динамика величины радиального прироста деревьев разных кластеров в условно одновозрастной ценопопуляции (биотоп № 3).

Экогенетическая структура разновозрастных ценопопуляций ели также неоднородна (рис. 19), однако процесс перегруппировки деревьев в них происходит циклически и в каждом биотопе сугубо специфично (рис. 20, 21, 22, 23). Сущность этого феномена связана с цикличностью процесса изреживания древостоев [18, 19, 21] и появления нового поколения деревьев [9, 43, 63], что приводит к изменению напряженности конкурентных отношений между ними, которые наиболее сильно отражаются на характере роста особей-ценофобов. Наличие данной цикличности особенно резко проявляется в приозерно-пойменном смешанном древостое (биотоп № 2), где у ряда деревьев-ценофобов период депрессии роста составлял 32 года, во время которого ширина годичного кольца не превышала 0,10-0,15 мм.

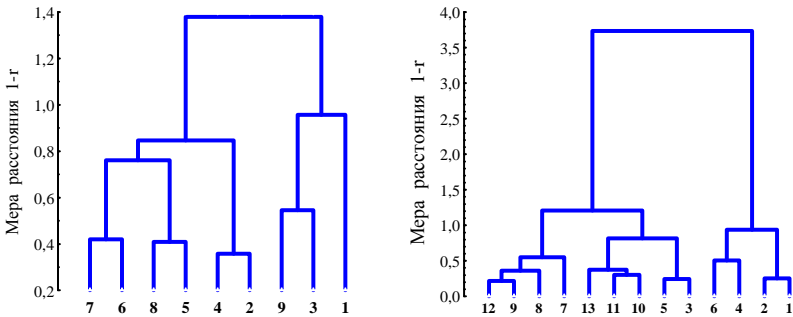


Рис. 19. Дендрограммы сходства рядов ширины годичного кольца деревьев ели в разновозрастных ценопопуляциях (слева - биотоп № 1, справа - биотоп № 2), построенные способом Уорда по матрицам коэффициентов корреляции.

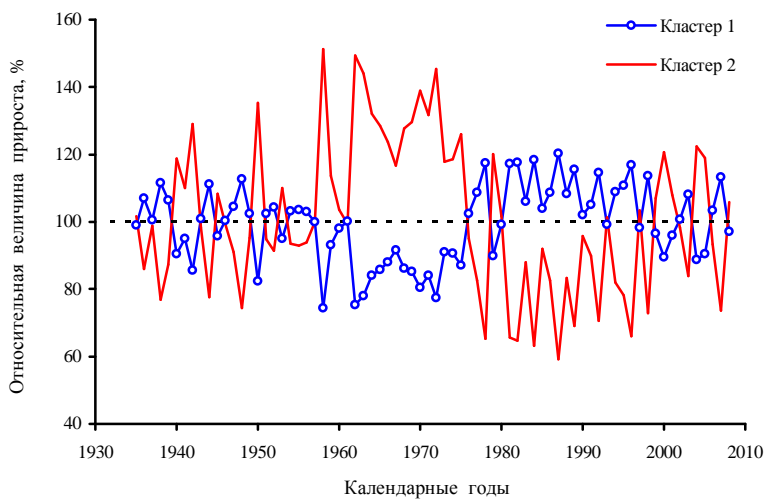


Рис. 20. Динамика относительной ширины годичного кольца деревьев ели разных кластеров в разновозрастной ценопопуляции (биотоп № 1).

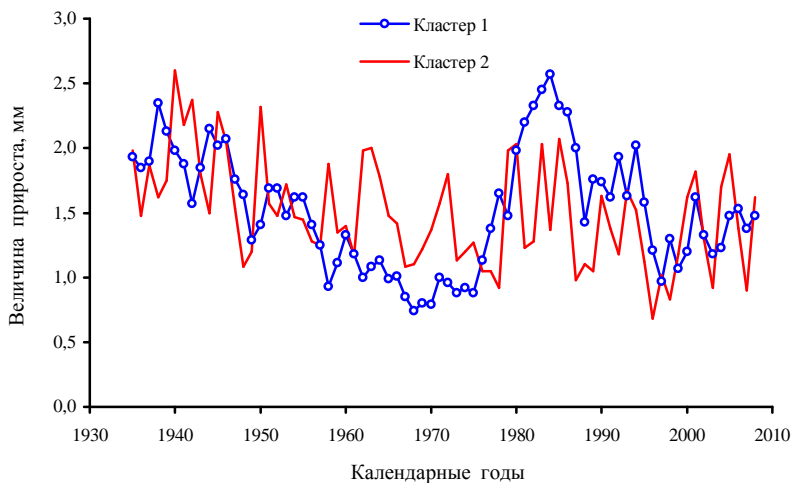


Рис. 21. Динамика радиального прироста деревьев разных кластеров в биотопе № 1.

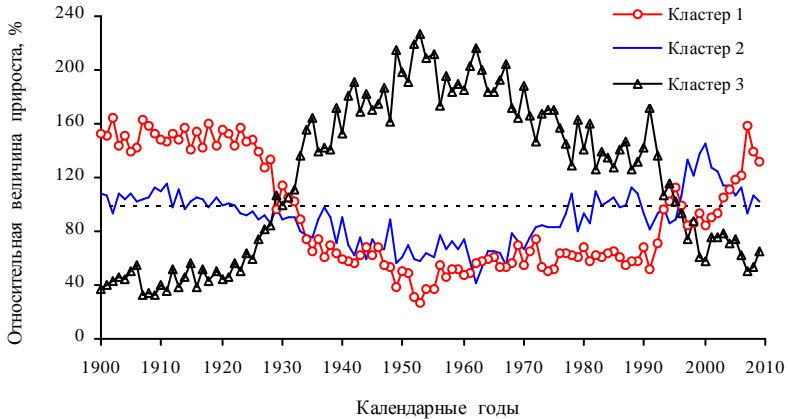


Рис. 22. Динамика относительной величины ширины годичного кольца деревьев ели разных кластеров в разновозрастной ценопопуляции (биотоп 2).

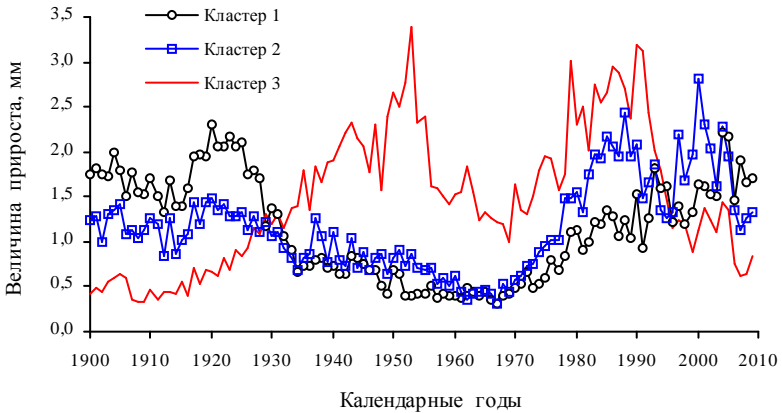


Рис. 23. Динамика радиального прироста деревьев разных кластеров в биотопе № 2.

В рядах исходных данных, характеризующих динамику ширины годичных колец деревьев, содержится, как уже отмечалось, информация о возрастных изменениях показателя, вклад которых в общую его дисперсию можно оценить с помощью регрессионного анализа, проводя подбор соответствующих функций возрастного тренда, адекватность которых количественно отражает величина коэффициента детерминации. Расчеты показали, что форма и степень выраженности возрастного

тренда у каждого дерева различны. Так, у 15 деревьев в выборке (33%) возрастной тренд либо очень слабо выражен, либо вообще отсутствует ($R^2 < 0,20$). Только у 7 деревьев из 45 фактор возраста определяет более 80% дисперсии данного параметра (рис. 24). Линии возрастного тренда имеют разнообразные формы, описанные исследователями [29, 37]. У 38% деревьев для аппроксимации возрастного тренда лучше всего подходят полиномы третьей-пятой степени с двумя и более перегибами, что свидетельствует о наличии определенной цикличности в их росте, наиболее четко выраженной в биотопе № 2 (здесь все деревья имеют подобный тренд). У 24% деревьев он отображается выпуклой куполообразной кривой, которую описывают функции вида $Y = a \cdot X^{(c-1)} \cdot \exp(-b \cdot X^c)$ или $Y = X / (a \cdot X^2 + b \cdot X + c)$, у 11% деревьев - прямой нисходящей линией, у 4% - вогнутой кривой и у остальных 23% он практически отсутствует (коэффициент детерминации менее 0,1). Характерной чертой деревьев, произрастающих в сомкнутых условно разновозрастных ценопопуляциях, является сильная выраженность возрастного тренда ширины годовичных колец, у которого величина коэффициента детерминации аппроксимирующей функции достигает 0,886. В данном биотопе только два дерева из девяти не вписываются в общую закономерность, резко выделяясь на общем фоне (рис. 25). Для деревьев, произрастающих в разновозрастных ценопопуляциях, наоборот, характерна слабая детерминированность и большая изменчивость линий возрастного тренда, описываемых самыми разнообразными функциями (рис. 26, 27, 28). Какой-либо зависимости формы возрастного тренда ширины годовичного кольца от времени появления дерева в биогеоценозе не наблюдается.

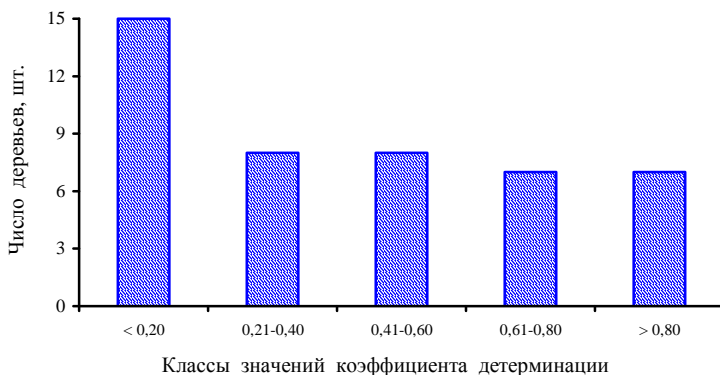


Рис. 24. Встречаемость деревьев с различными значениями коэффициента детерминации функции возрастного тренда ширины годовичного кольца.

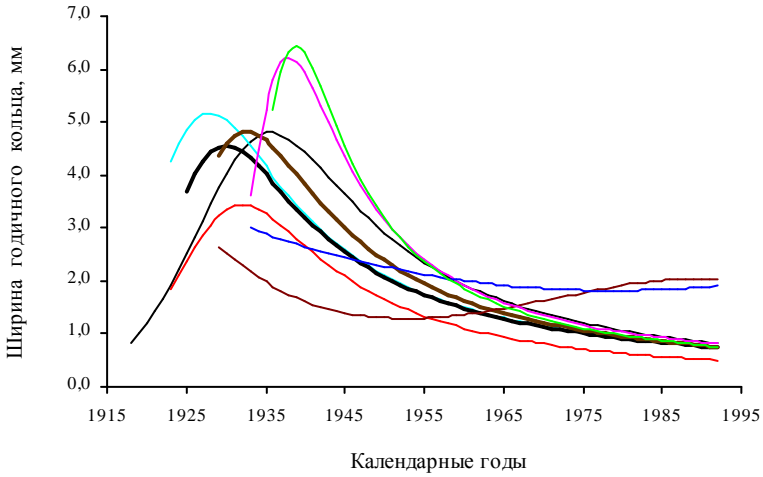


Рис. 25. Вариабельность линий возрастного тренда ширины годичных колец деревьев ели в смешанном условно одновозрастном липово-еловом пойменном древостое (биотоп № 3).

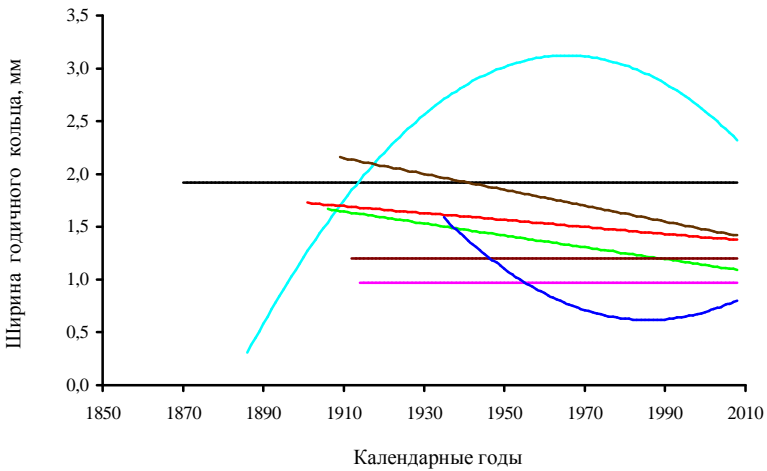


Рис. 26. Вариабельность линий возрастного тренда ширины годичных колец деревьев ели в дубово-липово-еловом разновозрастном древостое (биотоп № 1).

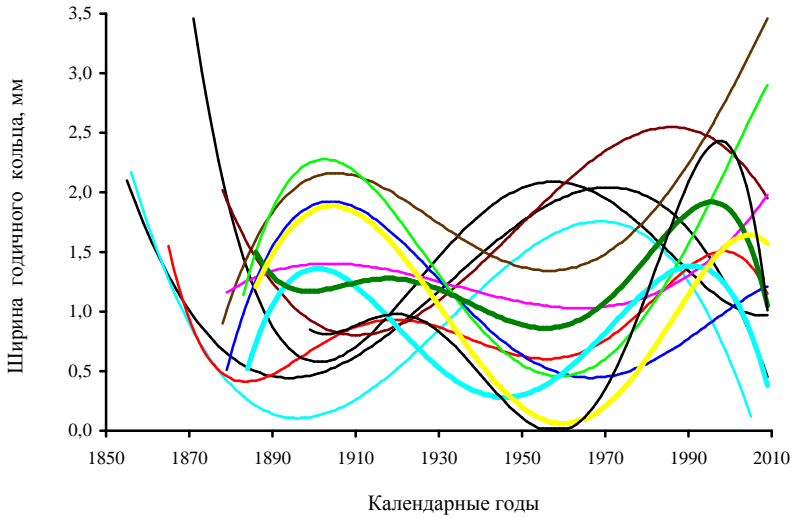


Рис. 27. Вариабельность линий возрастного тренда ширины годичных колец деревьев ели в сосново-липово-еловом разновозрастном древостое (биотоп № 2).

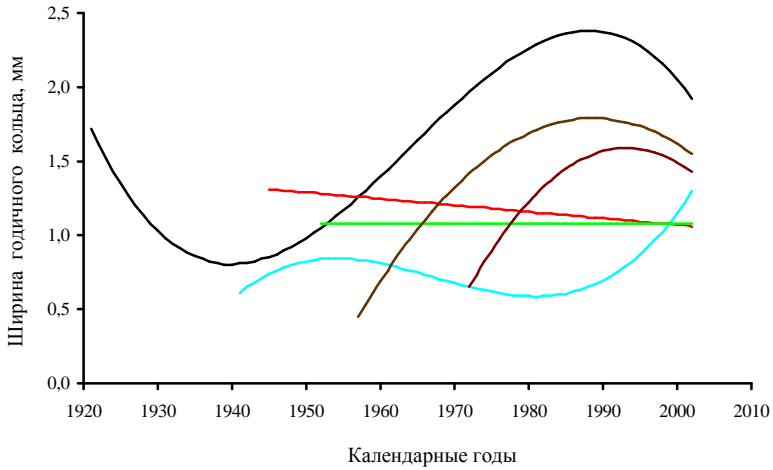


Рис. 28. Вариабельность линий возрастного тренда ширины годичных колец деревьев ели в сосново-пихтово-еловом древостое в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

Для оценки реакции деревьев на изменение условий среды их обитания исследователи обычно используют *индексы прироста*, которые представляют собой отношение фактических значений ширины годичного кольца к теоретическим, вычисленным по параметрам функции возрастного тренда. Ряды индексов прироста, являясь стационарными, могут быть использованы для проведения спектрального анализа, позволяющего выявить в них скрытые периодические компоненты, объяснить их генезис и проводить обоснованный прогноз на ближайшую перспективу.

Анализ полученных данных показал, что индекс ширины годичных колец у деревьев ели изменяется в пойменных биотопах в очень больших пределах (табл. 6, рис. 29). Особенно велика изменчивость показателя в сложных разновозрастных древостоях, что свидетельствует о нестабильности условий среды в данных биотопах во временном аспекте, связанной, по нашему мнению, с процессом элиминации деревьев разных пород и возрастных поколений, который существенно отличается от такового в более простых биогеоценозах. Величина стандартного отклонения индекса ширины годичных колец, которая является мерой изменчивости признака в пределах временного ряда, в определенной степени связана, как показали расчеты, с энергией роста деревьев, выраженной через величину их диаметра в возрасте 50 лет (рис. 30). Эта зависимость указывает на то, что деревья, обладающие высокой энергией роста, в целом менее чутко реагируют на изменения условий среды, чем особи-аутсайдеры.

Таблица 6

Общая изменчивость индексов ширины годичных колец деревьев ели в биотопах

Номер биотопа	N	Показатели изменчивости величины индекса, %				
		min	max	S_x	A	E
№ 1	932	15,2	266,2	40,3	0,60	0,44
№ 2	1705	12,0	319,0	39,6	0,83	1,59
№ 3	588	33,6	308,0	31,9	1,42	4,78
№ 4 - № 8	566	6,5	370,7	47,9	1,20	3,48
№ 9	330	32,5	236,9	34,1	0,81	1,00

Средняя величина индекса ширины годичных колец деревьев изменяется во времени в биотопах даже поймы одной реки сугубо специфически (рис. 31), что свидетельствует как о неоднозначности реакций ценопопуляций ели на внешние воздействия, так и особенностей прояв-

ления в них ценотических эффектов. Характер динамики показателя у ценопопуляций ели, обитающих в поймах разных рек, различается еще сильнее. Различий же между рядами индексов прироста, вычисленных по ширине и площади годичного кольца, практически не наблюдается (рис. 32), что указывает на их информативную равноценность.

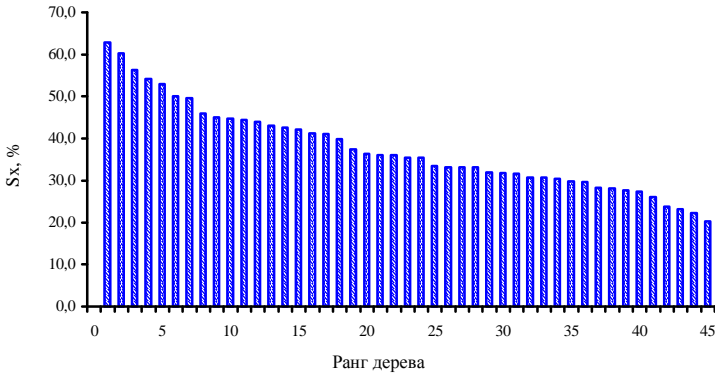


Рис. 29. Ранговое распределение учетных деревьев ели по величине стандартного отклонения индексов рядов ширины их годичных колец.

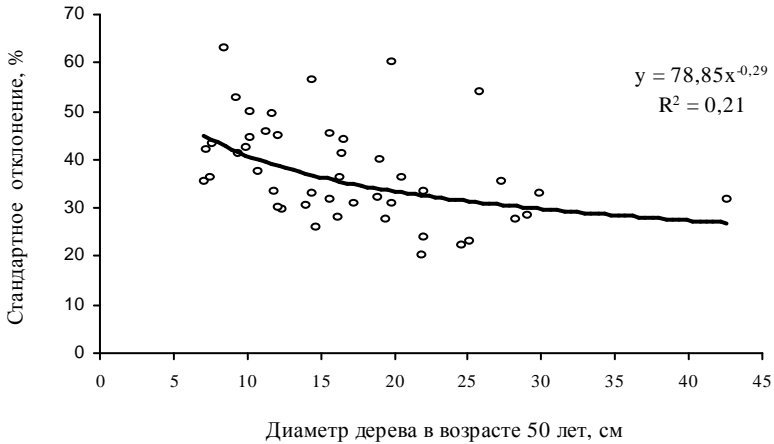


Рис. 30. Связь между энергией и стабильностью роста деревьев ели в пойменных лесах

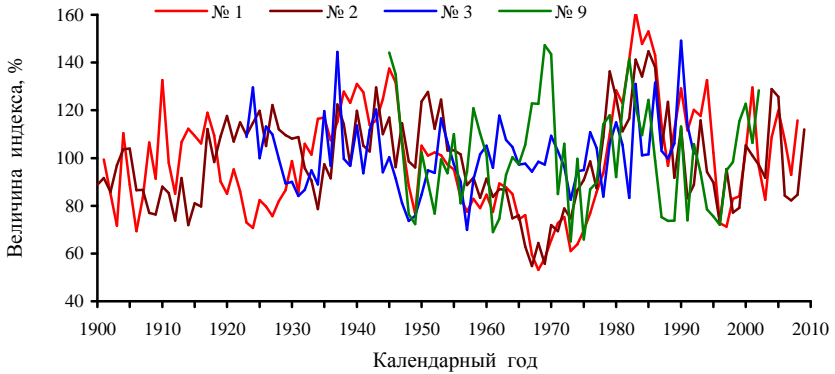


Рис. 31. Динамика средней величины индекса ширины годичных колец деревьев ели в пойменных биogeоценозах Марийского Полесья.

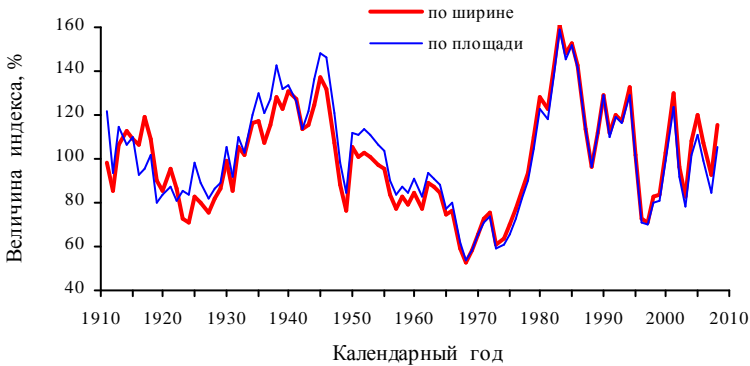


Рис. 32. Динамика средней величины индексов ширины и площади годичных колец деревьев в разновозрастной ценопопуляции ели (биотоп 1).

Результаты корреляционного анализа показали, что по характеру изменений индекса ширины годичных колец ценопопуляции ели в пойменных биogeоценозах очень неоднородны, также как и по всем другим показателям роста деревьев (табл. 7). Дополнительным свидетельством асинхронности изменения индексов прироста деревьев в биотопах, а значит их различной реакции на колебания условий среды, является варьирование во времени величины стандартного отклонения индексов прироста, рассчитанного в разрезе каждого года (рис. 33). Связь между

значениями стандартного отклонения индекса прироста деревьев и его средней величины очень слабая (рис. 34 и 35), что указывает на разное информативное значение этих показателей и, одновременно, на неоднородность ценопопуляций. О гетерогенности ценопопуляций ели в пойменных биотопах и специфичности реакции каждой из них на внешние воздействия убедительно свидетельствуют также результаты спектрального и гармонического анализа временных рядов индексов прироста деревьев (рис. 36, табл. 8). Дополнительным свидетельством различия реакции особей в ценопопуляциях на колебания условий среды является большая изменчивость во времени значений коэффициентов корреляции рядов ширины годичных колец и индексов прироста одних и тех же деревьев в смежные между собой годы (рис. 37, 38).

Таблица 7

Параметры изменчивости значений коэффициента корреляции между рядами индексов ширины годичных колец деревьев ели в пойменных биогеоценозах

Номер биотопа	Значения статистических показателей						
	N	Mx	min	max	Sx	A	E
№ 1	36	0,274	-0,246	0,634	0,237	-0,326	-0,640
№ 2	78	0,183	-0,200	0,546	0,177	-0,180	-0,667
№ 3	36	0,144	-0,345	0,559	0,187	-0,208	1,107
№ 9	15	0,319	0,111	0,680	0,192	0,942	-0,357

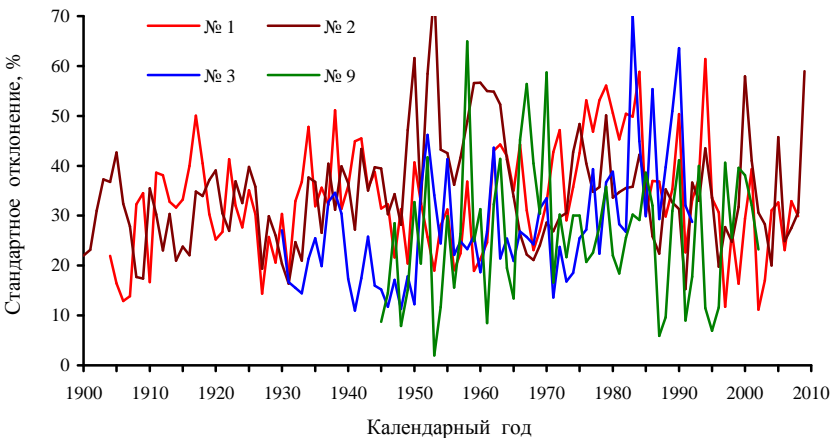


Рис. 33. Динамика величины стандартного отклонения индекса ширины годичных колец деревьев ели в различных пойменных биогеоценозах Марийского Полесья.

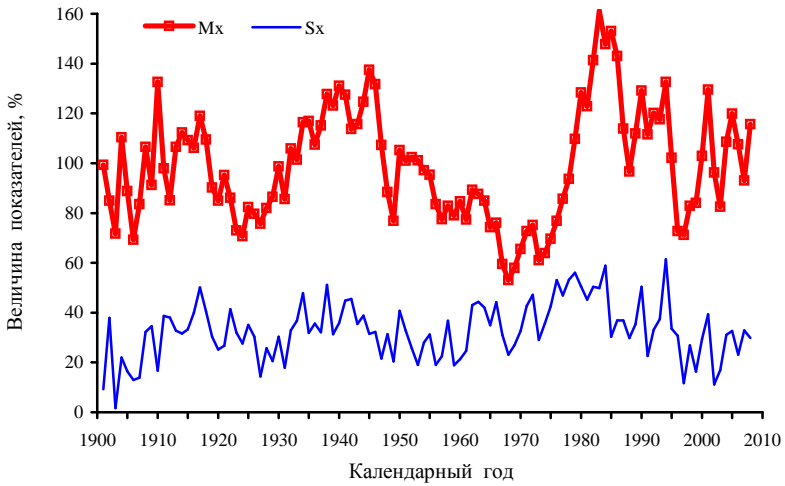


Рис. 34. Динамика стандартного отклонения и среднего значения индекса ширины годичных колец деревьев в разновозрастной ценопопуляции ели (биотоп 1).

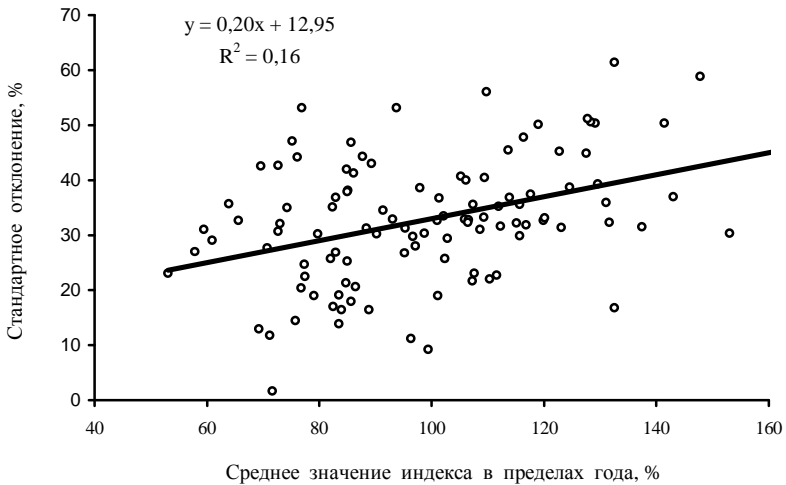


Рис. 35. Связь между величинами стандартного отклонения и среднего значения индекса ширины годичных колец деревьев в разновозрастной ценопопуляции ели (биотоп 1).

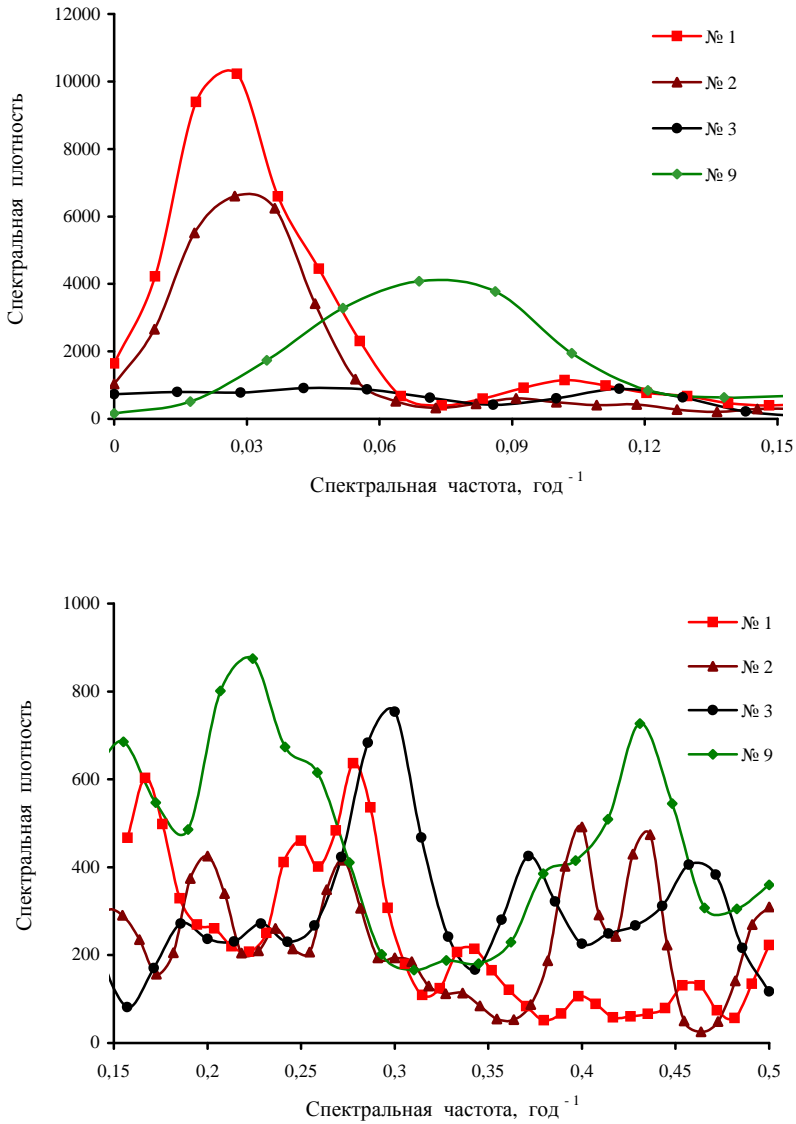


Рис. 36. Спектрограммы усредненных рядов индекса ширины годовых колец деревьев ели в пойменных биогеоценозах Марийского Полесья в различных интервалах частот.

Таблица 8

**Результаты гармонического анализа рядов индексов ширины годичных колец
деревьев ели в пойменных биогеоценозах, проведенного методом Фурье**

Номер дерева	Период (числитель, лет) и амплитуда (знаменатель, %) пяти наиболее весомых гармоник				
	первой	второй	третьей	четвертой	пятой
Разновозрастная ценопопуляция, биотоп № 1, ГПЗ, ППП № 1					
1	136,0 / 18,8	34,0 / 17,1	22,7 / 13,4	7,6 / 13,3	68,0 / 11,6
2	40,7 / 22,3	61,0 / 16,7	24,4 / 13,8	4,2 / 10,4	3,5 / 8,2
3	54,0 / 18,4	108,0 / 15,0	21,6 / 11,0	2,5 / 9,5	3,6 / 9,1
4	51,0 / 20,1	34,0 / 19,4	14,6 / 13,0	9,3 / 12,7	17,0 / 10,9
5	50,0 / 26,5	33,3 / 25,4	25,0 / 18,1	20,0 / 9,5	2,5 / 9,4
6	96,0 / 29,5	32,0 / 25,9	12,0 / 17,8	13,7 / 15,9	48,0 / 15,2
7	94,0 / 41,5	47,0 / 27,0	23,5 / 26,8	31,3 / 19,8	3,8 / 12,3
8	46,0 / 47,4	23,0 / 32,3	30,7 / 27,1	8,4 / 13,1	92,0 / 13,0
9	24,7 / 29,3	18,5 / 17,4	37,0 / 17,3	14,8 / 14,4	3,9 / 13,9
Мх	36,0 / 16,4	54,0 / 15,0	21,6 / 11,5	27,0 / 6,1	108,0 / 5,4
Условно разновозрастная ценопопуляция, биотоп № 3, Старожильское лесничество					
1	18,5 / 15,7	14,8 / 14,4	9,3 / 13,7	3,1 / 11,8	4,4 / 11,7
2	23,3 / 24,6	70,0 / 18,1	35,0 / 15,0	8,8 / 11,5	11,7 / 11,3
3	23,3 / 21,8	35,0 / 16,2	14,0 / 13,1	7,8 / 11,0	8,8 / 8,7
4	8,5 / 11,5	9,7 / 9,0	34,0 / 8,8	5,2 / 8,5	3,4 / 7,0
5	16,0 / 12,7	2,1 / 9,2	4,3 / 9,2	2,8 / 8,4	32,0 / 8,3
6	7,1 / 13,9	9,1 / 12,4	8,0 / 11,4	21,3 / 8,9	5,8 / 8,8
7	8,6 / 15,9	3,2 / 11,2	3,5 / 10,2	6,0 / 9,9	2,4 / 9,6
8	20,0 / 10,0	6,7 / 9,6	2,5 / 9,3	15,0 / 8,1	3,3 / 7,5
9	56,0 / 42,5	8,0 / 22,5	11,2 / 22,4	28,0 / 16,8	6,2 / 14,1
Мх	70,0 / 6,5	8,8 / 6,4	23,3 / 6,3	3,3 / 5,8	14,0 / 4,8

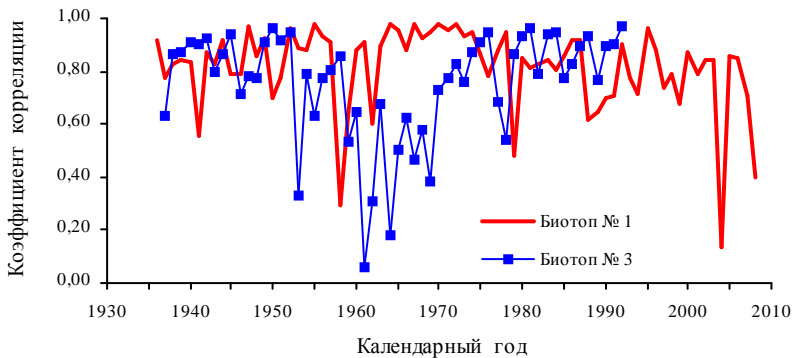


Рис. 37. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами совокупности фактической ширины годичных колец деревьев смежных лет в пойменных биогеоценозах.

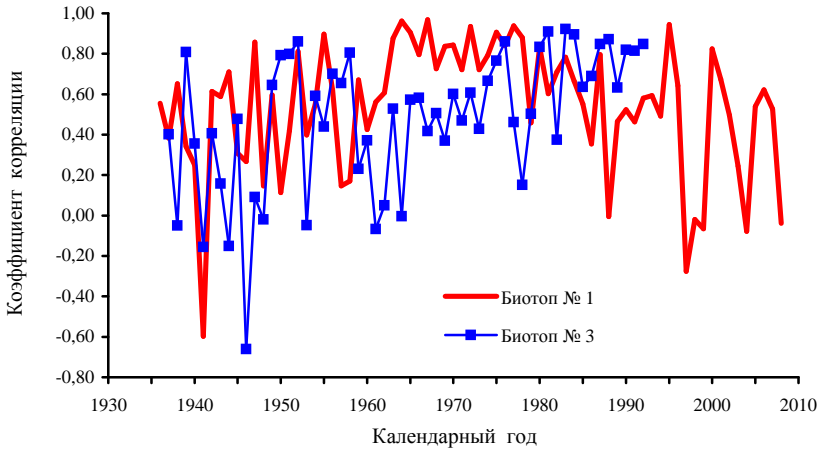


Рис. 38. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами совокупности индексов ширины годичных колец деревьев смежных лет в пойменных биогеоценозах.

По степени взаимного сходства деревья в биотопах объединяются друг с другом в более или менее однородные кластеры (рис. 39), различающиеся между собой по ритмике роста (рис. 40, 41), отражающей особенности характера ответных реакций особей на изменения условий среды.

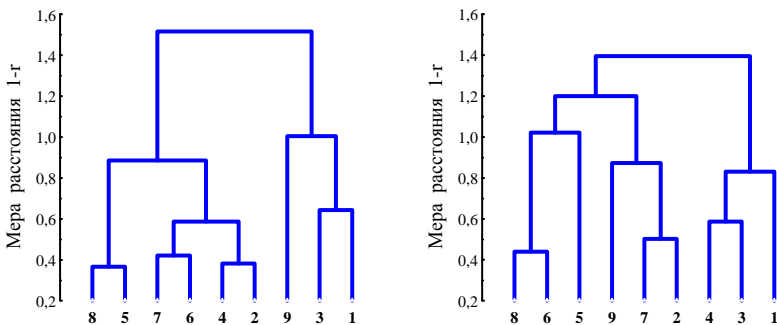


Рис. 39. Дендрограммы сходства рядов индексов ширины годичного кольца деревьев ели в разновозрастной (биотоп № 1, слева) и условно одновозрастной (биотоп № 3) ценопопуляциях, построенные способом Уорда по матрицам коэффициентов корреляции.

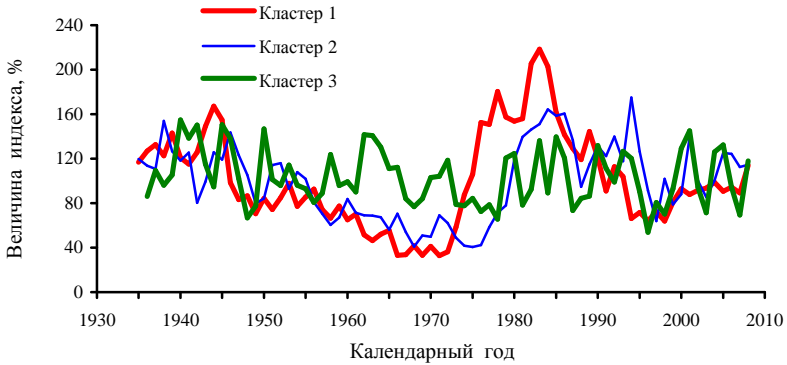


Рис. 40. Динамика средней величины индекса ширины годичных колец деревьев ели разных кластеров в разновозрастной ценопопуляции (биотоп № 1).

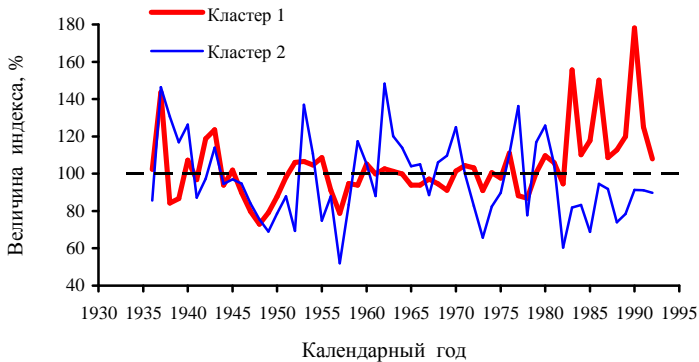


Рис. 41. Динамика средней величины индекса ширины годичных колец деревьев ели разных кластеров в условно одновозрастной ценопопуляции (биотоп № 3).

Использование индексов текущего годичного прироста деревьев для оценки их реакции на внешние воздействия не лишено некоторой доли субъективизма, проявляющегося в выборе формы функции возрастного тренда, от которого во многом зависят все характеристики вычисляемого показателя. От данного недостатка свободен в определенной мере предложенный Т.Т. Битвинским [5] *индекс чувствительности*, представляющий собой отношение годичного прироста текущего года к предыдущему, т.е. *относительную величину ускорения роста дерева* (изменения скорости текущего годичного прироста).

Проведенные нами расчеты показали, что временные ряды значений этих двух индексов – текущего прироста и чувствительности – не идентичны (рис. 42, табл. 9). Они отражают качественно различную информацию о динамике состояния деревьев и могут быть независимо друг от друга использованы для анализа протекания биогеоценотических процессов. Величина индекса чувствительности роста деревьев ели изменяется в пойменных биотопах в таких же больших пределах, как и индекса прироста (табл. 10, рис. 43). Особенно велика изменчивость показателя в сложных разновозрастных древостоях. Величина стандартного отклонения индекса чувствительности, в отличие от индекса прироста, не связана с возрастом и размерами деревьев (рис. 44), что является свидетельством различия отражаемой ими информации. Ряды индексов чувствительности роста деревьев являются, как и ряды индексов прироста, стационарными, в которых значения величин колеблются около среднего уровня, близкого к 100%, с неизменной амплитудой. Исходя из этого, они могут быть использованы для проведения спектрального анализа, позволяющего выявить в них скрытые периодические компоненты. Средняя величина индекса чувствительности роста деревьев изменяется во времени в биогеоценозах сугубо специфически (рис. 45), что свидетельствует как о неоднозначности реакций ценопопуляций ели на внешние воздействия, так и особенностей проявления в них ценотических эффектов.

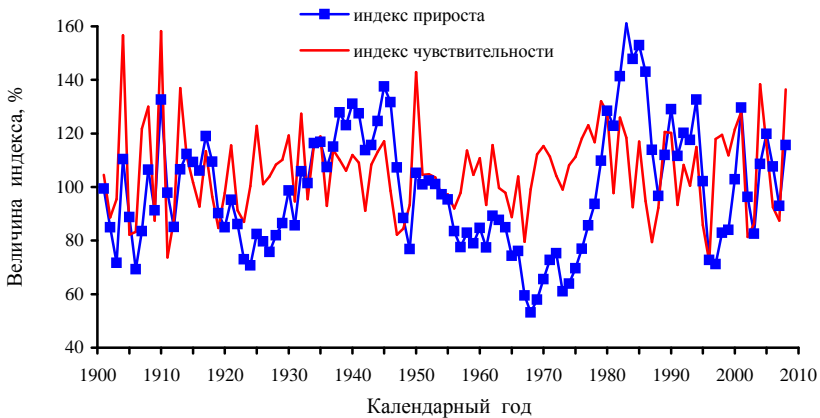


Рис. 42. Динамика величины индексов годовичного прироста и чувствительности деревьев в разновозрастной ценопопуляции ели (биотоп № 1).

Таблица 9

**Изменчивость коэффициентов корреляции между рядами индексов
текущего прироста и чувствительности роста деревьев ели**

Шифр биотопа	Показатели изменчивости коэффициента корреляции			
	Min	Max	Размах	S_x
Биотоп № 1	0,192	0,514	0,322	0,100
Биотоп № 3	0,399	0,690	0,291	0,108
Биотопы № 4-8 (ВПП)	0,239	0,544	0,305	0,107
Биотоп № 9	0,495	0,736	0,241	0,096

Таблица 10

Общая изменчивость индекса чувствительности роста деревьев ели

Шифр биотопа	N	Показатели изменчивости величины индекса					
		Mx	min	max	S_x	A	E
Биотоп № 1	923	1,06	0,35	3,20	0,38	1,350	3,275
Биотоп № 2	1635	1,07	0,13	4,00	0,43	1,742	5,959
Биотоп № 3	579	1,03	0,17	3,33	0,33	1,479	5,705
Биотопы № 4-8	561	1,07	0,17	4,40	0,47	1,978	7,801
Биотоп № 9	324	1,11	0,29	3,40	0,49	1,248	2,385

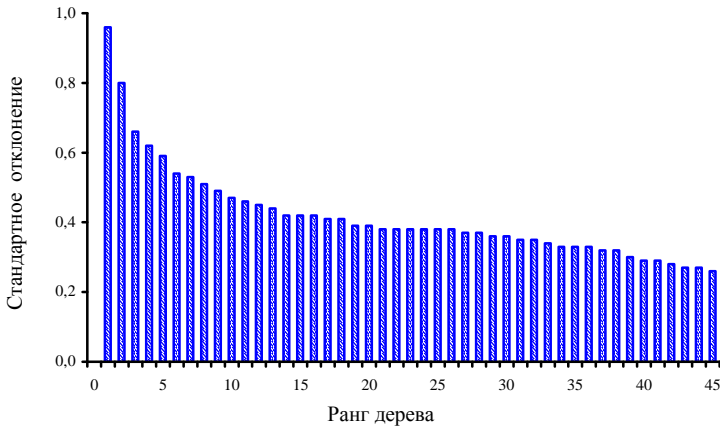


Рис. 43. Ранговое распределение учетных деревьев ели по величине стандартного отклонения индекса их чувствительности.

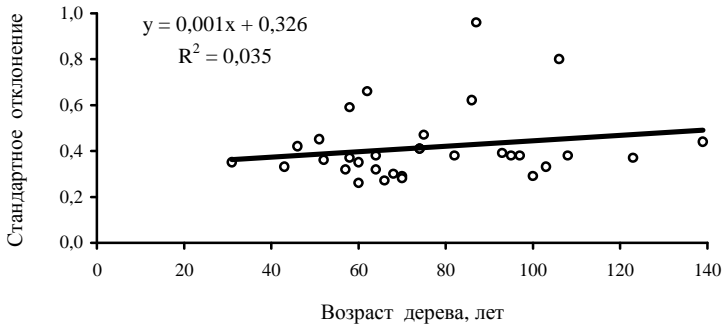


Рис. 44. Связь между индексом чувствительности роста и возрастом деревьев ели.

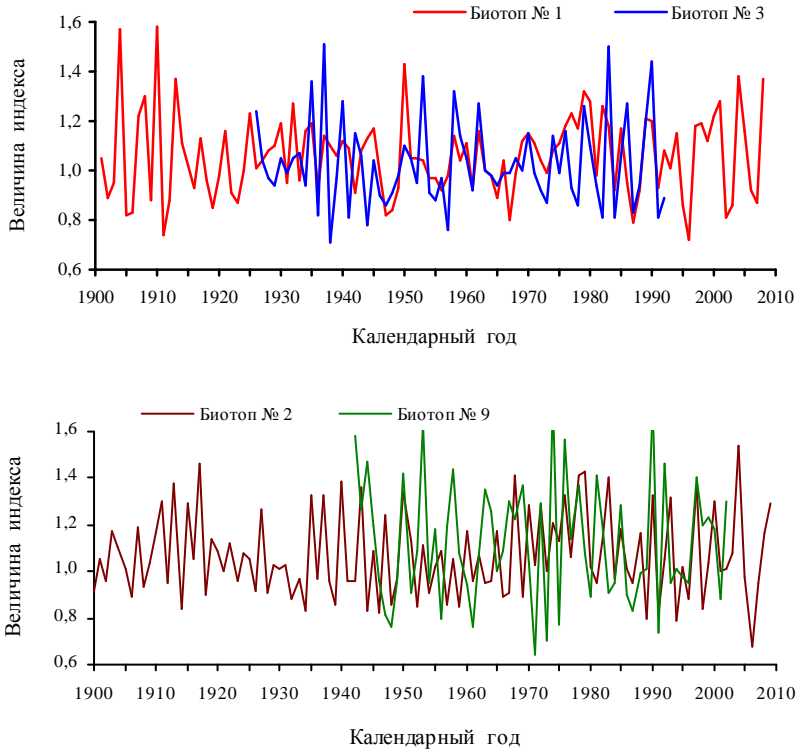


Рис. 45. Динамика средней величины индекса чувствительности роста деревьев ели в пойменных биogeocoenoses Марийского Полесья.

По характеру изменений индекса чувствительности ценопопуляции ели внутренне также очень неоднородны, о чем свидетельствует большая изменчивость значений стандартного отклонения этого показателя и коэффициента корреляции между деревьями (рис. 46, табл. 11). Дополнительным свидетельством различия реакции особей в ценопопуляциях на колебания условий среды является большая изменчивость во времени значений коэффициентов парной корреляции рядов индексов прироста одних и тех же деревьев смежных между собой лет (рис. 47).

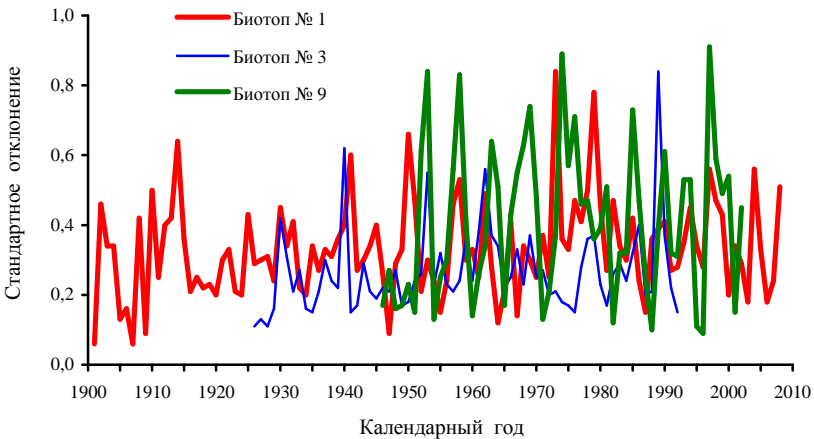


Рис. 46. Динамика величины стандартного отклонения индекса чувствительности роста деревьев ели в различных пойменных биоеценозах Марийского Полесья.

Таблица 11

Параметры изменчивости значений коэффициента корреляции между рядами индексов чувствительности роста деревьев ели в пойменных биоеценозах

Шифр биотопа	Значения статистических показателей						
	N	Mx	min	max	Sx	A	E
Биотоп № 1	36	0,035	-0,278	0,506	0,207	0,439	-0,619
Биотоп № 2	55	0,146	-0,211	0,604	0,211	0,231	-0,860
Биотоп № 3	36	0,238	-0,336	0,691	0,215	-0,146	0,301
Биотопы № 4-8	28	0,181	-0,473	0,500	0,234	-0,844	0,723
Биотоп № 9	15	0,125	-0,367	0,571	0,320	-0,230	-1,264

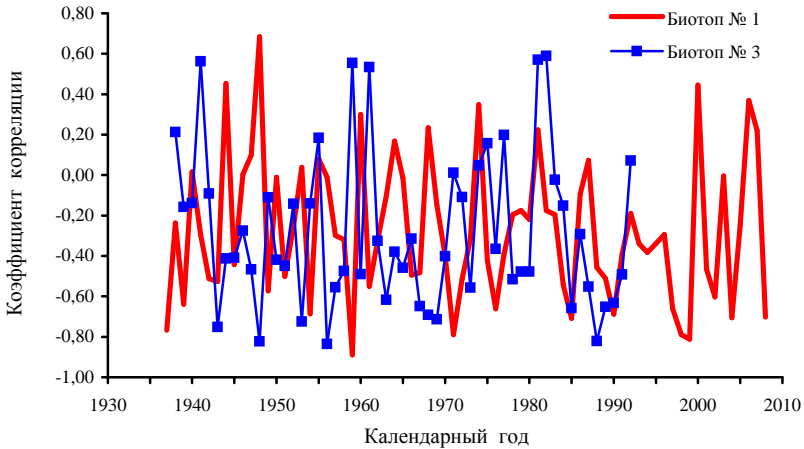


Рис. 47. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами индексов чувствительности роста смежных между собой лет.

По степени взаимного сходства рядов индексов чувствительности все деревья в биотопах объединяются друг с другом в более или менее однородные кластеры (рис. 48), существенно различающиеся между собой по характеру динамики показателя (рис. 49) и отличающиеся по своей структуре от кластеров рядов индексов ширины годичных колец.

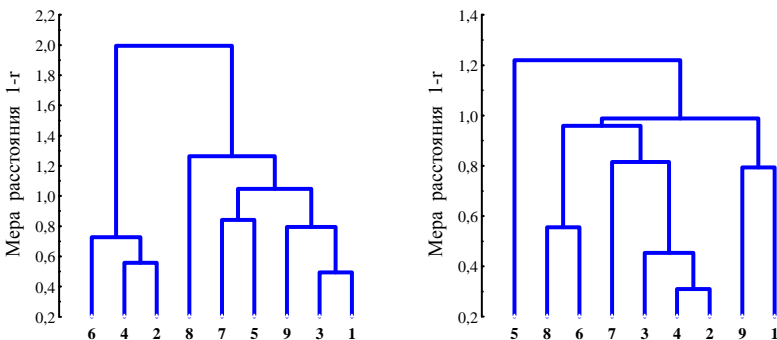


Рис. 48. Дендрограммы сходства рядов индексов чувствительности роста деревьев ели в разновозрастной (биотоп № 1 - слева) и условно разновозрастной (биотоп № 2) ценопопуляциях, построенные способом Уорда по матрицам коэффициентов корреляции.

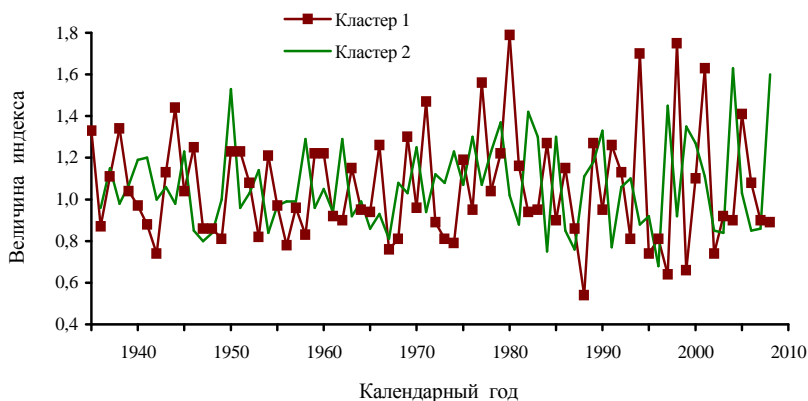


Рис. 49. Динамика средней величины индекса чувствительности роста деревьев разных кластеров в разновозрастной ценопопуляции ели (биотоп № 1).

Годичное кольцо деревьев по своей структуре, как известно, неоднородно и разделяется на слои ранней и поздней древесины. Размер этих слоев и пределы их изменчивости, сугубо специфичны (табл. 12). Характер распределения роли факторов, определяющих изменчивость ширины различных зон годичных колец деревьев, также сугубо специфичен (табл. 13). Наибольшее влияние (51,6%) на вариабельность ширины слоя ранней древесины оказывает энергия роста деревьев, выраженная средней величиной параметра. Роль этого фактора в изменчивости ширины слоя поздней древесины в два раза меньше, а основная доля вариабельности приходится на случайные факторы, т.е. специфичность реакции деревьев на изменения условий среды. Степень выраженности возрастного тренда ширины различных слоев годичного кольца и его форма у деревьев даже в пределах одного биогеоценоза довольно изменчивы (рис. 50, 51, 52, табл. 14). Какой-либо зависимости типа линии возрастного тренда от времени появления дерева в биогеоценозе не наблюдается.

Таблица 12

Общая изменчивость различных слоев годичного кольца деревьев ели (N = 324)

Структурный элемент	Показатели изменчивости ширины годичных колец					
	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %
Ранняя древесина, мм	0,89	0,10	3,30	0,55	0,03	61,5
Поздняя древесина, мм	0,34	0,05	1,70	0,22	0,01	64,9
Доля поздней древесины, %	30,9	5,00	77,1	16,6	0,92	53,6

Таблица 13

Результаты дисперсионного анализа рядов элементов структуры годичного кольца шести деревьев ели в биотопе № 9 за период с 1972 по 2001 гг.

Источник вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
Слой ранней древесины						
Годы	12,282	29	0,424	3,05	1,55	18,3
Деревья	34,538	5	6,908	49,79	2,28	51,6
Ошибка	20,116	145	0,139			30,1
Итого	66,935	179				100,0
Слой поздней древесины						
Годы	0,468	29	0,016	1,14	1,55	13,7
Деревья	0,894	5	0,179	12,65	2,28	26,2
Ошибка	2,050	145	0,014			60,1
Итого	3,412	179				100,0
Доля поздней древесины						
Годы	6626,6	29	228,5	1,92	1,55	18,0
Деревья	12838,9	5	2567,8	21,55	2,28	34,9
Ошибка	17276,4	145	119,1			47,0
Итого	36741,9	179				100,0

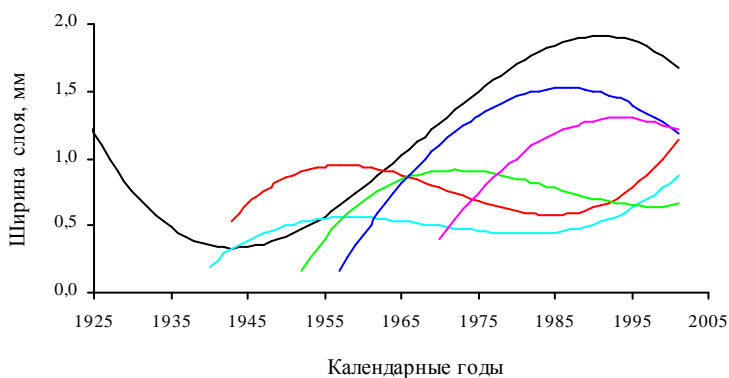


Рис. 50. Вариабельность линий возрастного тренда слоя ранней древесины годичных колец деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

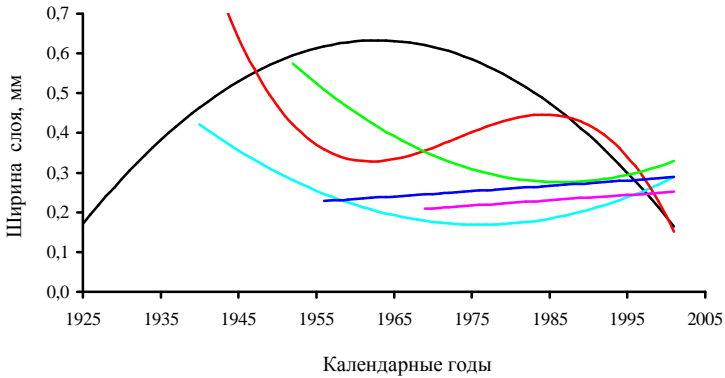


Рис. 51. Вариабельность линий возрастного тренда слоя поздней древесины годичных колец деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

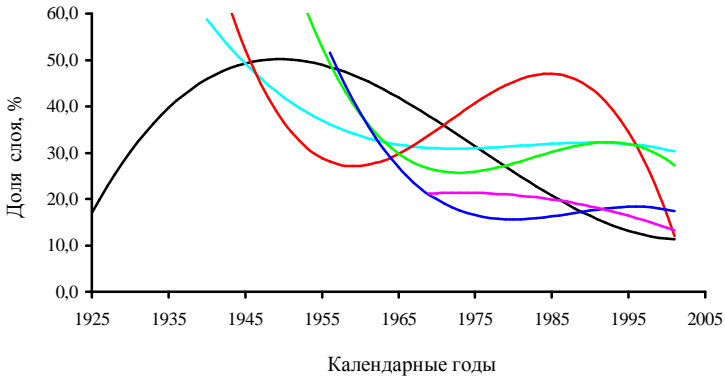


Рис. 52. Вариабельность линий возрастного тренда доли поздней древесины в годичных кольцах деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

Таблица 14

Параметры функций возрастного тренда различных элементов структуры годичного кольца деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9)

Номер дерева	Аппроксимирующая функция $Y = f[(t_i - t_0)/100]$	Значение t_0	R^2
1	2	3	4
Слой ранней древесины, мм			
1	$Y = -28,71 X^3 + 40,59 X^2 - 14,19 X + 1,80$	1920	0,632
2	$Y = 20,29 X^3 - 18,13 X^2 + 4,61 X + 0,20$	1940	0,126
3	$Y = 36,86 X^3 - 34,23 X^2 + 8,53 X + 0,31$	1940	0,167
4	$Y = 36,22 X^3 - 43,29 X^2 + 17,79 X - 1,40$	1940	0,285

Окончание таблицы 14

1	2	3	4
5	$Y = -15,72 X^2 + 11,41 X - 0,55$	1950	0,513
6	$Y = -16,32 X^2 + 14,17 X - 1,78$	1950	0,330
Слой поздней древесины, мм			
1	$Y = -3,23 X^2 + 2,77 X + 0,04$	1920	0,248
2	$Y = 1,94 X^2 - 2,18 X + 0,78$	1920	0,304
3	$Y = -21,22 X^3 + 21,13 X^2 - 6,22 X + 0,90$	1940	0,314
4	$Y = 2,51 X^2 - 1,83 X + 0,61$	1950	0,172
5	$Y = 0,135 X + 0,22$	1950	0,042
6	$Y = 0,136 X + 0,21$	1970	0,018
Доля поздней древесины, %			
1	$Y = 538,8 X^3 - 899,8 X^2 + 389,7 X - 0,34$	1920	0,527
2	$Y = -448,1 X^3 + 555,9 X^2 - 219,1 X + 58,8$	1940	0,180
3	$Y = -2400,1 X^3 + 2295,7 X^2 - 614,8 X + 77,5$	1940	0,271
4	$Y = -1783,6 X^3 + 1746,9 X^2 - 519,6 X + 74,6$	1950	0,417
5	$Y = -1320,7 X^3 + 1501,2 X^2 - 543,2 X + 79,1$	1950	0,560
6	$Y = -105,8 X^2 + 6,68 X + 21,3$	1970	0,130

Расчеты показали, что значения индексов различных структурных элементов годичного кольца деревьев изменяются в очень больших пределах (табл. 15, рис. 53, 54, 55). Особенно велика изменчивость индексов слоя поздней древесины. Какой-либо синхронности в колебаниях величины показателей не отмечено (рис. 56): коэффициент корреляции между значениями индексов слоев ранней и поздней древесины в пределах одних и тех же деревьев варьирует от -0,14 до 0,24.

Таблица 15

Изменчивость индексов различных структурных элементов годичного кольца деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9, N = 330)

Структурный элемент	Показатели изменчивости величины индекса				
	min	max	S_x	A	E
Слой ранней древесины	21,6	239,3	40,6	0,716	0,497
Слой поздней древесины	12,6	274,6	43,7	1,220	2,251
Доля поздней древесины	12,2	231,0	37,8	0,470	0,016

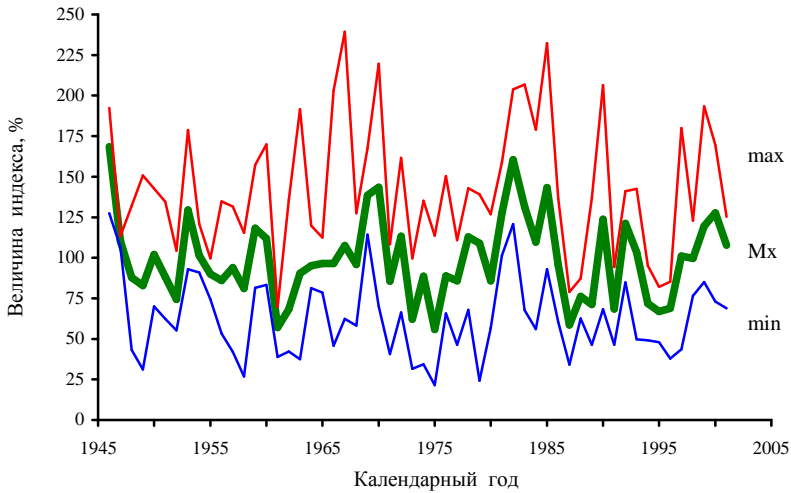


Рис. 53. Динамика величины индексов слоя ранней древесины годичного кольца деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

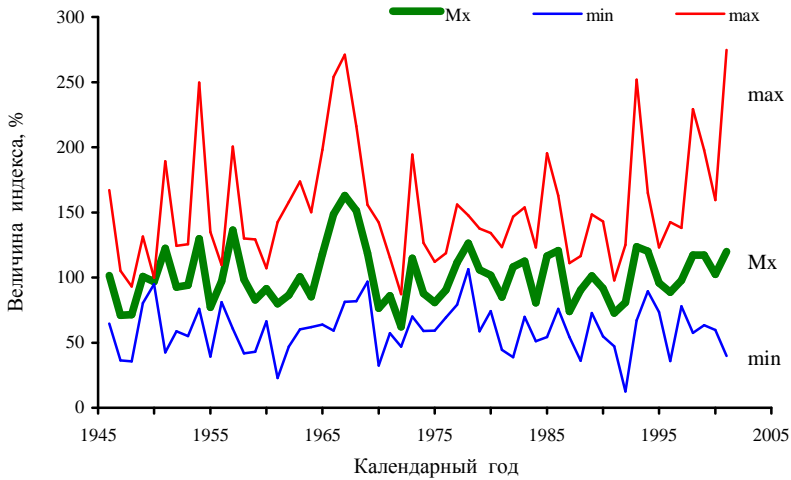


Рис. 54. Динамика величины индексов слоя поздней древесины годичного кольца деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

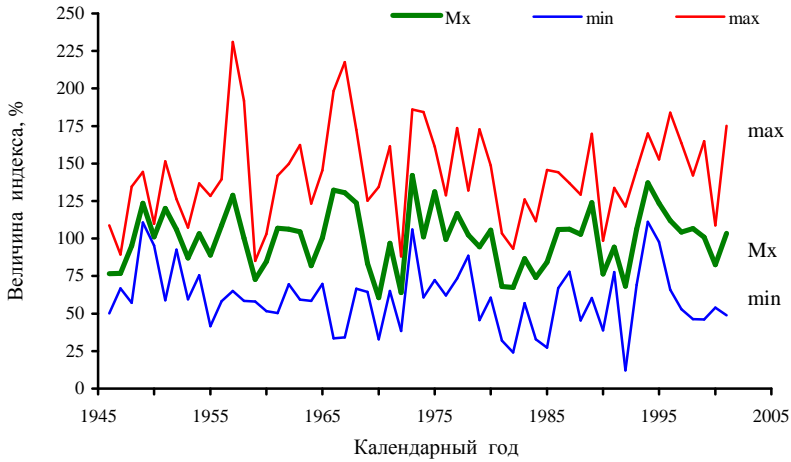


Рис. 55. Динамика величины индексов доли поздней древесины годичного кольца деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

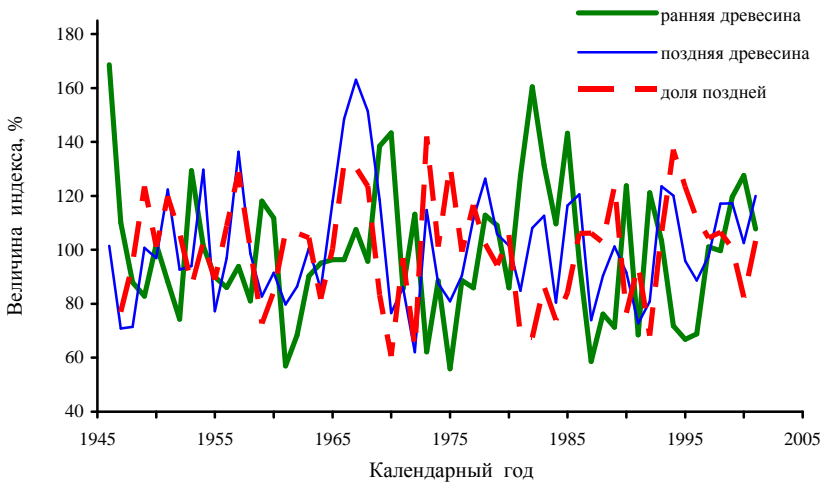


Рис. 56. Динамика средней величины индексов различных структурных элементов годичного кольца деревьев ели в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

Очень слабо выражена также синхронность динамических рядов индексов ширины слоя ранней и поздней древесины разных деревьев в пределах одного биогеоценоза, о чем убедительно свидетельствуют данные корреляционного и спектрального анализа (табл. 16 и 17). По рядам динамики индексов дерева объединяются друг с другом в более или менее однородные, но сугубо специфичные для каждого слоя древесины кластеры (рис. 57), различающиеся между собой по характеру реакции на изменения условий среды (рис. 58, 59 и 60).

Таблица 16

Матрица коэффициентов парной корреляции между рядами индексов слоев годовичного кольца разных деревьев ели в биотопе № 9

Номер дерева	Значения коэффициентов корреляции между деревьями					
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
Индекс слоя ранней древесины						
№ 1	1,000					
№ 2	0,187	1,000				
№ 3	0,122	0,420	1,000			
№ 4	0,181	0,259	0,538	1,000		
№ 5	0,082	0,512	0,409	0,646	1,000	
№ 6	0,347	0,423	0,335	0,647	0,694	1,000
Индекс слоя поздней древесины						
№ 1	1,000					
№ 2	0,154	1,000				
№ 3	0,080	0,046	1,000			
№ 4	0,162	-0,012	-0,141	1,000		
№ 5	0,034	-0,056	-0,165	0,215	1,000	
№ 6	-0,244	0,003	-0,036	0,422	0,128	1,000

Таблица 17

Результаты спектрального анализа рядов индексов различных слоев годовичных колец деревьев ели в пойменном биогеоценозе № 9, проведенного методом Фурье

Номер дерева	Период (числитель, лет) и амплитуда (знаменатель, %) пяти наиболее весомых гармоник				
	первой	второй	третьей	четвертой	пятой
1	2	3	4	5	6
Слой ранней древесины					
1	26,7 / 17,8	40,0 / 17,4	11,4 / 16,8	13,3 / 16,5	20,0 / 14,2
2	4,3 / 25,3	7,5 / 24,6	20,0 / 24,2	2,3 / 23,2	3,8 / 20,4
3	2,0 / 26,2	18,7 / 20,2	2,3 / 18,1	2,2 / 16,4	8,0 / 16,1
4	12,0 / 15,9	16,0 / 15,2	4,4 / 13,7	6,0 / 12,9	4,8 / 11,9
5	14,0 / 17,5	10,5 / 16,9	7,0 / 15,8	2,3 / 13,1	42,0 / 12,7
6	15,0 / 19,3	7,5 / 17,4	30,0 / 15,3	10,0 / 13,7	3,8 / 12,5

1	2	3	4	5	6
Слой поздней древесины					
1	39,0 / 35,3	11,1 / 27,4	6,5 / 22,8	15,6 / 22,3	7,1 / 17,6
2	2,5 / 17,5	8,9 / 17,4	7,8 / 14,9	2,3 / 14,3	10,3 / 13,6
3	2,2 / 17,5	5,3 / 16,0	2,0 / 14,6	2,6 / 13,5	4,5 / 13,2
4	12,5 / 32,0	16,7 / 22,2	8,3 / 19,1	6,3 / 16,7	3,1 / 14,8
5	9,2 / 20,4	5,1 / 15,6	2,7 / 14,3	2,0 / 13,4	3,8 / 13,2
6	30,0 / 25,0	5,0 / 19,8	15,0 / 19,5	2,3 / 17,6	3,3 / 14,8

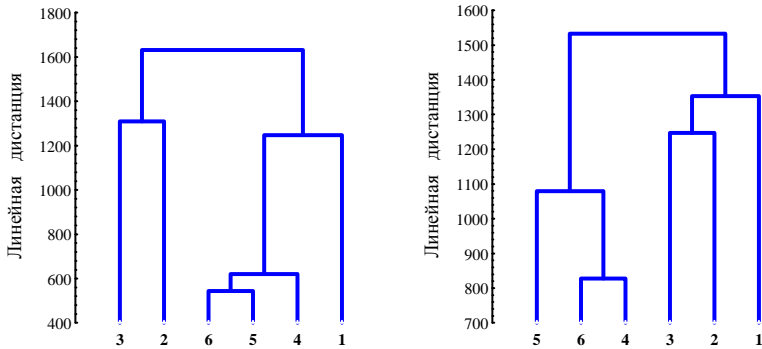


Рис. 57. Дендрограммы сходства рядов индексов ширины слоев ранней и поздней древесины (сверху вниз) в годовичных кольцах деревьев ели в биотопе № 9, построенные способом Уорда по расстоянию Евклида.

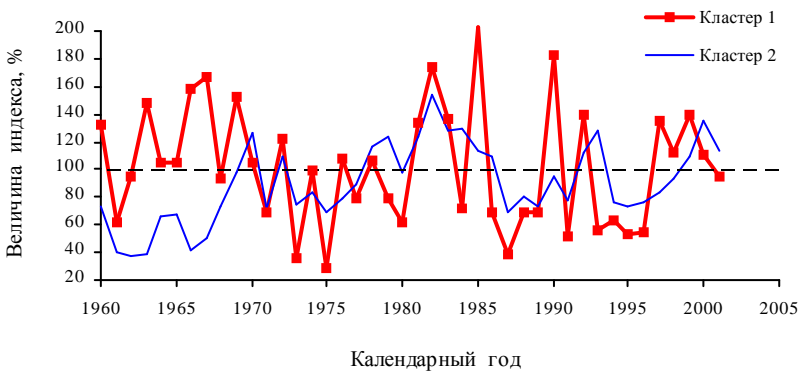


Рис. 58. Динамика средней величины индексов слоя ранней древесины годовичного кольца деревьев ели разных кластеров в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

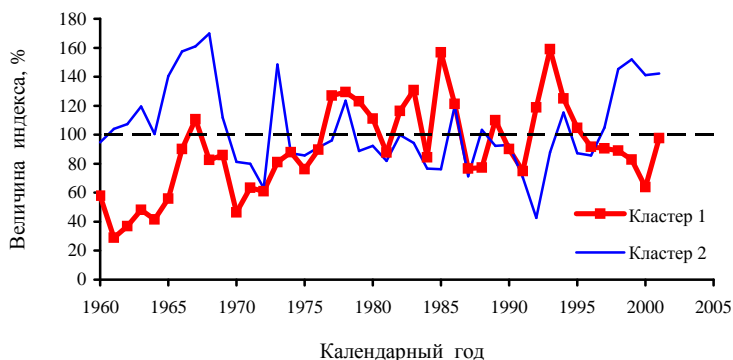


Рис. 59. Динамика средней величины индексов слоя поздней древесины годичного кольца деревьев ели разных кластеров в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

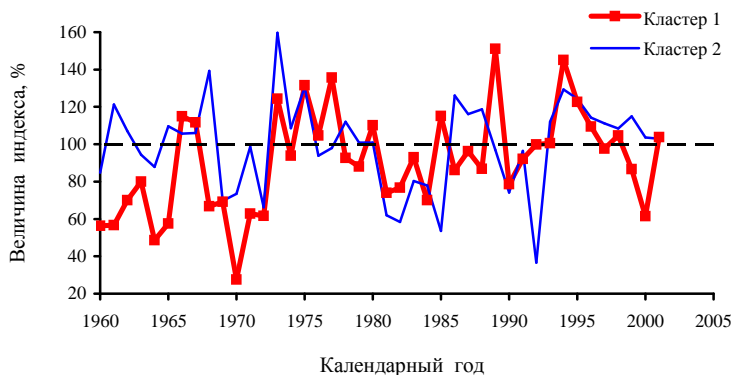


Рис. 60. Динамика средней величины индексов доли поздней древесины в годичных кольцах деревьев ели разных кластеров в пойме реки Малая Кокшага (биотоп № 9).

Все отмеченное выше отражает в основном только внешнюю, феноменологическую сторону процесса роста деревьев, не вскрывая его сути, т.е. роли определяющих его причин. Какие же факторы вызывают ритмику роста деревьев, т.е. чередование периодов подъема и спада величины их текущего годичного прироста, а также других описанных выше параметров? Одной из причин этого феномена, как показывают многочисленные исследования [1, 5, 11, 12, 16, 29, 35, 43, 44, 46, 47, 57-59, 62-64], являются флуктуации метеорологических параметров. Они, однако, наиболее резко проявляются в экстремальных условиях произра-

стания деревьев (в высокогорьях, лесотундре и лесостепи), где либо температура, либо осадки лимитируют протекание физиологических процессов. В лесах умеренной зоны влияние климата на рост деревьев менее выражено, так как колебания метеопараметров не выходят, как правило, далеко за пределы зоны физиологического оптимума растений и лимитирующие факторы меняются между собой местами не только в многолетнем плане, но и в течение одного года. Следует также отметить, что погодные условия года могут быть охарактеризованы множеством параметров, каждый из которых, во-первых, неодинаково влияет на формирование структуры годичного кольца деревьев, а, во-вторых, не отличается большой стабильностью даже в пределах небольшого отрезка времени. Все это сильно усложняет задачу по выявлению роли метеорологических факторов в изменчивости годичного прироста деревьев. Не случайно, поэтому, многие исследователи [11, 12, 16, 29, 35, 43, 44, 46, 47, 58, 59] отмечают невысокую связь прироста с величиной метеопараметров, объясняющую не более 20% общей дисперсии показателя (значения коэффициента корреляции обычно не превышают 0,4). Собственно говоря, при наличии отмеченной выше большой асинхронности возрастной динамики параметров годичного прироста деревьев трудно ожидать наличия тесной связи с погодными условиями ритмики роста всего древостоя.

Проведенные нами расчеты показали, что на величину индекса слоя ранней древесины небольшое, но достоверное влияние оказывает средняя температура воздуха начала вегетационного периода (табл. 18). Величина отклика деревьев на данный климатический сигнал у деревьев различна, однако направление его отклика во всех случаях обратное, т.е. чем ниже температура воздуха в мае и июне, тем выше величина индекса прироста. Такой отклик деревьев на воздействие этих метеофакторов только на первый взгляд может показаться парадоксальным. Дело в том, что высокая температура воздуха в начале вегетации приводит к нарушению баланса между испарением воды кронами деревьев ели и поступлением ее от корней, которые, находясь в холодной и влажной почве пойменных биотопов, еще очень слабо работают.

По величине отклика годичного слоя ранней древесины на многолетние колебания температуры воздуха мая и июня все деревья в биотопах можно разбить на два кластера, каждому из которых свойственны свои значения параметров уравнений регрессии:

$$\text{— кластер № 1 } Y = 327,2 - 6,49 \cdot t_5 - 8,89 \cdot t_6; R^2 = 0,310;$$

$$\text{— кластер № 2 } Y = 175,9 - 3,87 \cdot t_5 - 2,36 \cdot t_6; R^2 = 0,117;$$

где Y – величина индекса слоя ранней древесины, %; t – средняя месячная температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$) в мае (t_5) и июне (t_6).

Таблица 18

Влияние средней температуры воздуха различных месяцев года на изменчивость индексов слоя ранней древесины у деревьев ели в пойменном биотопе № 9

Фактор	Значения коэффициентов корреляции у различных деревьев*						
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	Среднее
Предыдущий год							
Январь	0,067	0,203	0,124	-0,058	0,138	0,394	0,144
Февраль	-0,057	-0,117	0,032	-0,221	-0,230	-0,164	-0,126
Март	-0,219	0,011	-0,101	-0,322	-0,209	-0,258	-0,183
Апрель	-0,235	-0,126	-0,118	-0,049	-0,091	-0,112	-0,122
Май	-0,072	0,050	-0,026	-0,336	-0,209	-0,150	-0,124
Июнь	-0,062	0,014	0,012	-0,084	-0,096	-0,148	-0,061
Июль	-0,110	0,100	0,151	-0,135	-0,184	-0,148	-0,054
Август	-0,153	-0,137	-0,134	-0,039	-0,071	-0,106	-0,107
Сентябрь	0,043	-0,143	0,172	0,086	-0,020	0,045	0,031
Октябрь	0,101	-0,086	0,000	-0,017	0,017	-0,011	0,001
Ноябрь	-0,204	0,054	0,109	0,204	0,193	0,150	0,084
Декабрь	0,024	-0,346	0,128	0,088	-0,249	0,116	-0,040
Текущий год							
Январь	0,228	-0,170	0,030	-0,045	0,062	0,292	0,066
Февраль	-0,146	-0,151	-0,075	-0,091	-0,039	-0,177	-0,113
Март	-0,224	-0,105	0,011	-0,059	0,034	-0,071	-0,069
Апрель	-0,072	-0,132	0,195	0,004	-0,065	-0,112	-0,030
Май	0,010	-0,260	-0,345	-0,269	-0,370	-0,343	-0,263
Июнь	-0,070	-0,263	-0,463	-0,316	-0,284	-0,516	-0,319
Июль	-0,062	-0,092	0,126	0,177	0,004	-0,051	0,017
Август	0,079	0,224	0,157	0,223	0,167	0,017	0,144

Примечание: полужирным шрифтом выделены значения, достоверные при $P = 0,95$

У большинства деревьев, как показали расчеты, колебания величины индекса годичного слоя поздней древесины практически не связаны с изменением метеопараметров текущего года (табл. 19). Лишь у одного дерева из шести проявилось достоверное обратное влияние февральской температуры и еще у одного – июньской и июльской. Влияние погодных условий предшествующего и текущего годов, а также солнечной и геомагнитной активности на величину изменчивости индекса общего годичного слоя древесины каждого дерева также сугубо специфично и в большинстве случаев статистически недостоверно (табл. 20). Об отсутствии влияния солнечной и геомагнитной активности, выраженных

через числа Вольфа (W) и индекс Аа, на ритмику радиального прироста деревьев свидетельствуют и результаты приведенного выше спектрального анализа, не выявившего в рядах индексов ширины годичных колец специфических 11-летних гармоник.

Таблица 19

Значения коэффициентов корреляции между рядами индексов слоя поздней древесины у деревьев ели в пойменном биогеоценозе № 9 и средней температуры воздуха в различные месяцы текущего года

Фактор	Значения коэффициентов корреляции различных деревьев						
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	Среднее
Январь	0,062	-0,052	-0,014	-0,115	0,037	0,108	0,004
Февраль	-0,019	-0,093	0,158	-0,464	-0,130	-0,121	-0,112
Март	0,113	0,016	-0,001	0,129	-0,017	0,055	0,049
Апрель	0,176	0,036	0,089	0,168	0,098	-0,097	0,078
Май	0,060	-0,050	-0,138	-0,036	0,199	-0,083	-0,008
Июнь	0,028	-0,021	0,002	-0,201	0,017	-0,396	-0,095
Июль	0,015	-0,023	-0,224	-0,148	-0,094	-0,345	-0,136
Август	-0,055	0,045	0,031	0,164	0,039	-0,163	0,010

Примечание: полужирным шрифтом выделены значения, достоверные при $P = 0,95$

Таблица 20

Изменчивость значений коэффициентов корреляции между рядами индексов общей ширины годичных колец деревьев ели в пойменных биогеоценозах, средней месячной температуры воздуха, солнечной и геомагнитной активности

Фактор	Статистики рядов коэффициента корреляции					
	min	max	Размах	Среднее	А	Е
1	2	3	4	5	6	7
Предыдущий год						
Январь	-0,175	0,365	0,540	0,105	-0,269	0,744
Февраль	-0,386	0,282	0,668	0,000	-0,355	0,151
Март	-0,298	0,209	0,507	-0,044	-0,139	-0,879
Апрель	-0,287	0,195	0,482	-0,051	-0,151	0,509
Май	-0,321	0,115	0,437	-0,072	-0,454	-0,608
Июнь	-0,307	0,148	0,455	-0,060	-0,602	0,132
Июль	-0,212	0,272	0,484	0,039	-0,251	-0,621
Август	-0,217	0,188	0,405	-0,037	0,178	0,081
Сентябрь	-0,156	0,239	0,395	0,026	-0,002	0,058
Октябрь	-0,275	0,256	0,531	0,004	0,243	0,261
Ноябрь	-0,268	0,424	0,692	0,025	0,349	1,778
Декабрь	-0,280	0,356	0,636	0,005	0,094	0,932
W	-0,276	0,481	0,757	0,039	0,882	2,006
Аа	-0,227	0,571	0,797	0,053	0,810	0,544

1	2	3	4	5	6	7
Текущий год						
Январь	-0,305	0,334	0,639	0,044	-0,323	-0,442
Февраль	-0,291	0,422	0,714	0,029	0,519	1,433
Март	-0,177	0,278	0,455	0,022	0,102	-0,571
Апрель	-0,220	0,242	0,462	0,024	-0,431	-0,443
Май	-0,429	0,159	0,588	-0,133	-0,296	-0,371
Июнь	-0,492	0,157	0,649	-0,122	-0,487	-0,109
Июль	-0,148	0,332	0,481	0,025	1,201	2,877
Август	-0,243	0,233	0,476	0,018	-0,082	-0,498
W	-0,225	0,473	0,698	0,018	1,177	2,397
Aa	-0,363	0,431	0,793	0,029	0,217	0,079

Корреляционный анализ далеко не во всех случаях позволяет достаточно надежно оценить вклад того или иного фактора в общую дисперсию исследуемого параметра, так как его использование возможно лишь при условии нормального распределения значений показателей в анализируемых статистических рядах. Попробуем подойти к оценке влияния метеофакторов менее строго и рассмотрим характер изменения индексов ширины годичных колец деревьев в периоды погодных аномалий. Одна из наиболее значительных погодных аномалий отмечалась на территории республики в 1921 году и была связана с жесточайшей засухой и сильной жарой, продолжавшихся в течение всего вегетационного периода и приведших к массовым лесным пожарам [38]. Данная погодная аномалия не вызвала особо резких изменений хода роста деревьев ели в пойменных биотопах, но привела к смене рангового положения особей в ценопопуляциях: деревья, лидирующие по величине прироста до засухи, перешли после засухи в аутсайдеры (рис. 61). Следующая сильная засуха, отмечавшаяся в 1936 году и сопровождавшаяся высокими температурами воздуха в летние месяцы, не изменила этого порядка. Погодные аномалии, выражавшиеся в виде очень морозных зим, обусловивших массовое отмирание деревьев дуба в центральных регионах России, отмечались в 1941/1942 и 1955/1956 годах [26, 52, 60]. Ряд следовавших друг за другом погодных аномалий отмечался также в период с 1972 по 1990 годы (засуха 1972 года, положительные аномалии летних температур в 1981 и 1988 гг., отрицательные, сопровождавшиеся избытком осадков – в 1978 и 1980 гг.). Реакция деревьев на эти аномалии была в каждом биотопе различной и в целом слабой (рис. 62, 63), что свидетельствует о ведущей роли в процессе их роста не климатических, а иных факторов.

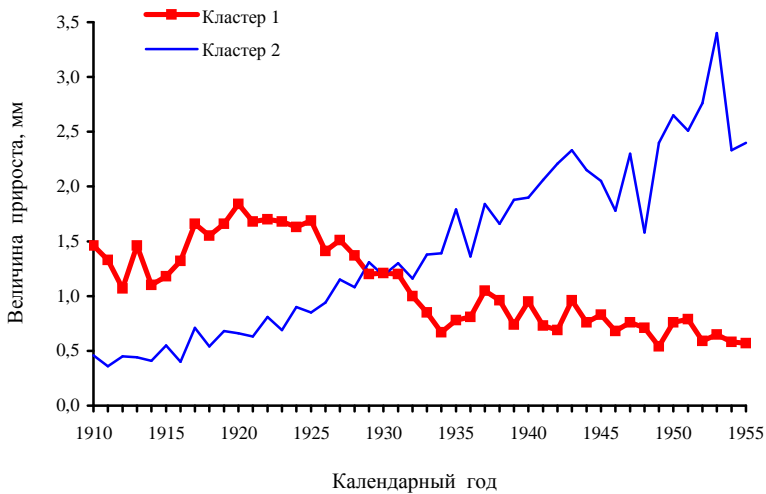
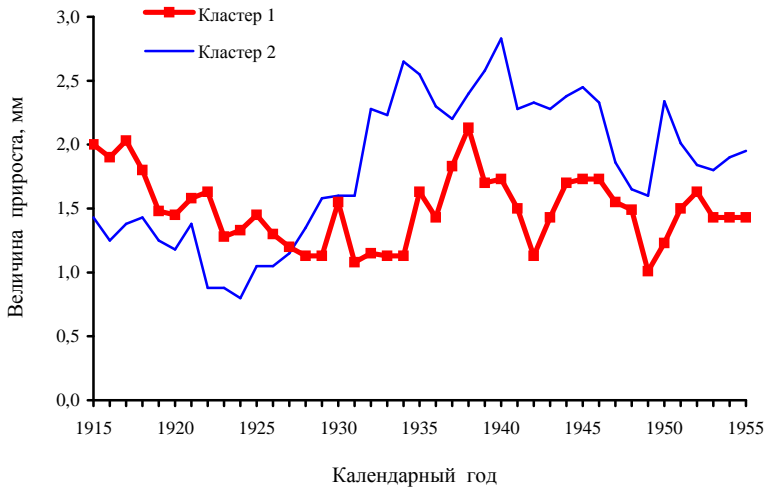


Рис. 61. Динамика ширины годичных колец деревьев ели в разновозрастных ценопопуляциях (верхний график - биотоп № 1, нижний - биотоп № 2) до и после засух 1921 и 1936 гг.

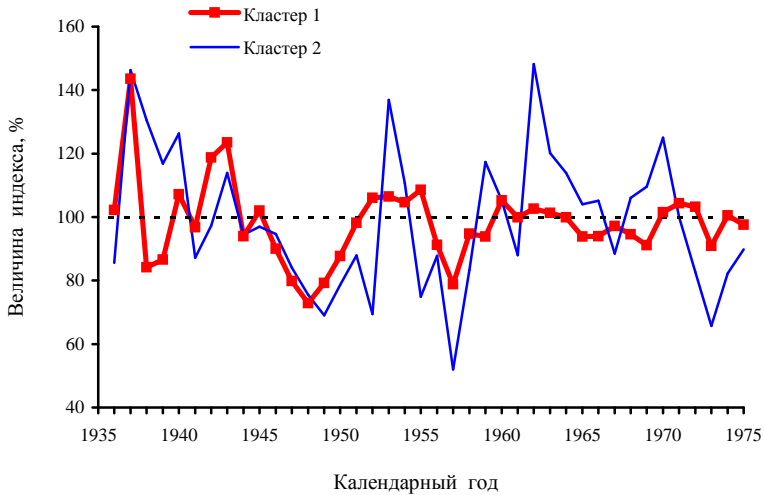
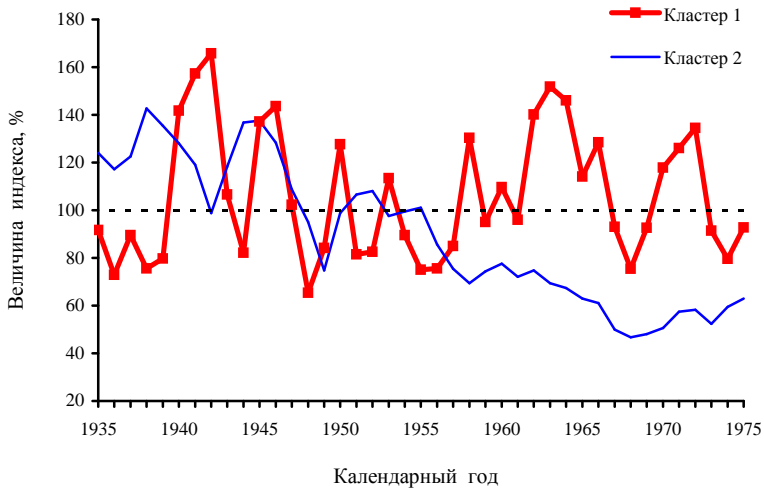


Рис. 62. Динамика индексов ширины годичных колец деревьев в разновозрастной (верхний график, биотоп № 1) и условно одновозрастной (биотоп № 3) ценопопуляциях ели в период проявления погодных аномалий 1941-1956 гг.

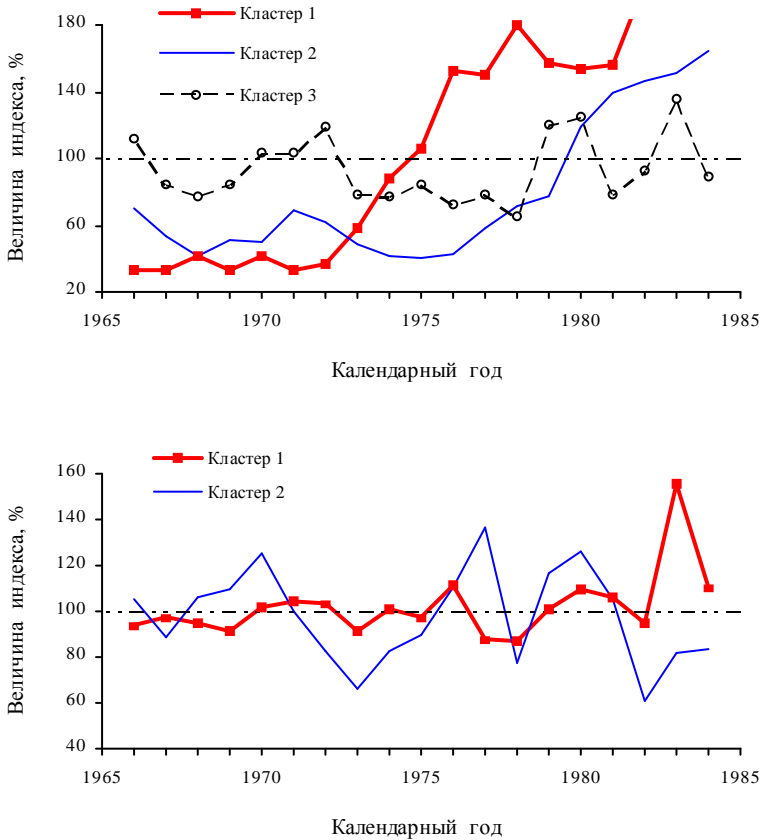


Рис. 63. Динамика индексов ширины годичных колец деревьев в разновозрастной (верхний график, биотоп № 1) и условно разновозрастной (биотоп № 3) ценопопуляциях ели в период проявления погодных аномалий 1972-1988 гг.

Причиной ритмики роста растений является, по мнению физиолога Г. Клебса, высказанному им еще в конце 19 века [41], не колебания метеопараметров, которые оказывают на этот процесс только лишь некоторое модифицирующее воздействие. Снижение текущего прироста у растений происходит в результате истощения запасов питательных веществ в их прикорневой зоне, после восстановления которых прирост вновь увеличивается. Таким образом, каждое дерево в лесу образует с прилегающей к нему почвой, населенной грибами, беспозвоночными и микроорганизмами, достаточно автономную саморегулирующуюся ди-

намическую микроэкосистему, функционирующую на основе взаимобратных связей, вызывающих колебательный режим ее состояния. Время восстановления запасов питательных веществ в почве зависит от ее механического состава, физико-химических свойств и уровня залегания грунтовых вод и режима их проточности, а также морфологических особенностей каждого дерева, в особенности корневых систем, его физиологического состояния и биотического окружения. Возможно, что в жестких лесорастительных условиях время релаксации во многом определяется метеофакторами, но по мере увеличения богатства и улучшения водного режима почв их роль постепенно снижается, исчезая практически полностью в пойменных биотопах.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что ценопопуляции ели в пойменных биогеоценозах по характеру роста слагающих их деревьев не являются жестко организованными сообществами, а представляют собой лишь частично упорядоченную совокупность особей, слабо и не одинаково реагирующих на флуктуации климата. Для этой совокупности деревьев можно более или менее уверенно определить лишь вероятные границы возрастных изменений размеров и текущего годичного прироста, но нельзя спрогнозировать динамику параметров каждой отдельной особи из-за стохастичности их развития. Недостаточно жесткая организованность ценопопуляций не снижает, однако, их жизнеспособности, а, наоборот, служит необходимым условием их устойчивого существования в изменяющихся условиях среды [19, 21]. Наличие в них особей с различной реакцией на изменения условий среды, которые были выявлены не только нами, но и другими исследователями [53], 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, снизить напряженность конкурентных отношений. Внутривидовое разнообразие, неоднородность (гетерогенность) ценопопуляций является одним из проявлений феномена биологического разнообразия, которое служит как материалом эволюции, так и фактором ее стабилизации, потенциальным источником движения и прогресса, определяющим направление и темпы развития популяций, экосистем и биосферы [55, 56]. Гетерогенность ценопопуляций, наличие в них определенного хаоса, способствует поддержанию гомеостаза в биогеоценозе благодаря нивелированию годичного прироста биомассы и повышению эффективности использования индивидуумами энергетических и материальных ресурсов среды, которые всегда ограничены.

Библиографический список

1. Андреев С.Г., Ваганов Е.А., Наурзбаев М.М., Тулохонов А.К. Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейнах озера Байкал // География и природные ресурсы. – 2001. № 4. С. 43-49.
2. Антанайтис В.В. Изучение роста древостоев на экологической основе // Закономерности роста и производительности древостоев. – Каунас, 1985. С. 11-14.
3. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. – М.: Мир, 1982. 488 с.
4. Бенькова А.В., Тарасова В.В. Ширина годичного кольца как показатель гетерогенности естественных и искусственных лесных насаждений // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. – Красноярск, 2004. С. 404-406.
5. Битвинскас, Т.Т. Дендроклиматические исследования. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
6. Битков Л.М. Хронобиологическая концепция лесоводства по результатам исследований в ельниках // Лесохозяйственная информация. – 2008. № 5. С. 23-36.
7. Бриллинджер Д. Временные ряды. Обработка данных и теория. – М.: Мир, 1980. 536 с.
8. Бузыкин А.И., Дашковская И.С., Хлебопрос Р.Г. Интегральная характеристика динамики ширины годичных колец одновозрастного древостоя // Мониторинг лесных экосистем. – Каунас, 1986. С. 57-58.
9. Бузыкин А.И., Бузыкин А.И., Хлебопрос Р.Г. Формирование и смена поколений хвойных // Пространственно-временная структура лесных биогеоценозов. – Новосибирск: Наука, 1981. С. 3-13.
10. Бузыкин А.И., Дашковская И.С., Хлебопрос Р.Г. Характеристика динамики радиального прироста древостоев // Лесоведение. – 1986. № 6. С. 31-38.
11. Ваганов Е.А., Качаев А.В. Дендрохронологический анализ роста сосны в лесоболотных фитоценозах Томской области // Лесоведение. – 1992. № 6. С. 3-10.
12. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. – Новосибирск: Наука, 1996. 245 с.
13. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. – Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
14. Гортинский Г.Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. – Л.: Наука, 1969. С. 33-49.
15. Гортинский Г.Б. К познанию процесса дифференциации деревьев в еловых древостоях южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. – Л.: Наука, 1970. С. 43-55.
16. Гортинский Г.Б., Евдокимов В.Н., Феклисов П.А., Барзут В.М. Многолетняя динамика прироста хвойных на европейском Севере // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 131-134.
17. Гортинский Г.Б., Евдокимов В.Н., Феклисов П.А. Об экологических факторах, определяющих многолетнюю динамику годичного прироста в сосняках Европейского Севера // Экология и защита леса (патология леса и охрана природы): Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1983. С. 11-15.
18. Демаков Ю.П., Алексеев И.А. Изреживание леса как циклический процесс // Циклы природы и общества: Матер. IV Международ. конф. Ч. 1. – Ставрополь, 1996. С. 344-345.
19. Демаков Ю.П. Возможности дендрохронологии в индикации и прогнозе течения природных и антропогенно обусловленных процессов // Математические и физические методы в экологии и мониторинге природной среды. – М., 2001. С. 257-263.

20. 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-B97.
21. Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000. 416 с.
22. Демаков Ю.П., Козлова И.А. Динамика радиального прироста деревьев в климатических сосняках сфагновых на стационарных объектах ТатЛЮС в Республике Марий Эл // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов Волжско-Камского региона. – Казань, 2004. С. 102-108.
23. Демаков Ю.П., Козлова И.А. Итоги многолетних наблюдений за дифференциацией деревьев на стационарных объектах ТатЛЮС в сосняках Республики Марий Эл // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов Волжско-Камского региона. – Казань, 2004. С. 109-115.
24. Демаков Ю.П., Пчелин В.И., Патрикеев Е.И. Особенности процесса дифференциации деревьев по диаметру в культуре сосны // Современные проблемы теории и практики лесного хозяйства. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. С. 108-112.
25. Демаков Ю.П., Сафин М.Г., Тишин Д.В. Особенности радиального прироста деревьев в климатических сосняках сфагновых Марийского Полесья // Дендрэкология и лесовосстановление. Материалы Всеросс. конф. – Красноярск, 2007. С. 40-42.
26. 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.
27. Демаков Ю.П., Козлова И.А., Медведкова Е.А. Использование рядов радиального годичного прироста ствола для оценки условий среды и жизнеспособности деревьев // Проблемы государственного мониторинга природной среды на территории Республики Марий Эл: Матер. первой республ. научно-практ. конф. 25-26 июня 2002 г. – Йошкар-Ола, 2002. С. 105-110.
28. Демиденко Е.З. Оптимизация и регрессия. – М.: Наука, 1989. 292 с.
29. 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.
30. Денисов А.К. Защитно-водоохранная роль прирусловых лесов и принципы хозяйства в них. – М.: Гослесбумиздат, 1963. 140 с.
31. Денисов А.К. Пойменные дубравы лесной зоны. – М.-Л.: Гослесбумиздат, 1954. 84 с.
32. Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. – М.: Статистика, 1973. 392 с.
33. Дюран Б., Одел П. Кластерный анализ. – М.: Статистика, 1977. 127 с.
34. Журбенко И.Г. Спектральный анализ временных рядов. – М.: МГУ, 1982. 168 с.
35. Иванов В.П., Глазун И.Н., Нартов Д.И., Марченко С.И., Акименков Н.В., Шершаков Д.А. Дендроклиматический анализ роста основных лесообразователей в насаждениях сложной группы типов леса на территории Брянской области // Международное сотрудничество в лесном секторе: баланс образования, науки и производства: Матер. Междунар. конф. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2009. С. 23-27.
36. Исаев А.В. Формирование почвенного и растительного покрова в поймах речных долин Марийского Полесья (на примере территории заповедника «Большая Кокшага»). – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. 240 с.
37. Карпавичюс И.А. Связь изменчивости радиального прироста сосны обыкновенной с морфологическими признаками // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 86-90.
38. Кедров Н.И. Очерк лесов Казанского края. – Казань, 1923. 124 с.

39. Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. – М.: Мир, 1976. 736 с.
40. Ким Дж., Ким О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. О. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. – М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
41. Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. – М., 1903.
42. Комин Г.Е. Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов // Лесоведение. – 1990. № 2. С. 3-11.
43. Комин Г.Е. Колебания климата и производительность лесов // Леса Урала и хозяйство в них. – Свердловск, 1968. Вып. 2. С. 49-52.
44. 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. – Каунас, 1972. С. 55-61.
45. Кузьмичев В.В. Внешние и внутренние факторы процесса прироста древесных растений // Мониторинг лесных экосистем. – Каунас, 1986. С. 294-295.
46. Ловелиус Н.В. Изменчивость прироста деревьев (дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий). – Л.: Наука, 1979. 230 с.
47. Магда В.Н., Ваганов Е.А. Климатический отклик прироста деревьев в горных лесостепях Алтае-Саянского региона // Известия РАН. Сер. географ. – 2006. № 5. С. 92-100.
48. Мазепа В.С. Использование спектрального представления и линейной фильтрации стационарных последовательностей при анализе цикличности в дендрохронологических рядах // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 49-68.
49. Малоквасов Д.С. К методике дендроклиматического изучения колебаний радиального прироста в разновозрастных древостоях кедра корейского // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 39-43.
50. Маслаков Е.Л. Формирование сосновых молодняков. – М.: Лесная пром-сть, 1984. 168 с.
51. Мельников Е.С. Пространственная характеристика колебаний прироста в смешанном двухъярусном древостое // Закономерности роста и производительности древостоев. – Каунас, 1985. С. 109-111.
52. Мурзов А.И. Состояние высокоствольных дубрав Среднего Поволжья и пути их улучшения // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: Сб. науч. трудов – М.: ВНИИЛМ, 1984. С. 3-15.
53. Розанов М.И. Кривые роста деревьев как источник информации о некоторых геофизических и геофизических процессах // Солнце, электричество, жизнь. – М.: МГУ, 1972. С. 44-48.
54. Сабиров Р.Н. Дендроклиматический анализ радиального прироста лесообразующих хвойных видов Южного Приморья // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 102-108.
55. Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. – 1990. Т. 51. № 5. С. 579-589.
56. Синская Е.Н. Динамика вида. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1948. 526 с.
57. Терсков И.А., Ваганов Е.А., Сви́дeрская 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.
58. Тишин Д.В. Влияние природно-климатических факторов на радиальный прирост основных видов деревьев Среднего Поволжья: Автореф. дисс. ... канд. биолог. наук. – Казань: КГУ, 2006. – 20 с.
59. Феклистов П.А., Евдокимов В.Н. К вопросу о влиянии метеорологических факторов на годичный прирост древесины в северной тайге // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. – Л.: ЛТА, 1981. Вып. 6. С. 12-16.

60. Шиманюк А.П. Влияние суровых условий зимы 1955-56 гг. на последующее развитие некоторых древесных пород в центральных районах Европейской территории СССР // Тр. фенологического совещ. – Л.: Гидрометеиздат, 1960. С. 148-160.

61. Шиятов С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы // Проблемы ботаники на Урале. – Свердловск: УФАН СССР, 1973. С. 53-81.

62. Шиятов С.Г., Комин Г.Е. Итоги дендрохронологических исследований в восточных районах страны за 1968-1982 гг. и перспективы их развития // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 3-19.

63. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорьях Урала // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 134-160.

64. Шиятов С.Г., Горячев В.М. Дендрохронологический мониторинг южнотаежных лесов Среднего Урала // Проблемы заповедного дела: Матер. науч. конф. – Екатеринбург, 1996. С. 24-26.

65. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С., Наурбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. – Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.

THE REGULARITIES OF FIR-TREES GROWTH IN THE FLOOD-LANDS OF THE BOLSHAYA AND MALAYA KOKSHAGA RIVERS

Yu.P. Demakov, A.V. Isayev

The article presents data on the radial increase of fir-trees, growing in the mixed flood-land timber stands; their reaction towards the changes of the environment is also analyzed. It is stated that the fir-trees cenopopulations are dissimilar in the growth character of individual species which they were formed from. The size of radial growth of trees is determined mostly by bio-coenotic and genotypic factors.