

ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет»

На правах рукописи

Балакин Дмитрий Сергеевич

ФОРМИРОВАНИЕ, РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ДРЕВОСТОЕВ НА
ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ В ГОРАХ ЮЖНОГО УРАЛА В
УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

4.1.6 – Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация,
озеленение, лесная пирология и таксация

Диссертация

на соискание ученой степени

кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:

доктор сельскохозяйственных наук,
профессор

Нагимов Зуфар Ягфарович

Екатеринбург – 2026

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Физико-географические особенности Южного Урала	8
1.1. Характеристика месторасположения исследуемого района	8
1.2. Климатические условия района исследования.	11
1.3. Почвенный покров Южного Урала	13
1.4. Растительность Южного Урала: структура высотной поясности и флористические особенности	17
Глава 2. Состояние вопроса	25
2.1. Современные изменения климата и их последствия в горных экосистемах	25
2.2. Основные направления и методы изучения структуры, роста и продуктивности древостоев.....	31
2.3. Основные этапы и методы изучения фитомассы деревьев и древостоев	36
Глава 3. Программа, объект, методика исследований и объем выполненных работ	42
3.1. Программа исследований	42
3.2. Объект исследований	43
3.3. Методика исследований.....	44
3.4. Объем выполненных работ по теме диссертации	56
Глава 4. Особенности формирования и возрастная структура древостоев на верхнем пределе их произрастания.....	58
4.1. Особенности формирования древостоев.....	58
4.2. Возрастная структура древостоев	65
Глава 5. Динамика роста и продуктивности древостоев.....	80
5.1. Возрастная динамика высоты и диаметра деревьев ели и березы.....	81
5.2. Изменение таксационных показателей древостоев за 20-летний период	94
Глава 6. Динамика запасов фитомассы и депонированного углерода	109
6.1. Взаимосвязи между весовыми и размерными показателями деревьев ели и березы	110
6.2. Динамика запасов надземной фитомассы и депонированного углерода в исследуемых древостоях	124
Заключение	140
Список литературы	149

Введение

Актуальность темы. В последние годы в разных районах страны получены достоверные сведения об экспансии древесно-кустарниковой растительности в горные тундры и повышении верхней границы леса, которые вызваны продолжающимся потеплением климата планеты и улучшением в высокогорьях условий для лесовозобновления (Шиятов, 2009; Моисеев, 2011; Фомин, 2011; и др.). С подъемом верхней границы леса в горных районах заметно расширяются территории, занятые лесными насаждениями. Сформировавшиеся в этих условиях древостои в настоящее время на количественном уровне недостаточно изучены. В тоже время сведения о их формировании, особенностях роста и продуктивности чрезвычайно важны и, в первую очередь, для оценки экосистемных функций этих насаждений. В частности, сформировавшиеся за последние десятилетия в горной тундре древостои, безусловно, выступают поглотителем углерода. Однако, их углерод депонирующая роль в настоящее время остается не до оцененной. Практически отсутствуют данные длительных наблюдений о росте и продуктивности древостоев в высокогорных условиях, полученные на постоянных пробных площадях.

Работа выполнена благодаря финансовой поддержке госбюджетной темы номер госрегистрации FEUG-2023-0002

Степень разработанности темы. В настоящее время на горных массивах различных регионов получены сведения о лесовозобновлении и факторах, влияющих на этот процесс, повышении верхней границы леса, морфогенезе и жизненных формах растений, климатогенной динамике и структуре древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания, особенностях формирования и строения древостоев (Горчаковский, Шиятов, 1985; Моисеев, 2002, 2011; Holtmeier, 2003; Горяева, 2008; Дэви, 2008; Фомин, 2009, 2011; Шиятов, 2009; Григорьев и др., 2012; Nagedorn et al., 2020; Вьюхин, 2025; и др.). Исследования особенностей роста, продуктивности и углерод депонирующей способности древостоев в условиях высокогорий носят фрагментарный характер.

Выполненное исследование является продолжением работ по изучению климатогенной динамики древесной растительности в экотоне верхней границы леса на склонах горного массива Иремель (Бабенко и др., 2008).

Диссертация является законченным научным исследованием.

Цель исследования – оценка по материалам 20-летних наблюдений на постоянных пробных площадях возрастной структуры, роста, продуктивности и углерод депонирующей способности древостоев на верхнем пределе их произрастания на одном из самых больших горных массивов Южного Урала.

Задачи исследований. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить возрастную структуру древостоев, сформировавшихся в условиях современных изменений климата на верхнем пределе их произрастания.
2. Исследовать зависимости диаметра и высоты деревьев от их возраста в разновозрастных древостоях в зависимости от их высотного положения.
3. Произвести ретроспективный анализ изменения таксационной характеристики древостоев, произрастающих на разных высотных уровнях.
4. Изучить зависимости между фракциями надземной фитомассы и размерными показателями деревьев.
5. Определить запасы надземной фитомассы по фракциям и депонированного углерода в древостоях и их текущие и средние изменения в зависимости от высоты над уровнем моря.

Научная новизна. Впервые по материалам многолетних исследований в высокогорьях Южного Урала выполнен ретроспективный анализ формирования, структуры, роста и продуктивности древостоев на верхнем пределе их произрастания. Выявлены особенности распределения деревьев по возрасту и возрастная структура древостоев. Установлены особенности изменения таксационных показателей древостоев ели и березы за 20-летний период в зависимости от высоты над уровнем моря. Определены запасы надземной фитомассы древостоев по фракциям и их текущие и средние изменения при продвижении вверх по высотному градиенту. Оценена углерод депонирующая

способность древостоев ели и березы, произрастающих на разных высотных уровнях.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследований, полученные на стационарном объекте, вносят значительный вклад в развитие научных знаний о закономерностях формирования, роста и продуктивности насаждений в высокогорных экосистемах Урала в условиях современных изменений климата. Они могут быть использованы в качестве информационной, экспериментальной, методической и теоретической основы при проведении научно-исследовательских и лесоучетных работ, оценке пространственно-временной динамики древесной растительности и определении бюджета углерода в лесах региона.

Методология и методы исследования. Методология основывается на комплексных и многоаспектных принципах оценки древостоев, экспериментальных разработках и теоретических обобщениях результатов исследований высокогорных экосистем. В процессе выполнения работы использовались общепринятые в лесоводстве, лесной таксации и математической статистике методы. Экспериментальный материал собран на заложенном в 2002 году по методике международного проекта ИНТАС-01-0052 высотном профиле.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Изменения климата на Южном Урале способствуют подъему верхней границы леса; растянутость во времени и пульсирующий характер лесовозобновления, обусловленные в высокогорьях экстремальными условиями для размножения и произрастания древесных растений, приводят к формированию циклично – и ступенчато-разновозрастных древостоев, состоящих из нескольких морфологически невыраженных поколений леса.

2. Таксационные показатели древостоев в высокогорьях обусловлены их высотным положением. За 20-летний период наиболее заметные изменения в таксационной характеристике произошли в редколесьях, которые к настоящему времени трансформировались в сомкнутые насаждения.

3. С увеличением высоты над уровнем моря запасы надземной фитомассы древостоев и депонированного углерода закономерно снижаются, в тоже время интенсивность накопления фитомассы и депонирования углерода в течение последних 20 лет заметно повышается

Достоверность и обоснованность результатов исследования обеспечена и подтверждена анализом достаточного объема эмпирических данных, полученных с четким соблюдением положений использованных методик на стационарном объекте, применением обоснованных и корректных математико-статистических методов анализа и оценки достоверности результатов. Выявленные в работе количественные закономерности статистически значимы и достоверны.

Апробация результатов. Основные результаты исследований докладывались на XVII Всероссийской (национальной) научно-технической конференции студентов и аспирантов «Научное творчество молодежи – лесному комплексу России» (Екатеринбург, 2021), IV Всероссийской научной конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана» (Сыктывкар, 2023), IX Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 300-летию Российской академии наук, 35-летию научной школы чл.-корр. РАН А. К. Темботова, 30-летию Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН горные экосистемы и их компоненты (Нальчик, 2024); Международной научно – практической конференции, посвящённой 110 – летию кафедры лесоводства, лесной таксации и лесоустройства к 95 – летию ВГЛТУ «Лесные экосистемы в условиях изменяющегося климата»,

Личный вклад автора. При непосредственном участии автора произведена постановка цели и задач исследования, разработана программа и обоснована методика работ, организованы экспедиционные работы, собран и обработан экспериментальный материал. Автором лично выполнены математико-статистическая обработка фактических материалов, анализ, обобщение и интерпретация полученных результатов

Публикации. Основные материалы по теме научного исследования опубликованы в 15 научных работах, в том числе 11 работ в журналах, рекомендуемых ВАК РФ, и журналах, индексируемых в международных базах научного цитирования Web of Science и Scopus.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 177 страницах и включает в себя введение, шесть глав и заключение. Библиографическое описание включает в себя 254 источника, в том числе 25 на иностранных языках. Текст диссертации проиллюстрирован 21 рисунком и 21 таблицей.

Глава 1. Физико-географические особенности Южного Урала

1.1. Характеристика месторасположения исследуемого района

Южный Урал представляет собой уникальный природный рубеж, где на относительно небольшой территории происходит сложное взаимодействие широтной зональности и высотной поясности, что обуславливает исключительное разнообразие ландшафтов и растительных сообществ (Колесников, 1961; Горчаковский, 1989; и др.) В физико-географическом отношении эта территория характеризуется отчетливым проявлением высотной поясности в горной части и ее смягченными формами в предгорьях и на восточных равнинах. Если рассматривать широтную зональность, то данная территория маркирует переход от бореальных лесных массивов к травянистым степным пространствам, причем промежуточное положение занимает лесостепной экотон. Согласно схеме геоботанического районирования середины прошлого века, приведённой в работе Б. П. Колесникова (1961), именно здесь фиксируется смыкание трех различных типов растительности, что создает предпосылки для высокого ландшафтного разнообразия. Однако под влиянием горного рельефа широтные границы претерпевают существенные изменения: при приближении к Уральскому хребту они выступают мощным трансформатором широтной зональности. Вместо характерного для равнин субширотного простиранья, границы здесь испытывают отчетливый изгиб к югу, следуя простиранью горных сооружений (Прокаев, 1959; Колесников, 1961). По наблюдениям первого автора, масштаб этого смещения впечатляет: в западном макросклоне гор лесные массивы встречаются почти на 200 км южнее, чем на восточных равнинных территориях. По мнению И. О. Прокаева (1959) объяснение этому феномену кроется в барьерном эффекте, создающем особый гидротермический режим западных склонов, получающих значительно больше осадков.

По данным, приведённым в работе Б. П. Колесникова (1961) тектонической основой горной части Южного Урала, служат древние складчатые структуры, сложенные преимущественно осадочными толщами рифея. Наиболее

возвышенные массивы, такие как Ирмель, Ямантау, Зигальга, сформированы кварцитами и кварцито-песчаниками зигальгинской свиты с подчиненными прослоями темно-серых и углисто-черных сланцев. На поверхностях отдельных глыб нередко фиксируются знаки волновой ряби (рифелиты), свидетельствующие о прибрежно-морских условиях накопления исходных осадков в мелководных бассейнах. Ключевым орографическим местом исследования на Южном Урале выступает, массив Малого Ирмеля, локализованный в интервале координат $54^{\circ}30'$ - $54^{\circ}40'$ северной широты и $58^{\circ}50'$ - $59^{\circ}00'$ восточной долготы (рис. 1.1).

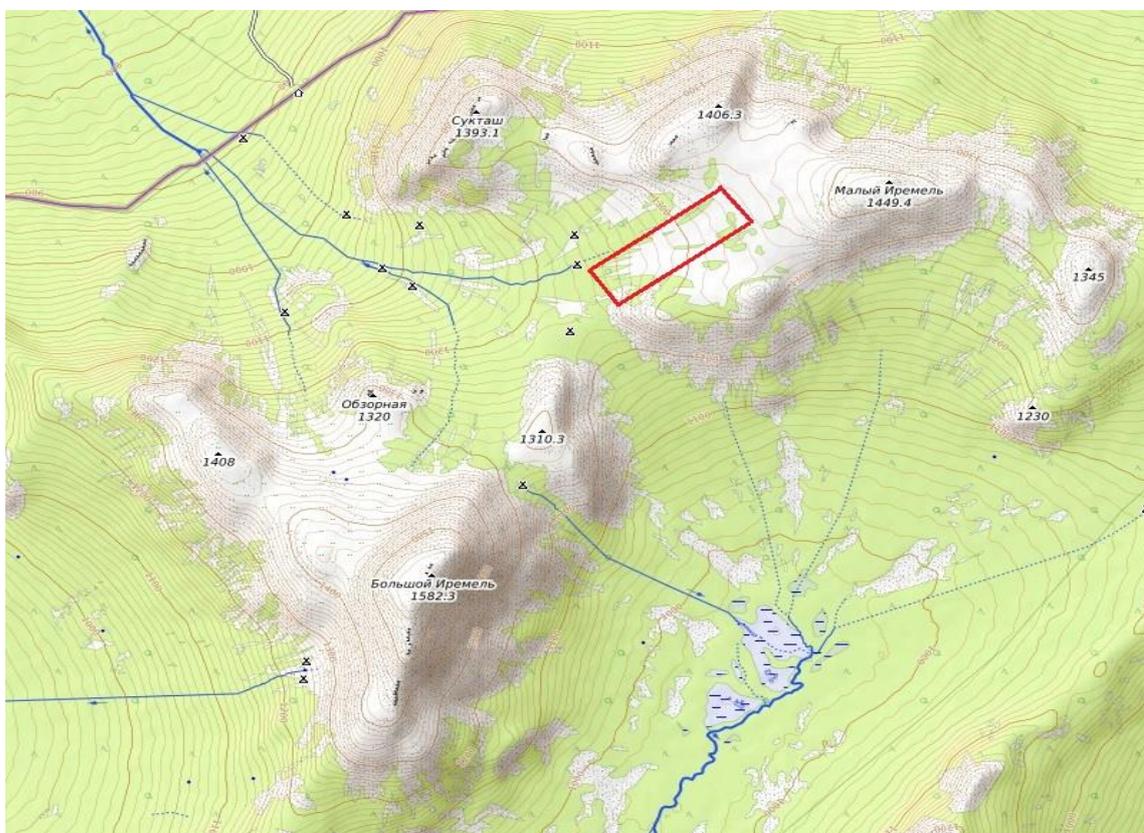


Рисунок 1.1 – Месторасположение объекта исследования

Морфоструктура массива Ирмель заслуживает отдельного рассмотрения в силу своей обособленности и четкой организации. В плане горное поднятие напоминает эллипс, длинная ось которого ориентирована по линии северо-восток юго-запад и составляет около 20 км. Орографический каркас образуют две доминирующие вершины: абсолютный лидер Южного Урала – Большой Ирмель (1582 м) и его "младший партнер" – Малый Ирмель с отметкой 1449 м. Их

соединяет пологая дуга седловины протяженностью примерно 3 км, что придает массиву сходство с гигантским коромыслом. От центральной части радиально расходятся три отрога. Один из них, уходящий на северо-запад, венчает скалистая вершина Жеребчик (около 1250 м). Наиболее протяженный отрог устремляется к юго-западу, постепенно понижаясь до отметки 940 м в районе массива Синяк. Третий, короткий северо-восточный отрог, известен под местным названием Залавок. Северная часть системы представлена хребтообразным массивом Малого Ирмея субширотного простирания, увенчанным цепочкой из пяти вершин-сопок высотой от 1340 до 1450 метров. Формирование данной морфоструктуры обусловлено системой тектонических разломов и последующей эрозионной деятельностью (Бабенко и др., 2008).

При детальном анализе морфометрии склонов обращает на себя внимание их асимметрия. Восточная экспозиция Большого Ирмея, а также западные и северные склоны Малого Ирмея отличаются высокой крутизной – в отдельных случаях углы наклона приближаются к 30-40° (Колесников, 1961; Бабенко и др., 2008). По мнению Б. П. Колесникова (1961) такая морфология унаследована от плейстоценового оледенения: ледовые массы, двигавшиеся по этим склонам, активно подрезали их основания, создавая крутые, почти отвесные участки. Совершенно иная картина наблюдается на северном склоне Большого Ирмея и юго-западном склоне Малого. Здесь доминируют пологие формы с уклонами не более 10-15°. Причина – интенсивная аккумуляция продуктов выветривания: делювиальные и солифлюкционные процессы на протяжении тысячелетий выполаживали рельеф, создавая мощные шлейфы рыхлого материала (Колесникова, 1961; Бабенко и др., 2008). Для высокогорной зоны в целом характерны сглаженные, напоминающие гигантские купола, водоразделы и система нагорных террас, которые можно рассматривать как реликтовые поверхности выравнивания, впоследствии деформированные неотектоникой и морозным выветриванием. Геоморфологический облик горной части Южного Урала определяется широким развитием криогенных и древнеледниковых форм. Вершинные поверхности осложнены скальными останцами (торами),

образующими живописные «каменные города» в концевых частях отрогов на высотах 800-1000 метров. Огромные площади в верхних ярусах гор заняты курумами – каменными россыпями и реками из угловатых глыб кварцита, сформированными морозным выветриванием. Эти грубообломочные отложения нередко языками спускаются вниз по склонам, внедряясь в лесной пояс и достигая гипсометрических уровней 900-1000 метров (Цветаев, 1960). В пределах нагорных террас гольцового пояса диагностируются специфические криогенные микроформы: глинистые пятна-медальоны диаметром 60-150 сантиметров, образующиеся вследствие криогенного пучения и сортировки грунта, а также каменные котлы глубиной до 70 сантиметров, представляющие собой следующую стадию эволюции пятен-медальонов при вымывании мелкозема (Цветаев, 1960).

1.2. Климатические условия района исследования.

Климатические условия Южного Урала формируются под влиянием как континентального климата Восточно-Европейской равнины, так и барьерной роли горной системы (Колесников, 1969., Колесников и др. 1973). Говоря о климатообразующих факторах, следует подчеркнуть исключительную роль орографического барьера. Южноуральские хребты, достигающие здесь максимальных высот, функционируют как гигантский конденсатор влаги, перехватывающий западный перенос воздушных масс. По классификации Б. П. Алисова (1956), этот барьер служит естественной границей между двумя климатическими областями. Граница раздела проходит в верхней части восточных склонов горной системы на высотах примерно 500-700 метров над уровнем моря. Пространственное распределение воздушных масс относительно горного барьера подчиняется четкой закономерности. На запад от условной линии, проходящей по верхней части восточных склонов (примерно 500-700 м), атмосферная циркуляция определяется преимущественно адвекцией атлантического воздуха, который приносит влагу и смягчает температурные контрасты. Годовое количество осадков на западных склонах достигает 800-1000 миллиметров, тогда как восточные склоны, находящиеся в «дождевой тени», получают всего 500-600 миллиметров.

Максимум осадков приходится на летне-осенний период. Особенностью ветрового режима является увеличение скорости с высотой: на отметке 1100 метров средняя скорость ветра составляет 9,6-13 метров в секунду, в зимний период нередки штормовые ветра до 30-40 метров в секунду. В горных долинах и котловинах отчетливо проявляется эффект температурной инверсии, когда выхоложенный воздух стекает с вершин и застаивается в понижениях, провоцируя интенсивные заморозки даже в июле (Колесников, 1969., Колесников и др. 1973).

Если проследить изменение климатических параметров по мере удаления от равнин вглубь горной страны, обнаруживается закономерная трансформация. На начальном этапе, в предгорьях и на прилегающих равнинах, господствуют лесостепные и степные типы климата с положительными среднегодовыми температурами и отчетливым градиентом аридизации к югу (Алисов, 1956; Колесников, 1969., Колесников и др. 1973). Выше, особенно в верховьях рек и у подножия главных вершин, наблюдаются условия, близкие к таежно-лесным, а местами – к субарктическим. Здесь вегетационный период сокращается, среднегодовые температуры становятся отрицательными, а увлажнение – стабильно высоким. Эта вертикальная смена климатических поясов неизбежно отражается на структуре растительности. В равнинной части и на восточном склоне лимитирующим фактором для лесной растительности выступает влагообеспеченность: леса приурочены к понижениям, долинам рек, где грунтовые воды доступны. В горной же полосе, где дефицита влаги обычно нет, на первый план выходит термический фактор – суммы активных температур, продолжительность безморозного периода, условия перезимовки. Именно тепло, а не вода, становится тем ресурсом, который определяет возможность произрастания тех или иных древесных пород. Рельеф вносит дополнительные коррективы в общую климатическую картину, создавая сложную мозаику микроклиматических обстановок. Кулисообразное расположение разновысотных хребтов, их простирание и расчлененность приводят к тому, что даже на небольшом расстоянии условия могут кардинально различаться. Выделяются несколько типичных позиций. Во-первых, это зона "барьерного подножия" у западных

склонов, где воздушный поток начинает подъем, формируя область повышенной облачности и осадков. Во-вторых, средние части склонов, где нередко создаются оптимальные условия увлажнения и термики. В-третьих, пригребневые зоны с максимальными ветрами и интенсивным выхолаживанием. В-четвертых, области "барьерной тени" за хребтами, куда влага почти не доходит. Зимой картина усложняется стоком холодного воздуха по продольным долинам, которые ориентированы с севера на юг. По ним арктические массы проникают далеко в глубь горной страны, создавая "ядра холода". Интересно, что широкие долины, открытые к северу и зажатые высокими хребтами, имеют более сухой и контрастный климат, чем склоны этих же хребтов. Поэтому в среднегорном поясе, на некоторой высоте, формируется своеобразный "пояс комфорта" – с относительно мягкими зимами и устойчивым увлажнением. Этот пояс служит своеобразным мостом, по которому мезофитная лесная растительность продвигается далеко на юг. И одновременно те же долины работают в обратном направлении: по ним, как по коридорам, степные группировки проникают на север и запад, занимая наиболее прогреваемые и сухие местообитания у подножий (Алисов, 1956; Колесников, 1969., Колесников и др. 1973).

1.3. Почвенный покров Южного Урала

Почвенный покров Южного Урала отличается не меньшей сложностью и разнообразием, чем его климат и рельеф (Фирсова, 1977). Формирование почв происходит на маломощных элювиальных и делювиальных отложениях коренных пород, среди которых доминируют кварцевые песчаники, кварциты и глинистые сланцы. Вследствие близкого залегания плотных пород почвы характеризуются укороченным профилем, редко превышающим 60-80 сантиметров, а на крутых склонах и вершинах сокращающимся до 20-30 сантиметров, слабой дифференциацией на генетические горизонты и высокой степенью скелетности – значительным содержанием щебня и хряща по всему профилю (Цветаев, 1960). Делювиальные глины и суглинки имеют ограниченное распространение и

приурочены преимущественно к нижним частям склонов, речным террасам и днищам межгорных понижений.

По данным Б. П. Колесникова (1961) систематизация почвенного покрова исследуемой территории, проведенная при составлении Государственной почвенной карты СССР (1949), позволяет выделить несколько генетических групп, приуроченных к различным элементам рельефа. В горной части, на склонах и в узких межгорных долинах, формируются преимущественно почвы с неполноразвитым профилем и высокой скелетностью. Среди них диагностируются: горно-тундровые дерновые и горно-луговые разности, нередко несущие следы оподзоливания; примитивно-аккумулятивные (фрагментарные) образования на элювии коренных пород; слабоподзолистые и дерново-подзолистые варианты с различной степенью оподзоленности и оглеения (Погодина, Розов, 1968). Б. П. Колесников (1961) отмечает, что особый интерес представляют горно-лесные буроземавидные почвы, описанные Ю. Д. Абатуровым (1961), а также серые, светло-серые и темно-серые горно-лесные разности. На карбонатных породах формируются дерново-карбонатные почвы, а в условиях повышенного увлажнения – оподзоленные и выщелоченные черноземы, приуроченные к выположенным участкам. Завершают этот ряд аллювиальные почвы пойменных террас горных рек. Принципиально иной набор почвенных разностей характерен для равнинных пространств и широких речных долин, включая Зауральский пенеппен. Здесь доминирующее положение занимают дерново-подзолистые почвы, серые и темно-серые лесные (среди которых встречаются осолоделые и глеевые модификации), а также широкая гамма черноземов – от оподзоленных до южных, включая солонцеватые варианты. В понижениях и на участках с близким залеганием грунтовых вод формируются перегнойно-торфяные, лугово-болотные почвы, а в условиях засоления – солоды и солонцы. В нижней части лесного пояса гор, на высотах до 700-800 метров, под пологом мелколиственных и смешанных лесов с преобладанием сосны и березы формируются серые лесные почвы. На элювии глинистых сланцев они приобретают более темную окраску гумусового горизонта, мощность которого

может достигать 15-20 сантиметров при содержании гумуса от 4 до 8 процентов. Выше, в поясе темнохвойной тайги из ели и пихты, преимущественное распространение получают маломощные суглинистые хрящеватые подзолы. Под маломощной лесной подстилкой (3-5 сантиметров) здесь залегает рыхлый суглинистый горизонт сероватого оттенка, сменяющийся книзу более плотным, обогащенным щебнем горизонтом. Ниже глубины 50-60 сантиметров залегает тяжелый щебнистый суглинок с признаками оглеения – ржаво-бурыми и голубоватыми пятнами, а также конкрециями ортштейнов. При формировании подзолов на глинистых сланцах они отличаются более темной окраской и хорошо выраженной ореховатой структурой иллювиального горизонта (Колесников, 1961).

В подгольцовом поясе, под пологом разреженных ельников и криволесий, распространены почвы с мощным слоем слаборазложившегося растительного опада – грубогумусной подстилкой мощностью до 10-15 сантиметров, что обусловлено замедленными темпами разложения органического вещества в условиях низких температур и повышенного увлажнения. Основу профиля составляет хрящеватый серо-бурый суглинок, под которым на глубине 30-50 сантиметров залегают коренные глыбы песчаника, нередко образующие сплошной панцирь. Процессы оглеения здесь проявляются достаточно отчетливо, особенно в нижней части профиля, где застаивается влага (Колесников, 1961; Фирсова, 1977).

Горно-луговые почвы, приуроченные к субальпийскому и альпийскому поясам, выделяются мощной и плотной дерниной (до 7-10 сантиметров), повышенным содержанием гумуса, нередко превышающим 10-12 процентов, и характерным буроватым оттенком профиля. Высокое содержание органического вещества обусловлено интенсивным развитием травянистой растительности и замедленной минерализацией остатков в условиях короткого вегетационного периода. Почвенный профиль горно-луговых почв слабо дифференцирован на горизонты с постепенными переходами и равномерным распределением корневых систем по всей толще.

В гольцовом поясе господствуют тундровые почвы, для которых типичен глинистый гранулометрический состав и наличие на поверхности специфического

«мертвого» покрова из отмерших мхов, лишайников и переплетенных корневищ кустарничков. В тундровых почвах часто наблюдаются криогенные деформации профиля - перемешивание горизонтов, образование клиновидных структур и пятнистости, что связано с процессами пучения, солифлюкции и криотурбаций (Цветаев, 1960). Мерзлотные явления, хотя и не формируют сплошной многолетней мерзлоты, играют существенную роль в сезонной динамике почвенных процессов.

По данным многих исследователей (Цветаев, 1960; Колесников, 1961; Погодина, Розов, 1968; Колесников и др., 1973; Фирсова, 1977) анализ трофности почв Южного Урала показывает, что большинство их разностей характеризуется достаточным содержанием элементов питания. Среди почв, потенциально пригодных для произрастания леса, практически отсутствуют заведомо бедные субстраты. Следовательно, причины низкой продуктивности или отсутствия древесной растительности на отдельных участках кроются не в почвенном бесплодии, а в комплексе иных лимитирующих факторов. К числу таковых можно отнести неблагоприятное сочетание гидрологических и термических условий, при котором деревья не способны в полной мере реализовать имеющийся почвенный потенциал. Не меньшее значение имеют регулярно повторяющиеся лесные пожары, периодические эпидемии насекомых-вредителей, а также последствия антропогенного воздействия – в первую очередь, нерациональных рубок, ведущих к деградации лесных земель и падению их продуктивности. Важно подчеркнуть, что горные почвы региона (за исключением тундровых и луговых разностей) по своей природе являются лесными. Они не только формируют основной почвенный покров хребтов, но и встречаются обширными массивами на Зауральской равнине, приуроченными к выходам плотных коренных пород. Их диагностическими признаками выступают: относительно малая мощность профиля, преобладание легких и средних суглинков в гранулометрическом составе, а также высокая скелетность, которая увеличивается по мере уменьшения мощности почвенной толщи. Динамика этих почв после нарушений имеет свою специфику: на более мощных разностях при удалении древостоя быстро развивается дерновый процесс,

тогда как на маломощных скелетных почвах резко активизируется плоскостная водная эрозия. Характерно, что процессы заболачивания и оглеения для горно-лесных районов не типичны и фиксируются лишь в специфических позициях – на пологих протяженных склонах, террасах горных долин и в котловинах тектонических озер восточного предгорья. Равно как и солончаковые процессы здесь практически не выражены.

1.4. Растительность Южного Урала: структура высотной поясности и флористические особенности

П. Л. Горчаковский (1989) отмечает, что растительный покров Южного Урала отличается сложной историей формирования и значительным флористическим разнообразием, отражающим миграции флор в плейстоцене и голоцене. В его составе сочетаются бореальные (таежные), арктоальпийские (тундровые), неморальные (широколиственные) и даже степные элементы. В конце третичного периода в господствующее положение здесь занимали широколиственные формации тургайской флоры. Последовавшее похолодание климата в совокупности с поднятием горной системы привело к деградации широколиственных лесов и их замещению горно-луговыми сообществами. В плейстоцене, в эпохи оледенений, на территорию Южного Урала произошла экспансия сибирских тундровых и таежных флористических комплексов, которые заняли значительные площади. С наступлением послеледникового потепления климата нижние части склонов постепенно зарастали хвойными лесами, тогда как тундровая растительность отступала вверх, находя убежище на наиболее возвышенных участках. В последующие более засушливые и теплые климатические эпохи степная растительность с востока проникала до подгольцового пояса, оставив здесь своих представителей в виде петрофитных и ксерофитных элементов. В Четвертичный период стал временем масштабных природных трансформаций на Южном Урале, последствия которых запечатлены в современной структуре растительности в виде реликтовых сообществ и изолированных популяций видов. Характерная особенность таких видов –

несоответствие их биологических потребностей текущим климатическим параметрам, что делает их уязвимыми и неустойчивыми. Анализ ареалов позволяет выделить ряд древесных пород, чье положение в регионе следует считать реликтовым. К их числу относится лиственница на всем протяжении своего распространения. Восточнее водораздела Уфа – притоки Тобола и Урала аналогичный статус приобретают ель, пихта и липа. Для территории к востоку от бассейна Юрюзани реликтовый характер носит присутствие клена остролистного, дуба, ильма и вяза. В лесостепной зоне реликтами выступают черная и серая ольха. Критическое положение сложилось с кедром сибирским, который в прошлом формировал леса верхнего горного пояса, а ныне практически исчез с территории региона. Все перечисленные породы и формируемые ими фитоценозы представляют собой уникальные природные памятники, требующие охранных мер. Вместе с тем, как отмечают И. С. Костерин (1959) и Г. П. Петров (1961), ареалы наиболее ценных в хозяйственном отношении видов (лиственницы, кедра, дуба, липы) могут быть расширены путем целенаправленного введения их в лесные культуры.

На склонах горных массивов Южного Урала, и особенно на таком репрезентативном объекте как Ирмель, отчетливо прослеживается вертикальная поясность растительности. Согласно классификации П. Л. Горчаковского (1989), в пределах наиболее возвышенных частей региона выделяются три основных высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый (субальпийский) и горно-тундровый, границы которых испытывают значительные колебания в зависимости от экспозиции склонов, крутизны и локальных климатических условий.

Горно-лесной пояс простирается от подножий гор до высот 1000-1100 метров, хотя верхняя граница леса не является ровной линией, а представляет собой сложную, изрезанную границу, где лесная растительность по выположенным участкам проникает далеко в подгольцовый пояс, формируя языки внедрения. Нижнюю часть пояса (500-700 метров), приуроченную преимущественно к речным долинам, занимают сосновые леса (*Pinus sylvestris* L) в комплексе с суходольными лугами. Данный высотный уровень характеризуется повышенной

теплообеспеченностью и инсоляцией, а почвенные условия здесь наиболее благоприятны для произрастания сосны обыкновенной. В составе древостоя к сосне примешиваются береза повислая (*Betula pendula* Roth), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb) и лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb). В понижениях рельефа встречаются осоковые болота и черноольшаники.

Выше по склону, в диапазоне высот 650-700 до 1000-1100 метров, господство переходит к темнохвойным формациям, где доминирующие позиции занимают пихта сибирская и ель сибирская. В сложении древостоя на этом уровне постоянно участвуют береза, осина (*Populus tremula* L) и лиственница, хотя и в подчиненном количестве. На скальных обнажениях, например на массиве Синяк, встречаются сосняки. Подлесок сформирован рябиной сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl), ольхой серой (*Alnus incana* L), черемухой (*Padus avium* Mill), малиной (*Rubus idaeus* L), шиповником (*Rosa* spp.). Травяной покров отличается значительным флористическим разнообразием и включает ежу сборную (*Dactylis glomerata* L), чемерицу Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh), чину (*Lathyrus sylvestris* L.), герань лесную (*Geranium sylvaticum* L), кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella* L), майник двулистный (*Majanthemum bifolium* L), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L) и многие другие виды.

Нижняя часть пояса до высот 900 метров в значительной степени трансформирована рубками и пирогенным воздействием, вследствие чего здесь широко распространены производные березняки, осинники и высокотравные поляны. По мере подъема выше отметки 900 метров характер лесной растительности меняется: производные мелколиственные сообщества исчезают, уступая место коренным темнохвойным лесам, представленным преимущественно густыми ельниками-зеленомошниками и ельниками-кисличниками. При переходе через отметку 1000 метров производные мелколиственные формации исчезают, древостой становится ниже и разреженнее, в его структуре начинают появляться каменные россыпи и горцовые поляны с доминированием борца (*Aconitum* spp.), чемерицы, герани и других видов высокотравья. На восточных склонах,

отличающихся большей крутизной и ксероморфностью, лесные сообщества обеднены по флористическому составу: здесь практически отсутствуют лиственница и пихта, господствующее положение занимает ель, а сами склоны в значительной степени покрыты курумами.

Подгольцовый (субальпийский) пояс начинается на высотных отметках 1100-1200 метров и поднимается местами до 1400 метров. Климатические условия здесь суровы: средняя температура июля не превышает 11-12°C, продолжительность вегетационного периода составляет всего 2,5-3 месяца, характерны сильные ветровые нагрузки и значительное количество атмосферных осадков. Лесные сообщества изреживаются, приобретая парковый характер, расширяются площади полей и каменных россыпей. Древесная растительность находится в угнетенном состоянии, формирует низкорослые, редкие сообщества, однако исключительно пышного развития достигают высокотравные луга. Растительность подгольцового пояса представлена высокотравными ельниками, луговыми ассоциациями, елово-березовым мелколесьем, березовым криволесьем и внутривалотными комплексами. Ельники сложены елью с примесью березы и лиственницы. В нижней части пояса ели высотой 5-8 метров произрастают группами, разделенными обширными высокотравными полянами. С набором высоты (около 1200 метров) деревья становятся ниже, а их кроны приобретают характерную флагообразную форму под воздействием преобладающих ветров. Высокотравные поляны представляют собой горно-луговые сообщества с доминированием горца (*Polygonum aviculare* L.), полевицы (*Agrostis* spp.), чемерицы, борца и других видов. На крутых склонах северной и восточной экспозиций облик ельников нивелируется вследствие обилия каменистых россыпей.

В самой верхней части пояса еловые леса постепенно замещаются елово-березовым мелколесьем и березовым криволесьем, образованным березой извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb). Эти сообщества формируют сложные комплексы с низкотравными лугами, зарослями кустарников (среди которых выделяются можжевельник сибирский – *Juniperus sibirica* Burgsd и разнообразные виды ив), а также с мохово-травяными тундрами. Для елей, произрастающих на

этом предельном высотном уровне, характерно образование многоствольных форм как адаптация к экстремальным условиям. Ели на этом высотном уровне часто приобретают многоствольные формы, а на верхнем пределе своего распространения образуют стланиковые жизненные формы. Согласно исследованиям С. Г. Шиятова (1983), общая протяженность верхней границы лесной растительности на массиве Ирмель достигает 16-17 километров. Распределение древесных пород вдоль этого рубежа неравномерно: подавляющая часть периметра (86%) сформирована елью, и лишь 14% приходится на березу извилистую, которая тяготеет к хорошо продуваемым ветром пологим склонам. Среди типов верхней границы леса преобладает курумный тип (74 процента протяженности), за которым следуют ветровой (14 процентов), термический (10 процентов) и снеговой (2 процента) типы. В понижениях подгольцового пояса встречаются осоково-пушицевые и моховые болота, приуроченные к участкам застойного увлажнения.

Горно-тундровый пояс, занимающий верхние части склонов выше 1400-1450 метров, характеризуется господством мхов и лишайников, которые в различных сочетаниях с травами и кустарничками формируют разнообразные типы тундровых сообществ (Цветаев, 1960). Вся растительность данного пояса обнаруживает комплекс адаптаций к суровым зимним условиям, объединяясь в экологическую группу психрофилов. Адаптационные стратегии разнообразны и включают войлочное опушение вегетативных органов (ивы, лапчатка), формирование кожистых листьев (дриада – *Dryas punctata* Juz), свертывание листовых пластинок, наличие воздухоносных полостей в стеблях (сверция – *Swertia perennis* L), суккулентность (родиола – *Rhodiola rosea* L). Особую группу составляют узколистные злаки и осоки, а также розеточные и подушковидные жизненные формы (камнеломка – *Saxifraga* spp., смолевка – *Silene* spp.).

Однако именно мохообразные (кукушкин лен – *Polytrichum commune* Hedw, *Rhytidium rugosum* Hedw.) и лишайники (кладонии – *Cladonia* (Hill) P. Browne.) формируют облик тундровых ландшафтов, покрывая сплошным ковром поверхности нагорных террас. Из числа кустарников и кустарничков в горно-

тундровом поясе регулярно встречаются карликовая березка (*Betula nana* L), многочисленные виды ив (*Salix* spp.), а также типичные представители бореальных ягодников – голубика (*Vaccinium uliginosum* L), черника (*Vaccinium myrtillus* L), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L), водяника (*Empetrum nigrum* L). Из хвойных кустарников здесь обычен можжевельник сибирский. Горно-тундровый пояс представлен мозаикой кустарничковых, лишайниковых и моховых тундр, распределение которых определяется микрорельефом, мощностью снегового покрова и экспозицией склонов.

В последние десятилетия в горно-тундровом поясе Южного Урала фиксируется активная экспансия древесной и кустарниковой растительности, в частности можжевельника сибирского, что связывается с происходящими климатическими изменениями - повышением летних температур и увеличением продолжительности вегетационного периода. Отмечается также активизация возобновления ели и березы на верхнем пределе их произрастания. Особую научную ценность представляют реликтовые сообщества, сохранившиеся со времен плейстоценовых оледенений. К ним относятся криофитно-степные группировки на выходах коренных пород с участием ксерофитных видов (овсяница овечья, тимьян), а также местообитания редких видов, включенных в Красные книги различных уровней. Среди таких видов следует назвать венерин башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus* L), надбородник безлистный (*Epipogium aphyllum* Sw), родиолу иремельскую (*Rhodiola iremelica* Boriss), встречающихся в наиболее сохранившихся участках горных лесов и тундр. Наличие этих видов подчеркивает высокую природоохранную значимость горных массивов Южного Урала и необходимость сохранения их уникальных экосистем. Все вышеперечисленные особенности – сложная история формирования флоры, отчетливая высотная поясность, наличие реликтовых и эндемичных видов, современные тренды динамики растительности под влиянием климатических изменений - делают горные массивы Южного Урала, и в первую очередь Иремель, уникальными полигонами для мониторинговых исследований и объектами, требующими особых мер охраны и бережного хозяйственного использования.

Б. П. Колесников (1961) отмечает, что существенным драйвером динамики растительного покрова, особенно в равнинной и предгорной частях Южного Урала, выступают циклические изменения климата. Анализ многолетних метеорологических данных для Зауральской равнины и сопредельных территорий выявляет отчетливую цикличность: фазы аридизации закономерно сменяются влажными периодами, причем в чередовании этих фаз прослеживается определенная периодичность. Наиболее наглядным проявлением внутривековых климатических флуктуаций служат изменения уровенного режима озер, колебания дебита родников и динамика почвенно-грунтовых вод. Для лесной растительности последствия этих циклов наиболее драматично выражаются в феномене «вымочек» – периодической гибели березняков и колючных лесов в лесостепной и степной зонах. Как показали исследования М. А. Манько (1954) и Г. А. Глумова (1960), такие явления происходят при длительном затоплении понижений рельефа водами поверхностного стока и подъеме уровня грунтовых вод. Существуют также данные (Курепин, 1961) о влиянии климатических циклов на процессы естественного возобновления лесов. Кроме того, выдвинуто предположение о связи массовых вспышек численности насекомых-вредителей, в частности монашенки и непарного шелкопряда, с определенными климатическими фазами. Работы П. М. Распопова (1961) подтверждают, что такие вспышки наносят значительный урон лесным массивам и влияют на ход сукцессий, особенно в лесостепных и предгорно-лесных районах. Что касается высокогорий, то для них подобные явления пока не документированы, что, по-видимому, связано с отсутствием регулярных многолетних наблюдений в этих труднодоступных ландшафтах.

Разнообразие природных условий Южного Урала – от горных тундр на вершинах до степей на восточных равнинах – определяет исключительную пестроту и сложность структуры растительного покрова. Эта сложность является результатом взаимодействия нескольких факторов: широтной зональности, осложненной высотной поясностью; барьерного эффекта Уральских гор, перераспределяющего атмосферную влагу; литологического разнообразия горных

пород, определяющего свойства почв; микроклиматических различий, связанных с формой рельефа и экспозицией склонов; а также истории миграций флор в плейстоцене и голоцене, оставившей след в виде реликтовых группировок. Наиболее возвышенные массивы Южного Урала, такие как Ирмель, Ямантау и Зигальга, выполняют роль своеобразных рефугиумов, где сохраняются арктоальпийские и бореальные элементы флоры в окружении неморальных и степных сообществ нижних поясов. Вертикальная поясность здесь выражена наиболее контрастно: всего за несколько километров можно наблюдать смену темнохвойной тайги парковыми редколесьями, высокотравными субальпийскими лугами и горными тундрами с пятнами снежников и криогенными формами микрорельефа. Эта компактность и контрастность природных условий делает горные массивы Южного Урала уникальными природными лабораториями для изучения процессов высотной дифференциации ландшафтов, влияния климатических изменений на границы растительных поясов и механизмов адаптации растений к экстремальным условиям среды. Современные тенденции в динамике растительности высокогорий - экспансия кустарников (особенно можжевельника сибирского) в тундровый пояс, активизация возобновления древесных пород на верхнем пределе леса, изменение структуры и продуктивности горных лугов - требуют организации постоянного мониторинга. Такие наблюдения позволят не только документировать происходящие изменения, но и прогнозировать дальнейшую динамику горных экосистем в условиях меняющегося климата.

Глава 2. Состояние вопроса

2.1. Современные изменения климата и их последствия в горных экосистемах

Проблема изменения климата является одной из наиболее актуальных глобальных экологических и социально-экономических вызовов современности. Интенсивный научный интерес к этой теме, сформировавшийся во второй половине XX века, привел к созданию международных исследовательских структур, таких как Межправительственная группа экспертов по изменению климата (МГЭИК), и подписанию ключевых соглашений, включая Киотский протокол и Парижское соглашение. Основным консенсус научного сообщества, отраженный в последовательных оценочных докладах МГЭИК, заключается в том, что наблюдаемое с середины XX века потепление климата в мире «весьма вероятно» обусловлено увеличением концентраций парниковых газов в результате человеческой деятельности (Изменение климата..., 2001, 2007). О том, что изменение климата в XX веке было обусловлено антропогенными факторами, свидетельствуют и другие исследования (Briffa и др., 1995; Мазепа, 1996; Dale, 1997; Будыко, Ефимова, Строкина, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000; Кокорин, Грицевич, Сафонов, 2004; Сафонов, 2004; Ефимова и др., 2004; Израэль, 2005). Прямые инструментальные наблюдения фиксируют неуклонный рост глобальной средней приземной температуры. Так, за период с 1850 года одиннадцать из двенадцати лет с 1995 по 2006 гг. вошли в число самых теплых, а XX век в целом отмечен потеплением на 0,6-0,2°C (Изменение климата..., 2001). Концентрация углекислого газа с доиндустриального периода (1000-1750 гг.) до 2000 года возросла на $31 \pm 4\%$, метана – на $151 \pm 25\%$, что напрямую связано со сжиганием ископаемого топлива, изменениями в землепользовании и сельском хозяйстве (Изменение климата..., 2001). Актуальные данные свидетельствуют об ускорении этих процессов. Согласно последним отчетам Всемирной метеорологической организации, период с 2015 по 2025 годы составил одиннадцать последовательно самых теплых лет за 176-летнюю историю наблюдений, а средняя температура

января-августа 2025 года превысила доиндустриальный уровень на $1,42 \pm 0,12^\circ\text{C}$. Концентрации парниковых газов, достигшие рекордных значений в 2024 году, продолжают расти, а темпы повышения уровня Мирового океана с 1990-х годов увеличились с 2,1 до 4,1 мм в год. Особенно значительные изменения происходят в высоких широтах: протяженность арктического морского льда после зимнего максимума 2025 года оказалась самой низкой за всю историю спутниковых наблюдений. Эти изменения не ограничиваются физическими параметрами климатической системы; они запускают каскадные процессы трансформации природных экосистем по всему земному шару, от смещения ареалов видов до изменения структуры целых биомов.

В контексте мониторинга и оценки последствий глобального потепления особое значение приобретают экосистемы, наиболее чувствительные к изменению температурного режима. К ним, в первую очередь, относятся высокогорные и высокоширотные (арктические и субарктические) ландшафты. Согласно выводам МГЭИК, в полярных регионах потепление происходит в два раза быстрее, чем в среднем по планете (The Science of Climate Change, 1995). Эти районы, как правило, минимально подвержены прямому антропогенному воздействию (загрязнению, трансформации земель), что позволяет более четко выделить сигнал климатических изменений в динамике биологических процессов (Шиятов, 1964). Ключевым индикатором в горах является верхняя граница леса – важный фитоценотический рубеж, чутко реагирующий на изменение термических условий и режима увлажнения (Горчаковский, Шиятов, 1985). Под «верхней границей леса» понимают совокупность границ между самыми верхними лесными фитоценозами (сомкнутыми лесами, редколесьями, криволесьями) и примыкающими нелесными (горно-тундровыми, луговыми) сообществами. Ее динамика является интегральным откликом на долгосрочные тренды климата. Многочисленные исследования, проведенные в разных горных системах мира – от Скандинавии и Урала до Альп и Скалистых гор, – задокументировали активное продвижение древесной растительности вверх по склонам в течение XX и начала XXI веков (Kullman, 2003; Шиятов, 2009). Многочисленные исследования в разных горных

системах мира также подтверждают эту тенденцию (Gorchakowsky и Shiyatov, 1978; Шиятов, 1983, 2005, 2009; Shiyatov, 1995; Kullman, 1997, 2001, 2003, 2007; Körner, 1998, 2003; Моисеев и др., 2004; Holtmeier, Broll, 2005, 2007; Харук и др., 2008; Kullman, Öberg, 2009). Например, на Полярном Урале за последние 40 лет верхняя граница сомкнутых лесов поднялась в среднем на 35 м (горизонтальный сдвиг до 520 м), а фитомасса древостоев в экотоне увеличилась в 2-5 раз (Шиятов, Мазепа, 2007). Аналогичные процессы в арктических широтах ведут к сдвигу всей зональной границы леса на север, превращению южной тундры в лесотундру и изменению структуры растительного покрова (Kharuk et al., 2002). Данные спутникового мониторинга показывают, что этот процесс сопровождается общим «озеленением» Арктики и увеличением высоты растений.

Анализ мирового опыта исследований позволяет выделить комплекс климатических факторов, определяющих экспансию древесной растительности на верхнем пределе ее распространения. Традиционно основное внимание уделялось условиям вегетационного периода: повышению летних температур, увеличению суммы активных температур и удлинению безморозного периода, что напрямую стимулирует рост и регенерацию деревьев (Körner, 1998; Моисеев и др., 2004). Другие авторы также отмечают важность летних температур и осадков (Little, Peterson, 1994; Woodward et al., 1995; Taylor, 2005). Так, на Южном Урале активное возобновление ели сибирской в подгольцовом поясе было тесно связано с теплыми фазами климата продолжительностью 5-7 лет (Моисеев и др., 2004). Однако в последние десятилетия накоплены убедительные доказательства критической роли изменений в холодный период года. Мягкие зимы с повышенным количеством осадков приводят к формированию более мощного и стабильного снежного покрова, который выполняет двоякую функцию. С одной стороны, он защищает почву от глубокого промерзания и молодой подрост от механических повреждений (снеголом, абразией ледяными кристаллами). С другой стороны, более теплая почва способствует лучшей сохранности корневых систем и более раннему началу вегетации весной (Kullman, Öberg, 2009). Исследования в Скандинавии показали, что наиболее активное продвижение деревьев происходит на многоснежных,

защищенных от ветра участках склонов, где зимние условия наиболее благоприятны. Роль зимних условий в формировании верхней границы леса подчеркивается в работах (Kullman, Engelmark, 1997). Таким образом, современное потепление, воздействующее на оба сезона, создает синергетический эффект. Летнее потепление повышает продуктивность и семеношение, а мягкие зимы увеличивают выживаемость всходов и молодого подростка. Этот механизм объясняет наблюдаемые высокие темпы сдвига границ не только в горах, но и в равнинных лесотундрах. Важно отметить, что данные процессы могут запускать сложные положительные обратные связи. Например, продвижение деревьев в тундру способствует накоплению снега, дальнейшему уменьшению промерзания грунтов, таянию вечной мерзлоты и даже привлечению таких экосистемных инженеров, как бобры, деятельность которых (строительство плотин) дополнительно трансформирует гидрологический режим и может усиливать эмиссию метана

Уникальность реакции растительных сообществ на климатические изменения заключается в их неоднородности, что определяется локальными экологическими условиями и видовым составом. Ряд исследователей (Harsch et al., 2009), проанализировав данные из различных горных регионов, пришли к выводу, что наиболее существенные сдвиги верхней границы леса наблюдались там, где отмечалось значительное потепление именно в холодный сезон. Это подтверждает гипотезу о том, что зимние условия, включая глубину снежного покрова и термический режим почв, являются ключевым лимитирующим фактором для выживания древесных растений на пределе их распространения (Kullman, Engelmark, 1997). На Урале хорошо прослеживается влияние экспозиции склона: на западных, более увлажненных и многоснежных макросклонах граница леса расположена в среднем на 80-100 м ниже, чем на восточных, где формируются менее благоприятные для перезимовки условия (Горчаковский, Шиятов, 1985). При этом в последние десятилетия продвижение леса отмечается на всех склонах, но с разной интенсивностью, что также связано с неравномерностью изменения режима осадков и скорости ветра.

Для реконструкции климатических изменений и их последствий в экосистемах, помимо прямых инструментальных наблюдений, ведущихся с середины XIX века, используются косвенные данные. К ним относятся ледовые керны, озерные и морские отложения, исторические хроники и, что особенно значимо для изучения динамики растительности, древесно-кольцевые хронологии (Шиятов, 1986). Дендрохронологический метод, основанный на анализе ширины и анатомической структуры годичных колец деревьев, позволяет получать непрерывные ряды данных с точностью до года на протяжении многих столетий и даже тысячелетий. Этот метод широко применяется как в России (Адаменко, 1986; Шиятов, 1986; Ваганов, Шиятов, 1998; Наурзбаев, Ваганов, 1999; Шиятов, Мазепа, 2007; Хантемиров, 2009), так и за рубежом (Briffa et al., 1992). Этот метод обладает уникально высоким временным разрешением и является основным для реконструкции температурного режима и режима увлажнения прошлого в бореальных и высокогорных регионах (Briffa et al., 1995). Исследования, проведенные с использованием этого метода на Урале (Ваганов, Шиятов, 1998; Шиятов, Мазепа, 2007; Хантемиров, 2009) и в других частях мира (Jacoby et al., 1985; Briffa et al., 1992), однозначно свидетельствуют, что скорость и амплитуда потепления в XX-XXI веках значительно превышают естественную изменчивость климата предыдущих эпох.

История исследований верхней границы леса на Урале насчитывает более полутора веков и отражает смену научных парадигм. Ранние описания середины XIX – начала XX веков (Ковальский, 1853; Гофман, 1856; Сукачев, 1922) преимущественно фиксировали процессы деградации и снижения границы леса, что авторы связывали с ухудшением климата. Однако уже в работах середины XX века (Говорухин, 1947) появляются указания на активизацию прироста деревьев, наличие жизнеспособного подроста и начавшееся продвижение древесной растительности вверх по склонам и на север. Эти наблюдения согласуются с данными других исследователей (Говорухин, 1947). Систематическое и долгосрочное изучение этого феномена связано с именами П. Л. Горчаковского и С. Г. Шиятова. Их работы (Горчаковский, 1954; Шиятов, 1964) позволили

установить, что наблюдаемое восстановление и поднятие границы леса является частью долгосрочного циклического процесса, связанного с потеплением климата, начавшимся еще в XVII-XVIII веках, но резко ускорившимся в XX столетии. Масштабные многолетние исследования, проведенные в различных провинциях Урала, количественно подтвердили эти общие выводы. На Южном Урале в национальном парке «Таганай» за столетие верхняя граница мелколесий продвинулась на 60-80 м по вертикали, что создало угрозу для сохранения горно-тундровых сообществ в ближайшие десятилетия (Шиятов и др., 2001). На Северном Урале, на Тылайско-Конжаковском массиве, за 50 лет (с 1956 по 2005 гг.) среднее вертикальное смещение границы составило 41 м, при этом наиболее активно расселялась береза извилистая (Капралов и др., 2006). На Полярном Урале, где наблюдения ведутся с 1960-х годов, за 40 лет верхняя граница сомкнутых лесов поднялась на 35 м (в среднем на 8,8 м за десятилетие), а редколесий – на 26 м, при этом горизонтальный сдвиг достиг 520 м и 290 м, соответственно (Шиятов, Мазепа, 2007). Эти темпы существенно превышают оценки, полученные для других периодов голоцена, и коррелируют с рекордным для последних столетий повышением летних температур и увеличением мощности снежного покрова в зимний период. Аналогичные процессы, управляемые летней термикой и зимними снежными условиями, документально зафиксированы и в других субарктических горных регионах России, например, в Хибинах и на плато Путорана (Вьюхин, 2025), что указывает на общероссийский и даже глобальный характер климатически обусловленной экспансии древесной растительности. Таким образом, начиная с середины XIX века и особенно интенсифицировавшийся во второй половине XX века, на Урале наблюдается четко выраженный тренд на поднятие и усложнение структуры верхней границы леса. Подтверждение этому можно найти в работах многих исследователей (Бабенко и др., 2008; Бартыш, 2008; Горяева, 2008; Моисеев, 2011; Фомин, 2011; Григорьев и др., 2012; Гайсин, 2022; и др.). Этот тренд является прямым откликом на современное глобальное потепление, причем ключевую роль играет комплекс факторов: повышение температур вегетационного периода, увеличение суммы активных температур, а

также смягчение зимних условий за счет роста температуры воздуха и глубины снежного покрова, что снижает риск вымерзания и повреждения абразией растений (Kullman, Öberg, 2009; Моисеев и др., 2011). Пространственная неоднородность этих процессов, зависящая от экспозиции склона, микрорельефа и преобладающих ветров, лишь подчеркивает комплексность реакции экосистемы на изменяющийся климат.

2.2. Основные направления и методы изучения структуры, роста и продуктивности древостоев

Рост древостоев представляет собой сложный биологический процесс, который находит свое количественное выражение в динамике таксационных показателей: диаметра, высоты, возраста, запаса древесины, фитомассы и других. Закономерности этого процесса в своей совокупности составляют одну из фундаментальных теоретических основ лесного хозяйства, неразрывно связанную с задачами расширенного воспроизводства лесных ресурсов и принципами многоцелевого лесопользования (Антанайтис, 1985; Антанайтис и др., 1986). Многочисленными исследованиями доказано, что динамика таксационных показателей определяется комплексным взаимодействием биологических особенностей древесных пород (внутренние факторы) и условий внешней среды (внешние факторы). В пределах однородных в климатическом отношении районов решающее влияние на рост оказывает эдафический фактор (условия почвенного плодородия, выражаемые через тип леса или класс бонитета), в то время в рамках одного эдафотопы ведущая роль переходит к ценотическим факторам, прежде всего к густоте древостоя и конкурентным отношениям между деревьями (Морозов, 1928; Нестеров, 1960; Бузыкин, 1970; Гусев, 1978; Кузьмичев, 1980; Лосицкий, Чуенков, 1980; Луганский, Нагимов, 1994). Понимание законов, управляющих развитием древостоев, является ключом к эффективному лесопользованию.

Сформировавшиеся к настоящему времени некоторые научные положения относительно роста, развития и продуктивности древостоев являются

общепризнанными и неоспоримыми. Прежде всего это касается тезиса, что густота древостоев (один из основных показателей, определяющих рост и продуктивность древостоев) находится в тесной зависимости от природных факторов и приводится в соответствие с лесорастительными условиями в результате конкурентных взаимоотношений между деревьями (Морозов, 1928; Лосицкий, Чуенков, 1980; Кузьмичев, 2013; и др.)

Этот процесс тесно связан с понятием морфогенеза одноярусных древостоев Г. С. Разина, описывающим динамику сомкнутости полога и перераспределение пространства между деревьями в процессе роста (Разин, 1977, 1981). Е. Л. Маслакова обоснован ранговый закон роста деревьев в молодняках, устанавливающий зависимость прироста особи от ее ранга (позиции) в иерархии древостоя, формирующейся на ранних этапах развития (Маслаков, 1981). Установлена неравномерность (агрегированность) размещения деревьев в пространстве (Грейг - Смит, 1967; Зайченко, 1973; Юкнис, 1978; Грибанов, 1986, 1993; Лебков, 1992; Кузьмичев, 2013; и др.), которая противоречит представлению о равномерном распределении и отражает групповой (куртинный) характер возобновления и выживания растений в лесу. Современный синтез этих положений указывает на то, что взаимодействие деревьев в фитоценозе включает не только конкуренцию, но и элементы кооперации и партнерства, например, через микоризные сети или взаимное укрытие от неблагоприятных воздействий.

Исторически основным инструментом для изучения и прогнозирования роста древостоев служат таблицы хода роста. Развитие методологии их составления прошло путь от местных таблиц (А. Р. Варгас де Бедемар) к попыткам создания всеобщих нормативов (А. В. Тюрин) (Тюрин, 1931), а затем – к признанию необходимости глубокой региональной и типологической дифференциации (Третьяков, 1937; Assmann, 1961). Классификационной основой для группировки исходных данных традиционно выступают класс бонитета, оценивающий производительность условий местопроизрастания через высоту древостоя в определенном возрасте (Орлов, 1925; Тюрин, 1931; Матвеев-Мотин, 1961; Свалов, 1975; Загреев, 1978; Чернышов, 1980; Справников, 1990; Суртаев, Справников,

1990; Вагин, 1993; Казимиров, 1995; Немич, 1997; Колтунова, 2004; Мальков, 2007; Охотин, 2009; и др.), и тип леса, отражающий единство растительного сообщества и среды его обитания (Третьяков, 1937; Левин, 1966; Кричун, 1971; Казимиров и др., 1975; Неруш, 1980; Ряхин, 1981; Дмитрах, 1982; Зябченко, 1984; Соколов, 1993; Соколов, Хиневич, 1994; Лобанов, 1999; Доменкова, 2009; Ефремова, 2018; Кулакова, 2019; Осипенко, 2020; и др.). Несмотря на длительную дискуссию о приоритете того или иного признака, наиболее обоснованным является комплексный подход, при котором в таблицах хода роста, составленных по типам леса, указывается соответствующий им класс бонитета, и наоборот (Никитин, 1966; Смертин, 1969; Аглиуллин, 1970; Гурский, 1974; Гусев, 1978; Атрощенко, 1986; Попов, 1993; Казимиров, 1995; Усанин, 2004; Онучин, 2017; и др.).

Ключевым вопросом при моделировании роста является выбор объекта-эталона. Классические таблицы хода роста описывают так называемые «нормальные» древостои, характеризующиеся предельной сомкнутостью и максимальной производительностью для данных условий (Орлов, 1925). Однако критика этого понятия указывает на его статичность, слабую распространенность в природе и неспособность таких моделей адекватно прогнозировать реакцию насаждений на хозяйственные воздействия (Котов, 1961; Лисица, 1973; Кузьмичев, 1977; Загреев, 1978; Лебков, 1992). В связи с этим получили развитие альтернативные направления: составление таблиц для модальных (наиболее распространенных) древостоев (Моисеев, Мошкалев, Нахабцев, 1968; Нагимов, 2011; и др.), а также – что является наиболее перспективным – разработка многовариантных моделей производительности древостоев различной густоты (полноты) (Лебков, 1965; Евдокименко, 1968; Разин, 1977; Тябера, 1980; Луганский, Нагимов, 1994; Азарчик, 2012; Балакир, 2013; Черных, 2014; и др.; Нагимов, 2020). Именно густота и размещение деревьев по площади, а не полнота, признается многими исследователями как основной ценотический фактор, непосредственно определяющий интенсивность межвидовой конкуренции и, следовательно, динамику таксационных показателей как отдельных деревьев, так и древостоя в целом (Колпиков, 1960; Тимофеев, 1961, 1973; Эйтинген, 1962;

Питикин, 1967; Макаренко, 1967; Успенский, Попов, 1974; Кузьмичев, 1977, 1980; Волков, 1978; Мошкалева и др., 1982; Лебков, 1992; Луганский, Нагимов, 1994; Феклистов, 1997; Сеннов, 1999; Рогозин, 2013; Вайс, 2014; и др.). Таблицы хода роста для разногустотных древостоев позволяют решать задачи оптимизации структуры насаждений, моделировать процесс самоизреживания и создавать целевые программы рубок ухода.

Современный этап развития лесной таксации характеризуется активным внедрением методов многомерного математического анализа и построения многофакторных регрессионных моделей (Свалов, 1975; Верхунов, 1976; Антанайтис, Жадейкис, 1977; Кузьмичев, 1977, 1980; Тябера, 1980, 1983; Розенберг, Феклистов, 1982; Мошкалева и др., 1982; Автухович, 1983; Неповинных, 2009; Руссков, 2012; Усов, 2024; и др.). Это позволяет количественно оценить совместное влияние на продуктивность таких переменных, как возраст, показатель условий местопроизрастания (например, высота в возрасте 100 лет) и густота древостоя (Казимиров, 1995; Гурский, 1997; Кузьмичев, 1980; Нагимов, 2000; и др.). Подобные модели обладают значительно большей прогностической силой и гибкостью по сравнению с традиционными таблицами. Особое внимание в последние десятилетия уделяется расширению структуры моделей продуктивности за счет включения в них данных о динамике всей фитомассы древостоя, а не только стволовой древесины (Кузьмичев, 1980; Уткин, 1982; Антанайтис, 1983; Усольцев, 1998; Нагимов, 2011; и др.). Такой подход соответствует принципам многоцелевого лесопользования, учитывающего не только экономическую, но и экологическую и социальную роль лесов.

Динамика таксационных показателей неразрывно связана с изменением структуры древостоя, под которой понимается характер распределения деревьев по диаметру, высоте, возрасту и другим признакам (Никитин, 1966). Изучение этой динамики является ключом к пониманию процессов дифференциации и естественного отбора в лесном ценозе (Высоцкий, 1962; Маслаков, 1984). Классические представления о том, что распределение деревьев по диаметру в спелых одновозрастных древостоях приближается к нормальному (Гауссову)

закону, были подвергнуты пересмотру. Исследования, проведенные на Урале и в других регионах, показали, что форма кривых распределения является вариабельной и зависит от породного состава, истории формирования древостоя, его возраста, возрастной структуры, интенсивности внутривидовой конкуренции и т.д. (Никитин, 1966; Смолоногов, 1968; Луганский, Нагимов, 1994; Барабанова, 2006; Верхунов Черных, 2009; Коптев, 2015; Кутявин, 2018; и др.). Асимметрия кривой распределения обычно наиболее выражена в молодняках, где основная масса деревьев сосредоточена в низших ступенях толщины, и постепенно меняется по мере роста, изреживания и усиления дифференциации деревьев. Таким образом, нормальное распределение следует рассматривать лишь как частный, а не универсальный случай.

Значительное внимание в специальной литературе уделяется оценке возрастной структуры древостоев (Верхунов, 1975; Зябченко, 1984; Кутявин, 2018, 2024; и др.). При оценке возрастного строения древостоев, как правило, используется схема типов возрастной структуры, предложенная Г. Е. Коминым и И. В. Семечкиным (Комин, 1963; Комин, Семечкин, 1970). Многими исследователями указывается на формирование абсолютно разновозрастных древостоев в жестких лесорастительных условиях (Комин, 1963; Мухамедшин, Шамшиев, 2005; Вернодубенко, 2011; и др.). В экстремальных условиях высокогорий формируются абсолютно разновозрастные древостои (Бабенко, 2006; Бартыш, 2008; Григорьев и др., 2012; Вьюхин, 2025; и др.).

Важнейшим инструментом ретроспективного анализа динамики таксационной структуры и роста являются дендрохронологические методы (Шиятов, 1973). Они позволяют не только датировать с точностью до года различные события в жизни дерева (например, годы угнетения или релиза), но и реконструировать ход его радиального и линейного прироста на протяжении всей жизни. Сравнительный анализ ширины годичных колец у деревьев разных размерных и социальных классов внутри одного древостоя позволяет выявить историю конкурентных отношений, установить период смыкания крон и начало интенсивной дифференциации. Как отмечал С. Г. Шиятов, этот метод особенно

ценен для изучения древостоев на верхнем пределе их распространения, где климатический сигнал в приросте выражен наиболее четко, что позволяет разделить влияние экзогенных (климат) и эндогенных (конкуренция) факторов на динамику роста. Комплексный анализ временных рядов прироста с использованием математической статистики дает возможность построить модели, описывающие реакцию древостоя на изменение густоты (например, после рубок ухода) или климатических условий.

Исследования роста и продуктивности древостоев на верхнем пределе их произрастания носят фрагментарный характер (Бабенко, 2006; Григорьев и др., 2012; Гайсин, 2022).

2.3. Основные этапы и методы изучения фитомассы деревьев и древостоев

В системе современного многоцелевого лесопользования, ориентированного на сохранение экосистемных функций и биологического разнообразия, оценка биологической продуктивности лесных насаждений приобретает ключевое значение (Курбанов, 2002; Вараксин и др., 2008; Замолотчиков, 2008; Загидуллина, 2021). Особую актуальность эта проблема получила в контексте глобального изменения климата, поскольку леса, выступая основным наземным поглотителем углерода, выполняют важнейшую климаторегулирующую функцию. Согласно положениям Рамочной конвенции ООН об изменении климата (1992) и Киотского протокола (1997), способность лесных экосистем к депонированию атмосферного углерода признана одной из важнейших экосистемных услуг, требующей количественной оценки для реализации климатических проектов и перехода к климатически оптимизированному лесному хозяйству (Леринк и др., 2020). В этой связи фитомасса – совокупность тел живых растений, характеризующаяся определенной массой, объемом, химическим составом и калорийностью (Программа..., 1974), – рассматривается как непосредственный и измеримый эквивалент пула углерода, аккумулированного в растительности. Изучение фитомассы имеет длительную историю, в которой можно выделить несколько этапов (Молчанов, 1961; Смирнов, 1961). Начальный этап, охватывающий первую

половину и середину XX века, характеризовался фрагментарными исследованиями, часто являвшимися частью физиологических, гидрологических или лесоводственных работ (Яблоков, 1934; Молчанов, 1949). Классические труды швейцарского ученого Х. Бургера, посвященные оценке фитомассы основных лесообразующих пород, заложили основы методологии, впервые установив статистическую связь массы фракций крон с диаметром стволов деревьев (Burger, 1937, 1948). В этот же период отечественные исследователи начали накапливать первые эмпирические данные о фитомассе отдельных деревьев и древостоев.

Качественный скачок в изучении биологической продуктивности произошел в 1960-1970-е годы в рамках реализации Международной биологической программы и программы «Человек и биосфера». Эти масштабные проекты стимулировали переход от ресурсоведческого подхода (учет нестволовой древесины как сырья) к биогеоценотическому, в центре которого оказалось понимание роли растительной массы в биологическом круговороте вещества и энергии в экосистеме (Поздняков, 1970; Уткин, 1970). Были получены фундаментальные данные о влиянии эколого-ценотических факторов (возраста, полноты, типа леса, класса бонитета) на структуру и динамику фитомассы древостоев (Семечкина, 1978; Онучин, Борисов, 1984; Усольцев, 1985, 1988; Аткин, 1994; Луганский, Нагимов, 1994; Нагимов и др., 2020). Результатом этого этапа стало появление первых региональных таблиц для подеревного и площадного учета фракций фитомассы, где в качестве основных входных переменных традиционно использовались диаметр и высота дерева, а иногда и дополнительные показатели: возраст, размеры крон, полнота древостоя или класс бонитета (Иванчиков, 1971; Горбатенко, Протопопов, 1971; Алексеев, Уткин, 1982; Капустинская, Русецкас, 1982; Гордина, 1985; Нагимов, 2000; Сальникова, 2005).

Современный этап исследований, начавшийся после Конференции ООН по окружающей среде и развитию (1992), в основном подчинен задачам оценки и прогнозирования углерододепонирующего потенциала лесов (Курбанов, 2002; Щепашенко, 2005). Лесные экосистемы стали рассматриваться как критически важный биологический «щит», смягчающий последствия антропогенных выбросов

парниковых газов. Острая нехватка репрезентативных региональных данных о запасах фитомассы и годичной продукции, необходимых для верификации моделей углеродного баланса и реализации положений Киотского протокола, обусловила новый всплеск исследовательской активности (Бакаева, Замолодчиков, 2008; Замолодчиков и др., 2008; Терехов, Усольцев, 2008; Биржов, 2009; Маленко, Усольцев, 2009; Маленко, 2012; Швиденко, Щепашенко, 2014; Макулов, 2016; Кутявин, 2018; Усольцев и др., 2018, 2020; 2021; Цепордей, 2019; Целитан, 2021; Усов, 2024; и др.). Особое внимание в этом контексте уделяется бореальным лесам высоких широт, где медленный биологический круговорот способствует долгосрочной консервации углерода не только в биомассе, но и в мощной подстилке и гумусе. В последние годы появились работы, связанные с оценкой фитомассы дистанционными методами (Дергунов, 2025; Воробьев, 2026; и др.)

Понимая неравноценность роли различных частей растения в биогеоценозе, исследователи традиционно изучают фитомассу с её разделением на фракции (Усольцев, Нагимов, 1988а). Надземная фитомасса дерева дифференцируется на древесину и кору ствола, древесину и кору ветвей, хвою (листву), а также генеративные органы и отмершие ветви. Подземная часть оценивается с выделением скелетных и тонких (менее 1 мм) корней, причём некоторые методики предполагают более детальное разделение по толщине (Аткин, 1984; Крепкий, 1987). Такая детализация необходима не только для ресурсоведческих расчётов, но и для понимания процессов накопления углерода и элементов питания, поскольку химический состав и скорость оборота разных фракций существенно различаются.

Методология оценки фитомассы прошла сложный путь развития, и до сих пор не существует единого общепризнанного протокола. Точность конечных результатов в значительной степени определяется приёмами полевого отбора и лабораторной обработки модельных деревьев (Уткин, 1982). Наиболее точным, но и чрезвычайно трудоёмким является метод прямого взвешивания всех фракций. На практике для оценки стволовой массы широко используется объёмно-весовой метод, основанный на таксационных измерениях объёма ствола и применении региональных стандартов плотности древесины. Для оценки фитомассы крон,

форма которых далека от тел вращения, доминирует весовой метод, при котором масса хвои и мелких ветвей определяется через взвешивание модельных веток или навесок (Луганский, Нагимов, 1994). Важнейшим вопросом является репрезентативность выборки модельных деревьев. Классический метод «среднего дерева» был подвергнут критике из-за низкой точности, особенно при оценке вариабельной кроновой массы; ошибки при таком подходе могут достигать 50% и более (Молчанов, Смирнов, 1967; Программа..., 1974). Наиболее надёжным признан метод ступенчатого (пропорционально-ступенчатого) представительства, когда модельные деревья отбираются из разных ступеней толщины с последующим выравниванием зависимостей массы фракций от таксационных показателей (Аткин, 1974; Семечкина, 1978; Уткин, 1982; Усольцев, 1985, 1988). Математическая обработка данных также эволюционировала от графического выравнивания (Burger, 1929; Яблоков, 1934; Молчанов, 1949, 1971; Семечкина, 1978) к сложному регрессионному анализу. Начальные работы использовали простые графические зависимости, тогда как современные исследования опираются на аналитические модели. Для описания связи фитомассы ствола с его диаметром наиболее часто применяют степенные и параболические функции, а для фракций крон – логарифмические, степенные, показательные и параболические уравнения (Смирнов, 1971; Семечкина, 1978; Усольцев, 1985, 1988; Прокудин, 1986). Однако простые парные зависимости (например, масса от диаметра) обладают существенным недостатком: они справедливы лишь для конкретных условий, в которых были получены, и плохо экстраполируются на другие объекты из-за высокого влияния возраста, густоты и условий местопроизрастания (Молчанов, 1971; Луганский, Нагимов, 1994). В связи с этим с 1970-х годов активно развивается направление многомерного моделирования, позволяющее учесть комплекс факторов (Токмурзин, Байзаков, 1970; Усольцев, 1985, 1988; Нагимов, 1988; Нагимов, Сальникова, 1998). Наиболее распространены двухфакторные модели, связывающие массу фракции с диаметром и высотой дерева, по аналогии с объёмными таблицами (Алексеев, Уткин, 1982; Усольцев, 1985, 1988; Соколов и др., 1994). Для повышения точности, особенно для кроновой массы, в уравнения

включают дополнительные переменные: возраст дерева, класс бонитета, относительную густоту или полноту древостоя, а также морфометрические показатели кроны (диаметр, протяжённость) (Казимиров, Митруков, 1978; Усольцев, 1985, 1988; Нагимов, 2000; Маленко, 2012; и др.). Такой подход позволяет создавать более универсальные и точные региональные нормативы.

В последние годы начали заниматься оценкой надземной фитомассы древостоев и их углерод депонирующей работы в высокогорьях (Фастовец и др., 2003; Богословская, 2005; Рахманов и др., 2006; Нагимов и др., 2007, 2008; Дэви, 2008; Григорьев и др., 2012; Moiseev et al., 2016; Hagedorn et al., 2020; Гайсин, 2022; Вьюхин, 2025; Нагимов и др., 2025; и др.). Однако, многие вопросы, связанные с оценкой структуры и запасов фитомассы деревьев и древостоев на верхнем пределе их произрастания остаются слабоизученными.

В целом, анализ специальной литературы позволяет сделать заключение, что в районе наших исследований особенности формирования, роста, продуктивности и углерод депонирующей способности древостоев требуют дальнейшего изучения.

В настоящее время в нашей стране осуществляется переход на устойчивое управление лесами в рамках экологических систем. Этот процесс требует разносторонних знаний закономерностей формирования, роста и продуктивности древостоев в тех или иных лесорастительных условиях. На фоне значительного числа работ в этом направлении, древостои на верхнем пределе их произрастания на количественном уровне изучены крайне слабо. Растения и древостои, произрастающие в высокогорьях, сталкиваются с экстремальными условиями, которые, безусловно, сказываются на их росте, развитии и продуктивности. Поэтому лесоводственно-таксационные исследования в этих условиях чрезвычайно актуальны.

Ростовые процессы деревьев и древостоев наиболее полно могут быть раскрыты на основе изучения всей их фитомассы. Это обеспечивает учет в однородных единицах продукционной деятельности в полном объеме. В этой связи, данные о запасах и динамике фитомассы древостоев имеют важное значение не только при оценке их сырьевых функций, но и экологических и биосферных. В

настоящее время актуальной задачей являются региональные оценки запасов аккумулированного в фитомассе углерода и углерод депонирующей способности насаждений. Дрестои высокогорий с замедленным биологическим круговоротом в этом отношении вызывают особый интерес.

В районе наших исследований указанные исследования проведены не в полном объеме.

Глава 3. Программа, объект, методика исследований и объем выполненных работ

3.1. Программа исследований

Для решения задач исследования и достижения поставленной цели диссертации составлена следующая программа работ:

1. Изучение и анализ научной литературы, картографических и иных материалов, связанных с темой диссертационной работы.

2. Изучение и анализ природно-климатических условий и характеристика растительности района исследований по литературным источникам.

3. Закладка на склоне горы М. Ирмель высотного профиля и пробных площадей в пределах экотона верхней границы древесной растительности (ЭВГДР) и лесного насаждения, произрастающего ниже экотона.

4. Подеревная таксация пробных площадей с определением возраста и линейных размеров стволов и крон всех деревьев; рубка и обмер модельных деревьев для оценки структуры древостоев и их надземной фитомассы.

5. Оценка особенностей формирования древостоев на исследуемом склоне на основе определения периодов появления древесной растительности.

6. Выявление возрастной структуры сформировавшихся на склоне древостоев с учетом особенностей распределения деревьев по возрасту.

7. Изучение в исследуемых древостоях особенностей дифференциации и распределения деревьев по возрасту, диаметру и высоте, а также взаимосвязей между их таксационными показателями.

8. Оценка роста и продуктивности древостоев в ретроспективе с учетом их абсолютной высоты произрастания.

9. Установление зависимостей весовых показателей деревьев от их диаметра и оценка запасов надземной фитомассы и депонированного углерода в исследуемых древостоях.

3.2. Объект исследований

В качестве объекта исследования были выбраны древесные ценозы, приуроченные к юго-западному макросклону горы Малый Ирмель. Доминирующей лесообразующей породой здесь выступает ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb), тогда как береза повислая (*Betula pendula* Roth) играет подчиненную роль. Территориально работа охватывала два типа насаждений: сомкнутые леса, располагающиеся ниже границы лесной растительности, и сообщества в пределах верхнего экотона. Под термином «экотон верхней границы древесной растительности» (ЭВГДР), согласно трактовке П. Л. Горчаковского и С. Г. Шиятова (1985), понимается переходная полоса, которая простирается от верхнего предела распространения сомкнутых древостоев до границы произрастания единичных экземпляров деревьев в горно-тундровом поясе. П. Л. Горчаковский и С. Г. Шиятов в пределах ЭВГДР выделяют три полосы растений:

- полосу отдельных деревьев, расположенную в верхней части экотона;
- полосу лесных микрогруппировок (редин), занимающую среднюю часть экотона;
- полосу редколесий, занимающую нижнюю часть экотона и примыкающую к сомкнутому (сплошному) лесным насаждениям.

Выделение этих полос (подпоясов) в пределах ЭВГДР, как правило, производится на основании сомкнутости крон (полога) деревьев (Демьянов, 1977; Норин, 1979; Горчаковский, Шиятов, 1985; и др.):

- к рединам относятся сообщества древесных растений с сомкнутостью полога менее 0,1;
- к редколесьям относятся сообщества с сомкнутостью полога древесного яруса от 0,1 до 0,3.

Методология исследования базируется на комплексном и системном принципах и подходах изучения лесных насаждений, а также теоретических обобщениях учеными результатов многолетних исследований строения, роста и продуктивности лесных насаждений, в том числе в горных условиях. В работе использованы в основном апробированные лесоводственно-таксационные методы.

3.3. Методика исследований

Исследования базируются на предложенном С. Г. Шиятовым при изучении растительности высокогорий методе высотных профилей с закладкой пробных площадей (Шиятов, 2009). В данном случае высотный профиль представляет собой условную линию, проходящую по склону от сомкнутых лесных насаждений до верхней границы отдельных деревьев в горной тундре. Прокладка такого профиля обеспечивает при продвижении по нему фиксацию расстояний до исследуемых участков и высоты их расположения относительно уровня моря. Перед закладкой профиля на основе маршрутного обследования выбирался участок склона, который включал все указанные выше подпояса ЭВГДР. Критериями отбора участка также служили отсутствие на деревьях следов поражения насекомыми-вредителями, грибными болезнями, а также признаков воздействия пожаров и иных антропогенных или природных нарушений. Руководствуясь перечисленными требованиями, мы заложили высотный профиль на склоне юго-западной ориентации, проложив его строго по линии, соединяющей массив сомкнутого леса с зоной горной тундры.

В настоящее время данный профиль функционирует как стационарный научно-исследовательский полигон, на базе которого осуществляются долговременные наблюдения за динамикой растительных сообществ и климатическими параметрами. Масштабные работы по оценке древесной растительности производились в 2002, 2012 и 2022 (с нашим участием) учетных годах.

При закладке пробных площадей (ПП) и проведении индивидуального пересчета деревьев мы руководствовались методическими рекомендациями, выработанными в ходе реализации международного проекта INTAS-01-0052. Вдоль профиля было выделено семь высотных уровней. Для решения поставленных в диссертации задач использовались материалы, собранные на трех из них:

- первом – расположенном в полосе редины на высоте 1360 м над уровнем моря;

- втором – расположенном в полосе редколесий на высоте 1310 м над уровнем моря;

- пятом – расположенном в сомкнутом лесном насаждении на высоте 1260 м над уровнем моря.

Таким образом, расстояние в вертикальной плоскости между этими высотными уровнями составляет 50 м. Расположение г. Малый Ирмель показано на рис. 3.1.

На этих трех высотных уровнях профиля заложены 5-6 ПП размером 20x20. В пределах каждого уровня ПП размещались в таком порядке, чтобы они отстояли друг от друга на расстоянии не более 10 м по вертикали и не более 100 м – в горизонтальном направлении. На местности углы и центры ПП закреплялись кольями высотой 1-1,5 м или пирамидками из камней. Географические координаты ПП и их абсолютная высота над уровнем моря устанавливались с использованием GPS-приемника Etrex 10 (Garmin Inc., Schaffhausen, Switzerland).

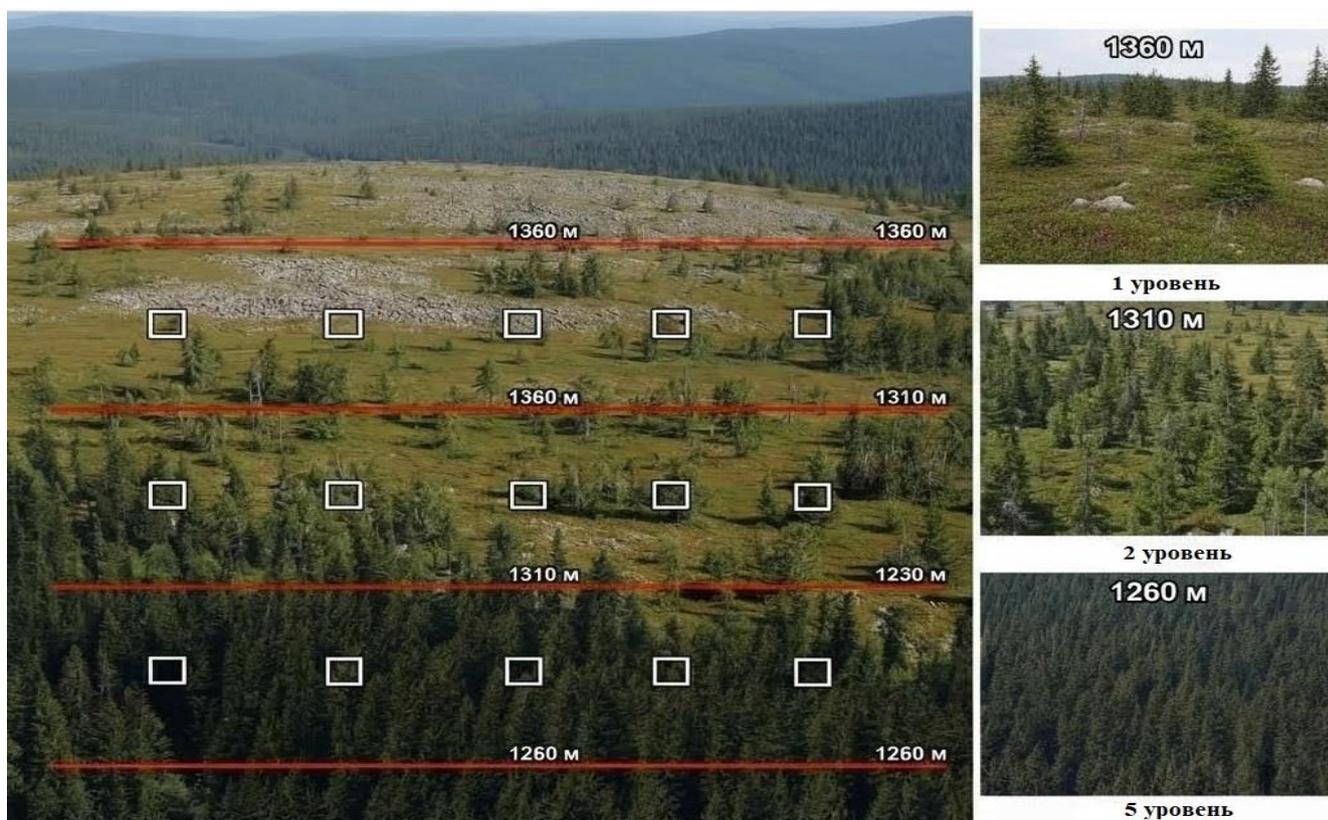


Рисунок 3.1 – Размещени высотных уровней на профиле

В границах каждого высотного уровня и отдельно по каждой пробной площади проводилась сплошная подеревная таксация. Учитывались все особи,

достигшие высоты 1,5 м и более. Пространственная привязка каждого дерева осуществлялась с помощью угломерного устройства, центрируемого в середине пробной площади. Для этого последовательно измерялись азимуты и расстояния от прибора до каждого ствола, что позволяло в дальнейшем построить точную карту размещения деревьев.

После этой процедуры у всех деревьев определялись следующие характеристики:

- порода (ель, береза);
- происхождение (семенное или вегетативное);
- форма роста (одноствольная или многоствольная);
- возраст с точностью до 1 года (по спилам или кернам, взятым возрастным буравом);
- диаметр ствола с точностью 0,1 см (на высоте 1,3 м и у основания мерной вилкой или штангенциркулем);
- высота ствола с точностью 0,1 м (у крупных деревьев высотомером Suunto, у мелких – рулеткой или мерным шестом);
- диаметр кроны с точностью 0,1 м (в двух взаимно перпендикулярных направлениях, одно из которых ориентировалось вдоль господствующего направления ветра);
- протяженность кроны с точностью 0,1 м (мерной лентой, мерным шестом или высотомером).

У деревьев многоствольной формы роста (многоствольников) указанные выше показатели определялись отдельно для каждого стволика.

Возраст деревьев относится к ключевым характеристикам, определяющим их рост и развитие, поэтому в нашей работе процедуре его определения было уделено первостепенное значение. Под возрастом понималось число лет, прошедших с момента появления растения. У всех живых экземпляров с диаметром ствола более 3 см производился отбор кернов возрастным буравом на стандартной высоте 20-30 см от уровня почвы. Для усохших деревьев у основания ствола выпиливались цельные диски, позволяющие получить полную хронологию (рис. 3.2).

А



Б



Рисунок 3.2 – Отбор образцов древесины для определения возраста деревьев: А – отбор кернов древесины возрастным буром; Б – Взятый керн у основания ствола.

Для особей с диаметром менее 3 см, но высотой более 20 см, через одно растение фиксировалась высота (с точностью до 1 см) и у шейки корня выпиливался диск для последующего подсчета годичных колец. Экземпляры ниже 20 см учитывались по методике, принятой для оценки подроста, без сплошного возрастного анализа. Все отобранные диски и керны упаковывались в индивидуальные бумажные или полиэтиленовые пакеты с этикетками, где указывались принадлежность к высотному уровню, номер пробной площади, порода, индивидуальный номер дерева и высота взятия пробы.

Лабораторная обработка образцов выполнялась на базе УГЛТУ. Буровые керны фиксировались на деревянных планках, после чего их поверхность зачищалась лезвием. У дисков аналогичной зачистке подвергалась полоса шириной 1-3 см вдоль выбранного радиуса. Для усиления контраста между годовыми кольцами в подготовленную поверхность втирался мелкодисперсный зубной порошок. Затем на полуавтоматической установке Lintab 5 со специализированным программным обеспечением TSAP/Win производился подсчет годовых слоев с нанесением на поверхность керна или диска системы меток: одна точка – каждое 10-е кольцо, две точки – конец каждого 50-летия, три точки – конец каждого столетия (рис. 3.3).

При определении возраста дерева по буровым кернам, достигшим центра ствола, вначале подсчитывалось количество годовых колец на керне и устанавливался год образования самого старого годового слоя. После этого определялся окончательный возраст дерева суммированием годовых слоев, подсчитанных на буровом керне (на высоте 20-30 см) с возрастом, соответствующим моменту достижения деревом высоты бурения. Последний параметр рассчитывался с помощью регрессионных моделей, связывающих высоту и возраст растений. Для построения этих моделей использовались данные по экземплярам, для которых были известны точная высота и возраст по диску, взятому у корневой шейки.

В ряде случаев из-за загнивания сердцевины или эксцентричного прироста извлеченные керны не доходили до геометрического центра ствола. Для таких образцов применялась следующая процедура: измерялась длина недостающей части (от окончания керна до предполагаемого центра). Затем с помощью палетки определялось, сколько годовых колец в среднем укладывается на участке такой длины у данного дерева, и это число прибавлялось к подсчитанному на керне количеству слоев. Полученная сумма принималась за полный возраст.

Во избежание ошибок в подсчете годовых слоев и их датировке, а также для верификации датировки в случае выпадающих или ложных колец использовалась

региональная мастер-хронология, построенная С. Г. Шиятовым (1986) для данного района и отражающая многолетнюю динамику индексов прироста.



Рисунок 3.3 – Подсчёт годовых колец на полуавтоматической установке Lintab-5

Следует отметить, что возраст древесных растений, установленный с использованием вышеизложенных методических приемов, на наш взгляд, хотя и нельзя гарантировать абсолютную точность до одного года нельзя, однако полученные оценки возраста, на наш взгляд, максимально приближены к реальным и вполне достаточны для объективного решения задач, поставленных в диссертации.

После подеревной таксации на ПП за их пределами по каждой породе производился отбор, рубка и таксация модельных деревьев. Отбор их осуществлялся по всему диапазону изменения толщины стволов на ПП без соблюдения условий соответствия диаметров моделей серединам ступеней толщины (производилась бессистемная выборка деревьев из различных ступеней толщины). Причем стремились, чтобы в выборку обязательно включались как самые тонкие, так и наиболее толстые деревья, чтобы охватить весь диапазон изменчивости. Поскольку программа работ включала оценку фитомассы и углерододепонирующей способности насаждений, рубка моделей приурочивалась к периоду после полного формирования хвои и листвы текущего года, то есть не ранее конца июля.

Перед валкой у каждого модельного экземпляра фиксировались диаметр, класс Крафта, а также проекция кроны в двух перпендикулярных направлениях. Особое внимание уделялось выбору направления валки, чтобы избежать повреждения кроны и потери ее фрагментов. Место падения предварительно расчищалось и застилалось брезентом для сбора всех отделившихся частей.

Правильное определение направления валки позволяет избежать зависания модельного дерева, потери части кроновой массы и пополнения кроны модели ветками окружающих «соседей» при зависании.

У срубленного модельного дерева определялись следующие показатели: протяженность ствола, бессучковой зоны ствола и живой кроны, действительный абсолютный сбег, а также сбег ствола в коре и без коры (путем деления на секции длиной 1 или 2 метра), текущий прирост по диаметру на серединах этих секций, возраст по пню и, наконец, общая надземная фитомасса с последующим разделением на фракции.

Фитомасса деревьев по фракциям определялась в соответствии с методическими указаниями, разработанными на кафедре лесной таксации и лесоустройства УГЛТУ (Усольцев, Нагимов, 1988а; Нагимов и др., 2013). При этом фитомасса стволов модельных деревьев в полевых условиях (в свежесрубленном состоянии) устанавливалась непосредственным взвешиванием на электронном безмене KERN CH 50K50 с точностью ± 50 г после распиловки ствола по отметкам на серединах одно- или двухметровых секций (рис. 3.4).

Абсолютно сухая масса древесины и коры ствола устанавливалась по дискам, выпиленным у основания ствола и на серединах секций. Сразу после выпиливания дисков древесина и кора с них в полевых условиях взвешивались на электронных весах с точностью до $\pm 0,1$ г. В лаборатории они высушивались в специальных термостатах (при температуре 100-105°C) до абсолютно сухого состояния

По полученным в результате этой процедуры данным устанавливалось содержание абсолютного сухого вещества этих фракций в дисках, а затем и для ствола в целом.

Общая кроновая масса в свежем состоянии на модельных деревьях определялась после обрубки всех веток (живых и отмерших) взвешиванием их на электронном безмене с точностью ± 50 г.



Рисунок 3.4 – Процесс распиловки ствола на метровые отрезки

После этого производился сбор и взвешивание (с точностью до 1 г) всех шишек (у ели) и отмерших ветвей в кроне. Масса отмерших ветвей до кроны определялась отдельно.

Затем формировалась модельная часть живой кроны в виде нескольких средних ветвей, отобранных из ее разных частей или (для ели) навески древесной зелени (Нагимов и др., 2013). Для модельной части устанавливалось соотношение веса ветвей (скелета кроны) и хвои и по нему определялась фитомасса этих фракций в общей массе живой кроны с точностью ± 5 г. Абсолютно сухая масса фракций кроны определялась по навескам, которые взвешивались с точностью до 0,1 г в сыром состоянии (в лесу) и после высушивания до постоянного веса в термостатах.

Таксационные параметры как срубленных моделей, так и древостоев в целом определялись общепринятыми в лесной таксации способами. Учитывая

множественность существующих подходов, считаем нужным конкретизировать, какие именно методы использовались в нашей работе. Для вычисления объема стволов (в коре и без коры) среди множества известных формул мы остановились на сложной формуле Губера (секционном методе), как обеспечивающей наибольшую точность в условиях горных лесов:

$$V_c = (g_1 + g_2 + \dots + g_n) * l + 1/3 g_v * l_v, \quad (3.1)$$

где V_c – объем ствола, м³;

g_1, g_2, g_n – площади поперечных сечений ствола на серединах секций, м²;

g_v – площадь сечения ствола на конце последней секции, м²;

l – длина секций, м;

l_v – длина вершинки, м.

Запас древостоев каждой породы на пробных площадях определялся на основе данных перечета деревьев и срубленных модельных деревьев по способу видовых высот:

$$M = \Sigma G * HF, \quad (3.2)$$

где M – запас древостоя, м³;

ΣG – сумма площадей поперечных сечений деревьев древостоя, м²;

HF – видовая высота древостоя, м.

Причем, для каждой породы видовая высота определялась по данным модельных деревьев (на основе зависимостей видовой высоты моделей от их высоты), а не выписывалась из нормативных таблиц, как это принято в лесотаксационной практике.

Запасы фракций фитомассы определялись регрессионным методом (Усольцев, Нагимов, 1988б). Вначале по данным моделей разрабатывались регрессионные уравнения зависимости фитомассы тех или иных фракций от показателя D^2H деревьев. Затем с использованием разработанных уравнений для

каждого дерева на пробной площади на основе его показателя D^2H определялась масса всех фракций. Суммированием полученных для всех деревьев результатов определились итоговые значения надземной фитомассы таксируемого древостоя по фракциям.

При оценке дифференциации и особенностей распределения деревьев по таксационным признакам вычислялись и анализировались следующие статистические характеристики:

- минимальное и максимальное значения признака, характеризующие амплитуду (размах) варьирования признака;
- среднеарифметическое значение признака, характеризующее положение ряда распределения признака;
- среднее квадратическое отклонение (стандартное отклонение), показывающее степень рассеяния значений ряда распределения признака относительно среднего значения;
- коэффициент вариации признака, характеризующий изменчивость признака в относительных величинах (процентах);
- ошибка среднего значения (стандартная ошибка), показывающая насколько среднее значение признака по выборке, может отличаться от среднего значения по совокупности;
- коэффициент асимметрии рядов распределения признаков, характеризующий их скошенность, то есть степень сосредоточения значений в левой или правой половине кривой распределения;
- коэффициент эксцесса рядов распределения признаков, показывающий их крутость, то есть степень группировки значений в области средней величины;
- точность опыта, характеризующий степень соответствия полученных данных с истинными показателями изучаемого признака.

Наиболее удобным и информативным показателем, характеризующим изменчивость показателей, является коэффициент вариации, определяемый на основе их среднего значения и среднего квадратического отклонения. При оценке степени изменчивости таксационных показателей на основе величины

коэффициента вариации использовалась шкала уровней изменчивости количественных признаков растений, разработанная С. А. Мамаевым (1973):

Уровень изменчивости	Коэффициент вариации
Очень низкий	менее 7%
Низкий	8 – 12%
Средний	13 – 20%
Повышенный	21 – 30%
Высокий	31 – 40%
Очень высокий	41% и более

Шкала дает возможность сравнить величину варьирования разных показателей деревьев.

Для типологизации возрастной структуры исследуемых древостоев мы опирались на классификацию, разработанную Г. Е. Коминым и И. В. Семечкиным (Комин, 1963; Комин, Семечкин, 1970). Данная схема учитывает пространственное размещение разновозрастных особей и характер распределения деревьев по возрастам. Согласно этой классификации, выделяются шесть типов:

- абсолютно одновозрастные древостои – все деревья имеют практически одинаковый возраст;
- одновозрастные древостои – разброс возрастов не выходит за пределы одного класса возраста;
- условно разновозрастные древостои – представлена одним поколением, но возрастная амплитуда значительна, однако непрерывна (без разрывов);
- ступенчато разновозрастные древостои – четко обособленные поколения с полным отсутствием деревьев промежуточных возрастов;
- циклично разновозрастные древостои – несколько поколений, между которыми нет полных разрывов, но наблюдаются явные минимумы численности в отдельных возрастных интервалах, что придает распределению многовершинный характер;

- абсолютно разновозрастные древостои – присутствуют все возрастные группы, распределение близко к равномерному или плавно меняющемуся, без резких границ, с короткими (до 15 лет) циклами колебаний численности.

При исследовании возрастной динамики диаметра и высоты деревьев в разрезе высотных уровней исследуемого профиля применен новый методический подход. Он заключается в использовании уравнений зависимостей высоты и диаметра деревьев от их возраста, разработанных по материалам определения этих показателей у всех деревьев абсолютно разновозрастных древостоев. Возможность применения такого подхода обуславливается следующими предпосылками:

- высокой однородностью условий произрастания деревьев в пределах высотных уровней профиля;

- высокая разновозрастность деревьев в древостоях каждого высотного уровня; в одном и том же древостое могут произрастать деревья, отличающиеся по возрасту на 100 и более лет;

- достаточная представленность деревьев в каждом отдельно взятом возрасте.

Аналитическое описание возрастной динамики высоты и диаметра деревьев проводилось с использованием корректных S-образных (сигмоидных) функций, имеющих точку перегиба и асимптоту, параллельную оси абсцисс.

Статистический анализ полученных данных, включая изучение парных и множественных зависимостей между морфологическими и таксационными признаками деревьев, выполнялся с использованием пакетов прикладных программ Microsoft Excel 2016 и Statistica 10.0. Проверка адекватности построенных регрессионных моделей проводилась путем оценки значимости их коэффициентов по t-критерию Стьюдента и анализа коэффициента детерминации (R^2). При интерпретации многофакторных моделей величина t-критерия позволяла не только судить о статистической значимости включенных в уравнение факторов, но и оценивать относительный вклад каждого из них в объяснение изменчивости зависимой переменной.

В целом полученные нами уравнения позволили составить необходимые для таксации исследуемых древостоев нормативные таблицы и провести корректный

анализ изучаемых биологических процессов. Ряд методических подходов требуют их рассмотрения в ходе анализа основных результатов работы, поэтому они изложены ниже в основных главах диссертации.

3.4. Объем выполненных работ по теме диссертации

Экспериментальный материал, использованный при подготовке и написании диссертации получен в ходе многолетних комплексных исследований высокогорных лесных и лесотундровых сообществ, проводимых аспирантами и сотрудниками Уральского государственного лесотехнического университета совместно с работниками лаборатории Института экологии растений и животных в разных районах нашей страны. Автор диссертации принимал активное участие в данных исследованиях в 2020 - 2025 годах. Последние учетные и исследовательские работы на научно-исследовательском стационаре Малый Ирмель проводились под руководством и непосредственном участии автора диссертации. Данные предыдущих исследований (проведенных в 2002 и 2012 годах), необходимые для ретроспективного анализа происходящих в высокогорьях изменений формирования, строения и роста древостоев, автору предоставлены из базы данных кафедры.

Объемы экспериментальных исследований, послуживших основой при подготовке диссертации, приведены в табл. 3.1.

Таблица 3.3 – Объем экспериментальных исследований

№ п.п.	Исследовательские работы	Единица измерения	Объем
1	Закладка пробных площадей	шт.	14
2	Количество определений: -возраста деревьев ели и березы -диаметра деревьев ели и березы -высоты деревьев ели и березы	дер.	178/45 276/133 276/133
3	Количество срубленных модельных деревьев на исследование фитомассы: -ели -березы	дер.	88 15
4	Количество обработанных и исследованных радиальных кернов и дисков древесины	шт.	178/45

В целом, использованный при подготовке диссертационной работы фактический материал, соответствовал требованиям репрезентативности при решении поставленных задач и достижения поставленной цели.

Глава 4. Особенности формирования и возрастная структура древостоев на верхнем пределе их произрастания

В настоящее время в условиях глобального изменения климата исследования, направленные на изучение динамики древесной растительности и их возрастной структуры в переходных зонах (экотонах), наиболее чувствительных к колебаниям температурного режима и количества осадков имеют особую актуальность. К числу таких экотонов относятся лесные фитоценозы, формирующиеся в высокогорьях у верхней границы леса. Указанные фитоценозы выступают в настоящее время индикаторами изменений климата, а их изучение позволяет реконструировать ход и интенсивность лесовозобновительных процессов в экстремальных условиях, складывающихся в высокогорьях. Результаты соответствующих исследований важны для оценки и прогноза устойчивости и стабильности формирующихся на ранее безлесных территориях лесных насаждений. Лесоводственно-таксационные и эколого-ценотические исследования в экотоне верхней границы леса в настоящее время представляют собой важное и актуальное научное направление. Вопросы формирования древостоев в экотоне верхней границы леса под влиянием современных изменений климата несмотря на их значимость, остаются изученными недостаточно полно. Как отмечается в научных работах (Горчаковский, Шиятов, 1985; Григорьев и др., 2012; и др.), распределение лесных сообществ в горах характеризуется сложной, трудно поддающейся описанию пространственной неоднородностью, объяснение которой требует сопряженного анализа структуры древостоев и морфометрических характеристик рельефа. Подобные исследования являются не только теоретической основой для понимания закономерностей функционирования лесных фитоценозов в горных лесных экосистемах, но и имеют практическую ценность для информационного обеспечения лесного хозяйства.

4.1. Особенности формирования древостоев

Комплексное исследование возрастной структуры и особенностей формирования древостоев на верхней границе леса на примере горного массива

Малый Ирмель в Южном Урале представляется весьма своевременным. Древесный ярус в ЭВГДР и сомкнутых (сплошных) насаждениях, примыкающих к нижней границе этого экотона представлен деревьями ели (основная порода) и березы (второстепенная порода). Данная работа, выполняемая в рамках диссертационного исследования, основывается на уникальном материале, собранном в ходе многолетних наблюдений на постоянных пробных площадях, заложенных вдоль высотного градиента (высотного профиля). Установление возраста всех деревьев (ели и березы) по буровым кернам с последующей перекрестной датировкой, позволяет с высокой достоверностью восстановить хронологию лесовосстановительных процессов и выявить периоды интенсивной экспансии древесной растительности в горную тундру. Анализ полученных данных не только вносит вклад в понимание динамики верхней границы леса в одном из ключевых регионов Урала, но и позволяет проводить сравнительную оценку влияния современных климатических тенденций на горные лесные экосистемы в целом.

Данные о возрасте всех растений ели и березы открывают широкие возможности для изучения истории формирования древостоев этих пород и их возрастного строения. Однако нет достаточных оснований полагать, что у всех деревьев возраст по буровым кернам установлен однозначно – с точностью до года. Это связано с тем, что на точность определения этого показателя деревьев влияет большое количество факторов, связанных с отбором образцов древесины, отложением годичных колец, структурой древесины, формой поперечного разреза ствола и т.д. (Григорьев и др., 2012; Вьюхин, 2025; и др.). В этой связи для повышения корректности и обоснованности настоящих исследований в разрезе высотных уровней профиля дерева ели и березы были сгруппированы по пятилетним возрастным группам и для каждой группы вычислялся календарный год возникновения растений. Такой методический подход при распределении деревьев разных пород, произрастающих на исследуемых объектах на момент таксации, по периодам их возникновения достаточно широко применяется исследователями высокогорных лесов (Бартыш, 2008; Григорьев и др., 2012;

Вьюхин, 2025; и др.). На основе полученных таким образом данных, можно выявить особенности формирования древостоев на разных высотных уровнях в ретроспективе, в частности, установить начало заселения древесной растительностью высотных уровней, выделить периоды интенсивного лесовозобновления, его состав и т.д. (Баргыш, 2008; Вьюхин, 2025).

Данное исследование основано на материалах, характеризующих распределение деревьев по периодам их появления по состоянию на 2022 год (на год последней таксации). На пятом (нижнем) высотном уровне, зафиксированном в условиях сомкнутого древостоя, распределения ныне растущих деревьев ели и березы по периодам их появления свидетельствуют о длительной истории формирования древостоев (рис. 4.1). Сохранившиеся к настоящему времени в небольшом количестве деревья ели, появившиеся в 1875 году, указывают на начало процесса. Первый ярко выраженный всплеск возобновления ели отмечается в 1895 году. После этого, вплоть до середины 1930-х годов, этот процесс сопровождался колебаниями интенсивности в ту или иную стороны. В частности, в этот период можно выделить два пика возобновления (1905, 1920 гг.) и период с очень слабым возобновлением (1910). Наиболее мощная волна возобновления на данном уровне зафиксирована в середине 30-х годов прошлого столетия, что в совокупности с последующим, достаточно стабильным возобновлением сформировало основу современного древостоя. Примечательно, что после 1970 года появление новых деревьев ели на этом уровне, полностью прекратилось, что, вероятно, связано с достижением древостоя высокой сомкнутости полога и густоты, которые препятствуют росту и развитию подроста.

Береза на данном уровне представлена крайне фрагментарно. Процесс возобновления этой породы начался позже, чем ели и характеризовался продолжительными разрывами. Выделяются только четыре периода возобновления березы. Она не играла и не играет в настоящее время значительной роли в сложении древостоя на данном высотном уровне исследуемого профиля.

На третьем высотном уровне профиля возобновление ели началось в 90-х годах 19 века, однако устойчивый характер оно приобрело после 1905 года.

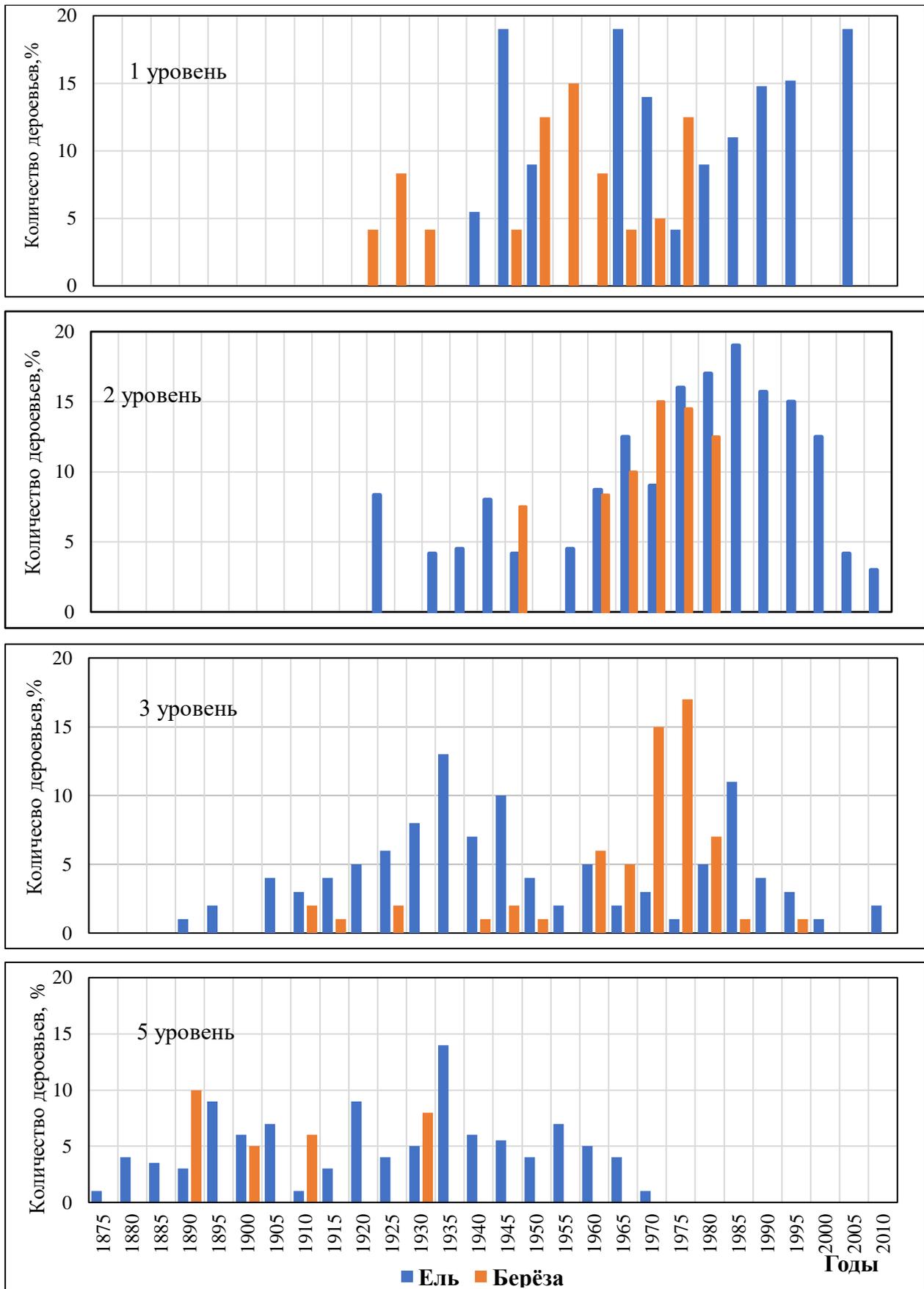


Рисунок 4.1 – Распределение деревьев ели и березы по периодам их появления на различных высотных уровнях исследуемого профиля

Период с 1905 по 1935 годы характеризуется достаточно равномерным увеличением интенсивности возобновления. После всплеска возобновления в 1935 году его интенсивность постепенно падает, и период с 1950 по 1980 годы отличается невысокими показателями возобновления. Новое массовое появление ели на данном уровне отмечается в середине 1980-х годов. После этого вплоть до 2010 года процесс возобновления ели на данном уровне приобретает неустойчивый характер, а его интенсивность падает.

Заселение березы на третьем уровне началось в начале 20 века (1910 год), то есть на 30 лет позднее, чем ели. Период с 1910 по 1950 годы характеризовался слабым возобновлением данной породы, причем с чередованием периодов с наличием и отсутствием возобновления. Устойчивый характер возобновления березы приобретает с начала 60-х годов 20 века. Причем, наиболее активное заселение березой уровня наблюдалось в период с 1970 по 1975 годы. После этого периода интенсивность процесса возобновления этой породы резко падает, а с конца 1990 годов появление березы на данном уровне не фиксируется.

На втором высотном уровне (в настоящее время здесь совокупность древесных растений характеризуется как редколесье) ныне растущие деревья ели появились лишь в начале 20-х годов прошлого столетия. После этого, до начала 50-х годов процесс возобновления ели характеризовался с колебаниями интенсивности в ту или иную стороны и даже с чередованием периодов с наличием и отсутствием возобновления. Устойчивый характер оно приобрело с начала 60-х годов. Причем период с 1960 по 1990 годы характеризуется достаточно равномерным увеличением интенсивности возобновления. После всплеска возобновления в начале 90-х годов его интенсивность постепенно падает, и последние два анализируемых периода отличаются невысокими показателями возобновления.

Береза на втором уровне появилась значительно позднее, чем ель - в начале 50-х годов прошлого столетия. Затем кратковременный период возобновления сменился периодом его отсутствия. Новый всплеск возобновления датируется серединой 60-х годов. Наиболее высокая интенсивность возобновления данной

породы наблюдается в середине 70-х годов. После этого она падает, с начала 80-годов возобновление березы на данном уровне не наблюдается.

Заселение первого (верхнего) высотного уровня древесной растительностью началось, как и на втором уровне, с начала 20-годов прошлого столетия. Причем на данном уровне пионерной породой выступала береза, а не ель как на втором, третьем и пятом уровнях. Возобновления березы на верхнем уровне отличается двумя выраженными периодами: с 1920 по 1930 годы и с 1945 по 1975 годы. Второй период характеризуется не только большей продолжительностью, но и большей интенсивностью возобновления.

Возобновление ели на этом уровне началось лишь в начале 40-х годов прошлого столетия. Интенсивность возобновление максимальных значений достигла в середине 40-х годов. После этого она заметно снижается, а период с 1955 по 1960 годы характеризуется отсутствием возобновления ели. Второй выраженный период возобновления этой породы начался с 1965 года и продолжается по настоящее время, о чем свидетельствуют деревья, появившиеся в 2005 и 2010 годах.

На рис. 4.1 обращает на себя внимание тот факт, что на всех высотных уровнях профиля последние этапы лесовозобновления (на первом уровне с 1980 года, на втором – с 1985, на третьем – с 2000 года и на пятом – с 1935 года) характеризуются исключительно появлением ели. Причем в последние 2-3 десятилетия лесовозобновление на первом и втором высотном уровнях протекало активно, на третьем уровне – слабо, а на пятом – отсутствует.

Похожие результаты о распределении деревьев разных пород по периодам их возникновения на разных высотных уровнях в пределах ЭВГДР в разных регионах страны получены и другими исследователями (Бартыш, 2008; Григорьев и др., 2012; Вьюхин, 2025; и др).

В целом результаты настоящих исследований позволяют сделать следующие обобщения.

Основной породой на исследуемом профиле является ель. Она в настоящее время доминирует на всех высотных уровнях и нет основания полагать, что уступит свои позиции в перспективе.

Начало лесовозобновительного процесса тесно связано с высотой над уровнем моря. С поднятием в гору оно сдвигается на более поздние периоды: на пятом уровне начало процесса датируется 1875 годом, на третьем – 1890 годом, а на первом и втором – 1920 годом. Приведенные данные свидетельствуют о продвижении верхней границы леса выше в горы. Это связано с улучшением климатической обстановки в течение последнего столетия.

Лесовозобновительный процесс на всех четырех высотных уровнях существенно растянут во времени (на 85-120 лет). Причем его интенсивность в разные периоды времени может быть различной. Обнаруживаются периоды как с высокими показателями возобновления, так и с низкими и даже с его отсутствием. Указанный характер лесовозобновительного процесса приводит к формированию в ЭВГДР древостоев, в которых деревья могут различаться по возрасту на 40 и более лет, то есть абсолютно разновозрастных древостоев.

Это связано с тем, что несмотря на существенное улучшение климатических показателей, условия для появления, роста и развития молодого поколения леса в высокогорьях остаются чрезвычайно сложными.

Многие исследователи (Бартыш, 2008; Горяева, 2008; Кошкина, 2008; Григорьев и др., 2012; Вьюхин, 2025) отмечают, что в ЭВГДР всходы могут появиться и выжить в достаточном количестве только при благоприятном сочетании климатических условий после семенных годов. Это обстоятельство растягивает лесовозобновительный процесс в ЭВГДР на долгие годы и является основной причиной формирования здесь абсолютно разновозрастных насаждений. Поэтому некоторые авторы считают, что разновозрастность лесонасаждений в ЭВГДР следует рассматривать как фактор их выживаемости и устойчивости в экстремальных для роста растений условиях среды (Вьюхин, 2025).

4.2. Возрастная структура древостоев

Исследование возрастной структуры древостоев и процессов ее формирования позволяет детально проследить историю насаждений, а, следовательно, и дать научно обоснованный прогноз их будущего развития (Комин, 1964).

При изучении закономерностей формирования и роста насаждений, разработке лесотаксационных и лесохозяйственных нормативов и стратегий ведения лесного хозяйства важное значение имеет оценка дифференциации древесных растений и их распределений по таксационным признакам, в том числе по возрасту. В древостоях ЭВГДР этот вопрос до последнего времени остается слабо изученным.

При оценке возрастной структуры древостоев исследователи, как правило, опираются на данные учетных деревьев. В тоже время некоторые авторы указывают, что для корректной оценки возрастного строения древостоев должны быть определены возрасты всех слагающих их деревьев (Шанин, 1967). В этом плане учитывая, что возраст на объектах определен у всех деревьев, мы располагали очень ценным материалом для детального изучения возрастной структуры исследуемых древостоев и получения обоснованных результатов по этому вопросу.

Ряды распределения деревьев в разрезе древесных пород (ель и береза), высотных уровней (первый, второй и пятый) и периодов учета (2002 г., 2012 г. и 2022 г.) обрабатывались статистически на ПЭВМ в программе STATISTICA. Результаты этой обработки представлены в табл. 4.1.

Прежде чем приступить к анализу полученных данных, следует отметить, что объем статистической выборки деревьев ели на первом уровне и березы на первом и пятом уровнях не значителен. Поэтому, несмотря на то что достоверность средних значений во всем статистическим выборкам доказывается на 5%-ном уровне ($t_{\text{факт.}} > t_{0,05}$), результаты, полученные на основе указанных выше трех выборок, могут быть не очень корректными. Данные $t_{0,05}$ определялись по таблице значений t-Стьюдента (Лакин, 1973; Рокицкий, 1973; и др.). По этим объектам и точность опыта (от 5,8 до 15,2%) существенно ниже, чем по остальным (на всех

Таблица 4.1 – Статистические параметры распределения деревьев ели и березы по возрасту на высотных уровнях исследуемого профиля

Статистические показатели	Год таксации	Ель			Берёза		
		Высотные уровни					
		первый	второй	пятый	первый	второй	пятый
Объем выборки, деревья	2002	10	10	146	6	6	6
	2012	13	66	132	13	22	5
	2022	17	59	102	18	22	5
Минимальное значение, лет	2002	23,0	23,0	16,0	41,0	41	28,0
	2012	19,0	11,0	26,0	37,0	34	84,0
	2022	17,0	14,0	50,0	45,0	42	92,0
Максимальное значение, лет	2002	66,0	66,0	130,0	80,0	80	114,0
	2012	76,0	99,0	140,0	93,0	69	124,0
	2022	84,0	101,0	148,0	101,0	77	132,0
Среднее значение, лет	2002	44	44	79	60	60	87
	2012	47	38	87	60	45	109
	2022	49	44	98	70	53	117
Ошибка среднего	2002	4,4	4,4	2,1	6,5	6,5	13,3
	2012	4,8	2,6	2,4	4,4	2,0	7,3
	2022	5,1	2,6	2,5	4,1	2,0	7,3
Показатель эксцесса	2002	-1,06	-1,14	-0,94	-1,72	-1,7	2,09
	2012	-0,95	1,10	-1,12	0,53	1,85	0,37
	2022	-1,16	1,20	-1,04	0,61	1,90	0,37
Показатель асимметрии	2002	0,01	0,00	0,00	0,45	0,50	-1,51
	2012	0,16	1,30	0,07	0,69	1,40	-1,03
	2022	0,01	1,25	0,15	0,43	1,40	-1,03
Коэффициент вариации, %	2002	31,4	31,6	32,9	26,6	26,6	37,3
	2012	37,1	55,0	31,9	26,4	20,8	15,0
	2022	42,4	45,4	25,7	24,8	17,6	14,0
Точность опыта, %	2002	9,9	9,9	2,7	10,8	10,8	15,2
	2012	10,3	6,8	2,8	7,3	4,4	6,7
	2022	10,3	5,9	2,5	5,8	3,8	6,2

остальных уровнях по данным учета разных лет этот показатель изменяется от 2,5 до 5,3%).

Размах (диапазон) варьирования возраста деревьев и ели и березы в первый год таксации (2002 году) закономерно увеличивается с понижением высоты над уровнем моря: у ели с 43 лет на первом уровне до 114 лет – на пятом; у березы с 39 лет на первом до 86 – на пятом. У ели эта закономерность сохраняется и в последующие учетные годы. В 2012 году размах варьирования возраста деревьев

ели увеличивается с 57 лет на первом уровне до 114 – на пятом, а в 2022 году – с 67 до 98 лет. У березы по данным таксации в 2012 и 2022 годах такой четкой закономерности не наблюдается.

Диапазон варьирования возраста деревьев и ели и березы на первом высотном уровне на протяжении исследуемого периода закономерно увеличивается: у ели с 43 лет в 2002 году до 67 лет – 2022, у березы с 39 лет в 2002 году до 56 – в 2022 году. На пятом высотном уровне наблюдается обратная картина. Амплитуда изменения возраста деревьев за анализируемый период (2002 по 2022 годы) уменьшается: у ели со 114 до 98 лет, у березы с 86 до 40 лет.

В целом учитывая, что диапазон варьирования возраста деревьев расширяется в основном за счет появления новых деревьев, можно констатировать о повышении интенсивности возобновления ели в последние десятилетия с повышением высотного положения древостоев – при переходе от пятого высотного уровня к первому. По – видимому, на пятом высотном уровне на лесовозобновление сдерживающее влияние оказывают густота и сомкнутость сформировавшихся древостоев.

С повышением высотной позиции древостоев существенно уменьшается их средний возраст. Так, по данным последнего учета (в 2022 году) средний возраст ели на пятом уровне составляет 98 лет, а на первом – всего 49 лет (на 49 лет меньше). Средний возраст березовых древостоев снижается от 117 лет на нижнем уровне до 70 лет – на верхнем. Приведенные материалы подтверждают, что древостои на вышерасположенных уровнях сформировались позднее, чем на нижерасположенных.

При изучении строения древостоев особое внимание уделяется оценке степени изменчивости таксационных характеристик деревьев. Как правило, изучается варьирование размеров стволов (высоты и диаметра) и крон (диаметра и протяженности). Результаты оценки изменчивости возраста древесных растений в лесоводственно-таксационной литературе встречаются крайне редко. Наиболее масштабные исследования возрастной структуры ельников проведены И. И. Гусевым (1977) в таежной зоне Европейской части страны. Он установил, что

коэффициент вариации возраста деревьев в одновозрастных ельниках составляет от 4,0 до 14,0%, в условно-разновозрастных - от 16,0 до 32,0% и в разновозрастных от 22,0 до 44,0%. На Среднем Урале в одновозрастных ельниках этот показатель колеблется в диапазоне от 7,8 до 23,9%, а в разновозрастных – от 15,7 до 24,8% (Шавнин, 1990). В березняках III-VIII классов возраста Среднего Урала коэффициент вариации возраста деревьев составляет от 9,0 до 28,8%, и он закономерно уменьшается с увеличением среднего возраста древостоев (Луганский, Лысов, 1991).

В исследуемых нами древостоях коэффициенты вариации возраста древесных растений отличаются высокими значениями. По всем выборкам деревьев ели этот показатель изменяется от 25,7 до 55,0%, а по выборкам деревьев березы – от 14,0 до 37,3%. Уровень изменчивости показателей растений принято оценивать на основе абсолютных значения коэффициента варьирования по шкале изменчивости признаков С. А. Мамаева (1973). По рассчитанным нами значениям коэффициента вариации уровень изменчивости по данной шкале идентифицируется в трех случаях как очень высокий (коэффициент вариации более 40%), в шести - как высокий (31-40%), еще в шести – как повышенный (21-30%) и в трех – как средний. В табл. 4.1 обращает на себя внимание, что изменчивость возраста деревьев ели заметно выше, чем возраста деревьев березы. Это не противоречит данным, приводимым в лесотаксационной литературе, в которой отмечается более высокая изменчивость таксационных показателей теневыносливых пород по сравнению со светолюбивыми (Верхунов, Черных, 2009).

В целом, при прочих равных условиях (близких таксационных характеристиках) ельники в исследуемом профиле характеризуются большей дифференциацией деревьев по возрасту и большей амплитудой разновозрастности, чем в равнинных лесах.

Изменчивость деревьев ели по возрасту наиболее высока на втором уровне (в редколесье). Так, по материалам учета 2012 года коэффициент вариации возраста данной породы на первом уровне составляет 37,1%, на втором – 55,0%, а на пятом только 31,9%. В 2022 году этот показатель на первом уровне равен 42,4%, на

втором – 45,4%, а на пятом – 25,7%. По данным таксации 2002 года эта тенденция выражена не явно. Видимо это связано с малым объемом выборки деревьев ели на первом и втором высотном уровнях.

Изменчивость деревьев березы по возрасту по материалам таксации в 2012 и 2022 годах имеет ярко выраженную тенденцию уменьшения со снижением высотной позиции древостоев. Коэффициент вариации возраста данной породы уменьшается с 26,4% на первом уровне до 15,0% – на пятом в 2012 году и с 24,8 до 14,0% в 2022 году. По данным учета в 2002 году эта закономерность не проявляется в связи с малым объемом выборки.

Представленные материалы и данные рис. 4.1 позволяют отметить, что изменчивость возраста деревьев и у ели, и у березы выше на первом и втором высотных уровнях, на которых процессы лесовозобновления характеризуются большей интенсивностью в последние два-три десятилетия и наблюдается естественное расширение диапазона изменения возраста деревьев и усложнение возрастной структуры древостоев.

Показатель асимметрии в рядах распределения возраста деревьев ели на разных высотных уровнях в разные учетные годы (по девяти статистическим выборкам деревьев) изменяется в пределах от 0 до +1,3. В семи случаях из девяти форма этих рядов незначительно отличается от формы нормальной кривой. На втором высотном уровне ряды распределения возраста деревьев, полученные в 2012 и 2022 годах, характеризуются резко выраженной положительной асимметрией. Коэффициент асимметрии в 2012 году составлял 1,30, а в 2022 – 1,25. Как отмечалось выше на данном уровне (в редколесье) в результате интенсивного лесовозобновления в последние десятилетия наблюдается расширение диапазона изменения возраста деревьев за счет появления молодых растений, которые пополняют левую часть кривой распределения, вызывая положительную асимметрию. На пятом высотном уровне, на котором возобновление ели не наблюдается с начала

70-х годов прошлого столетия, коэффициент асимметрии рядов распределения возраста равен или близок к 0, то есть эти ряды могут быть описаны нормальной

кривой. Анализ асимметрии рядов распределения возраста деревьев ели на первом высотном уровне, а также на втором уровне по данным таксации 2002 года не имеет большого смысла в виду ограниченного объема выборки.

На втором высотном уровне ряды распределения возраста деревьев ели, полученные в 2012 и 2022 годах, характеризуются выраженным положительным эксцессом. Коэффициент эксцесса данных рядов в 2012 году составлял 1,10, а в 2022 – 1,20. На пятом высотном уровне ряды распределения возраста характеризуются отрицательным эксцессом, значения которого в зависимости от года таксации изменяются от -0,94 до -1,12, то есть кривые, описывающие данные ряды плосковершинные.

По березе достаточно объективный анализ рядов распределения деревьев по возрасту можно сделать только на основе выборок, полученных на первом и втором высотных уровнях в 2012 и 2022 годах. В остальных случаях он невозможен из-за малого объема выборки. Результаты анализа позволяют отметить, что ряды распределения возраста деревьев березы на первом и втором высотных уровнях характеризуются положительной асимметрией и положительным эксцессом. Коэффициент асимметрии на первом уровне изменяется от 0,43 в 2022 году до 0,69 в 2012 году, а на втором – и в 2022 и в 2012 годах составляет 1,40. Коэффициент эксцесса исследуемых рядов на первом высотном уровне изменяется от 0,53 до 0,61, а на втором – от 1,85 до 1,90. Таким образом распределения деревьев березы по анализированным выборкам характеризуются островершинными кривыми с выраженной положительной асимметрией. Причем показатели асимметрии и эксцесса достоверны (по отношению абсолютных величин этих показателей к их ошибкам репрезентативности), то есть исследуемые ряды распределения возраста деревьев березы не подчиняются нормальному закону Гаусса-Лапласа.

В целом, результаты данных исследований свидетельствуют, что высотные уровни, характеризующиеся интенсивным лесовозобновлением в последние десятилетия (редколесья и редины), отличаются большей дифференциацией деревьев по возрасту, ряды распределения возраста на этих уровнях характеризуются резко выраженной положительной асимметрией и

положительным эксцессом. В ниже расположенном сомкнутом насаждении эти ряды отличаются не существенной асимметрией (близкой к 0) и отрицательным эксцессом.

Приведенные выше материалы свидетельствуют о сложном возрастном строении исследуемых насаждений. Древостои, в которых коэффициент вариации возраста деревьев превышает 26%, а размах колебания возрастов по величине больше среднего возраста, относят к разновозрастным (Верхунов, Черных, 2009). По этим критериям исследуемые древостои являются разновозрастными. Разновозрастные древостои могут существенно различаться по характеру распределения деревьев по возрасту. При характеристике насаждений со сложной возрастной структурой в лесной таксации применяется понятие поколение леса.

Под поколением леса понимают одновозрастную совокупность лесообразующих древесных растений, возраст которых может различаться в пределах не более двух классов возраста (ОСТ 56-108-98). За границы возрастных поколений принимаются места минимумов в рядах распределения числа деревьев по возрасту (группам, классам возраста).

Наглядно ряды распределения числа деревьев ели и древесного яруса в целом (ели + березы) по возрасту отдельно по высотным уровням исследуемого профиля показаны на рис. 4.2 и 4.3. При построении приведенных на рис. 4.2 и 4.3 графиков, деревья с учетом их времени появления (рис. 4.1) были сгруппированы по пятилетиям возраста. Такой же подход при изучении возрастной структуры древостоев применялся и другими исследователями (Комин, 1963, 1964; Комин, Семечкин, 1970).

Детальный анализ построенных графиков обеспечивает достаточно объективную оценку возрастной структуры древостоев, занимающих разное высотное положения на профиле.

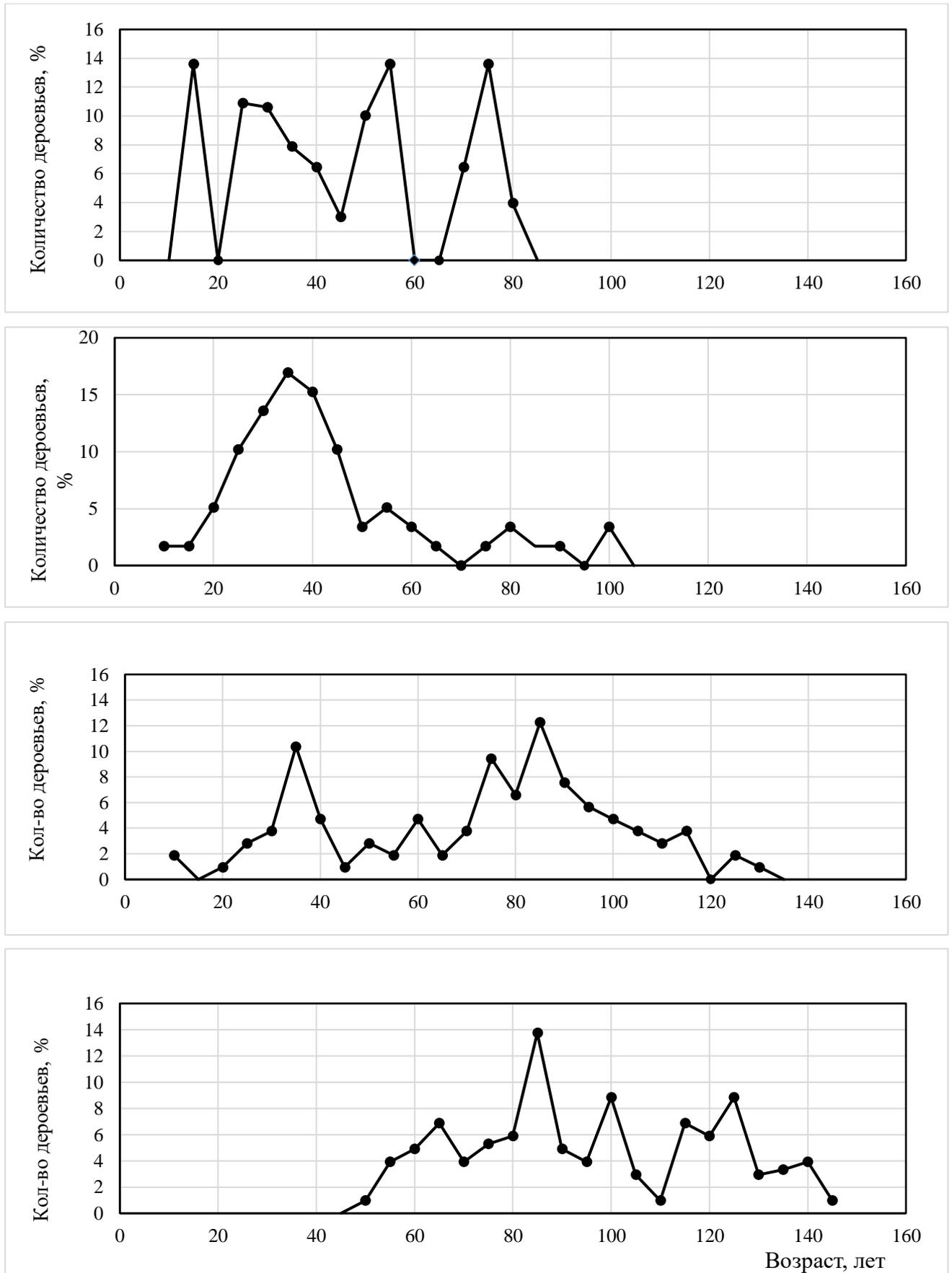


Рисунок 4.2 – Распределение деревьев ели по возрасту на разных высотных уровнях исследуемого профиля

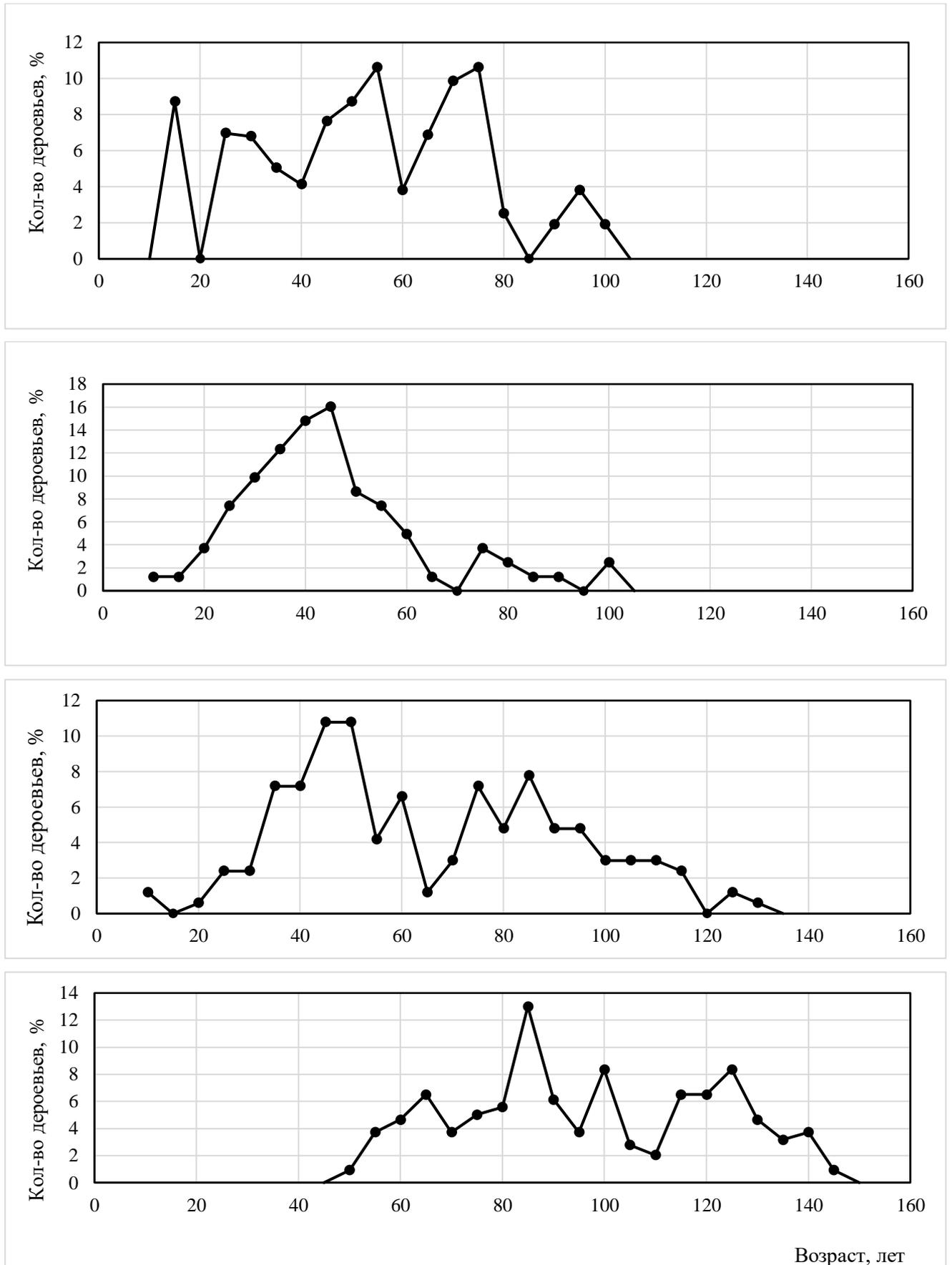


Рисунок 4.3 – Распределение деревьев древесного яруса (ели + березы) по возрасту на разных высотных уровнях исследуемого профиля

Выявляется, что ряды распределения деревьев по возрасту на рис. 4.2 (ели) и рис. 4.3 (ели + березы) практически не отличаются. Это связано с весьма малым количеством деревьев березы на высотных уровнях исследуемого профиля.

По мнению многих ученых для оценки возрастной структуры насаждений наиболее удобной и обоснованной является схема типов возрастной структуры, разработанная Г. Е. Коминым (Комин, 1963, 1964; Комин, Семечкин, 1970). При разработке классификации он учитывал возможность выделения внутри разновозрастных древостоев отдельных возрастных поколений и характер переходов между ними. Как указывалось выше (в третьей главе), с учетом пространственного распределения деревьев различного возраста и структуры насаждений данной породы Г. Е. Комин выделяет шесть типов возрастной структуры древостоев.

Следует отметить, что этот автор и ряд других (Верхунов, 1976; Верхунов, Черных, 2009; и др.) считают, что разновозрастные насаждения могут включать выраженные или не выраженные в морфологическом отношении поколения леса.

В соответствии с упомянутой выше схемой в исследуемом ЭВГДР имеют распространение циклично- и ступенчато-разновозрастные древостои. Причем, на третьем и пятом высотном уровнях древостои ели в отдельности и смешанные древостои из ели и березы можно отнести к циклично-разновозрастным, а на первом и втором – к ступенчато-разновозрастным.

В специальной литературе отмечается, что возрастная структура насаждений в значительной степени зависит от вековых и внутривековых циклических колебаний климата и частоты и интенсивности лесных пожаров (Комин, 1964; Верхунов, 1975; Гусев, 1977; Мелехов, 1980; Кутявин, 2018, 2024). Отмечается также формирование древостоев со сложной возрастной структурой при жестких экологических условиях (Комин, 1964; Мухамедшин, Шамшиев, 2005; Вернодубенко, 2011; Григорьев и др., 2012; Вьюхин, 2025; и др.). Признается, что методы таксации разновозрастных насаждений должны определяться с учетом их возрастного строения (Комин, 1964).

П. М. Верхунов и В. Л. Черных (2009) на основе анализа обширной специальной литературы отмечают ряд направлений таксации разновозрастных насаждений:

- разновозрастный древостой представляется как единое целое и устанавливаются для этого целого общие закономерности структуры, роста и развития;

- в разновозрастном древостое выделяются ярусы, некоторые отдельные части по признаку спелости или искусственные группы возраста с некоторыми интервалами;

- разновозрастный древостой исходя из учения об элементе представляется как некое объединение поколений леса;

- в разновозрастных (темнохвойных) древостоях выделяются определенные стадии развития и устанавливаются закономерности строения древостоев на этих стадиях;

- в разновозрастном древостое за счет укрупнения некоторых поколений леса выделяются строго три поколения древостоя и строго два поколения подроста.

Многие исследователи указывают, что оценку леса по поколениям целесообразно выполнять только при четкой морфологической выраженности их. В случаях, когда такой выраженности нет, необходимо осуществлять синтетическую оценку всего разновозрастного насаждения (Комин, 1964; Мухамедшин, Шамшиев, 2005; Верхунов, Черных, 2009; и др.).

Таким образом, в циклично-и ступенчато-разновозрастных древостоях лесоводственно-таксационные работы целесообразно проводить с выделением в них естественных поколений леса. Однако в исследуемых древостоях, особенно на вышележащих высотных уровнях (в редколесьях и редирах), возрастные поколения морфологически абсолютно не выражены, выявить их в натуре визуально не представляется возможным, их можно установить объективно только на основе определения возраста достаточного числа деревьев.

В этой связи при синтетической таксации разновозрастного насаждения, сложенного из нескольких поколений леса, несомненный интерес вызывают

сведения о необходимом (минимальном) количестве определений возраста отдельных деревьев для установления среднего возраста древостоя с определенной точностью.

Известно, что необходимое число измерений при случайной выборке находится по формуле (Рокицкий, 1973; и др.):

$$N = (V * t / P_0)^2, \quad (4.1)$$

где N – необходимое число измерений;

V – коэффициент вариации исследуемого признака, %;

t – критерий (принимается с округлением равным 1, 2 или 3, при вероятностях 0,68, 0,95 и 0,99, соответственно);

P_0 – заданная точность результата, %.

Результаты соответствующих расчетов, проведенных с использованием формулы (4.1) и значений коэффициентов вариации возраста из табл. 4.1, свидетельствуют, что для установления среднего возраста исследуемых древостоев ели с точностью $\pm 5\%$ при вероятности 0,68 (такая вероятность принята в лесотаксационных работах) следует выполнить от 26 (на пятом высотном уровне) до 82 (на втором уровне) случайных определений возраста деревьев. Для того, чтобы установить средний возраст с точностью $\pm 10\%$ при такой же вероятности 0,68 количество определений возраста на пятом уровне должно составлять 7, а на втором – 21. Для обеспечения такой же точности (5 или 10%) определения среднего возраста с вероятностью 0,95 количество определений возраста отдельных, случайно отобранных деревьев, необходимо увеличить, соответственно, в два раза.

Средняя величина коэффициента изменчивости возраста деревьев ели в целом по ЭВГДР (по первому и второму уровням профиля) равняется 43,9%. Это означает, что при синтетической оценке разновозрастных насаждений в экотоне для обеспечения 5%-ной точности установления среднего возраста с вероятностью 0,68 следует провести 77 случайных определений возраста деревьев, а для обеспечения 10%-ной точности – 19 определений.

В целом, в исследуемых насаждениях с морфологически не выраженными поколениями леса и очень низкими параметрами роста (производительность которых характеризуется Va и Vб классами бонитета) при лесоучетных работах наиболее обоснованной является синтетическая (общая) оценка разновозрастных древостоев в пределах объективно выделяемых в ЭВГДР поясов древесных растений (редин, редколесий).

К такому выводу ранее приходили другие исследователи высокогорных древостоев (Григорьев и др., 2012; Вьюхин, 2025; и др.). С. О. Вьюхиным (2025) установлено, что в древостоях ЭВГДР несмотря на высокую изменчивость таксационных характеристик деревьев и меньшую тесноту связей между ними, наблюдаются закономерности строения по диаметру и высоте деревьев, которые используются при таксации отдельных элементов и поколений леса. Данное обстоятельство подтверждает возможность синтетической оценки разновозрастных древостоев в ЭВГДР.

Выводы

1. Основной породой на исследуемом профиле является ель. Она в настоящее время доминирует на всех высотных уровнях и нет основания полагать, что уступит свои позиции в перспективе.

2. Начало лесовозобновительного процесса, определяемое по возрасту ныне растущих деревьев, тесно связано с высотой над уровнем моря. С поднятием в гору оно сдвигается на более поздние периоды: на пятом уровне начало процесса датируется 1875 годом, на третьем – 1890 годом, а на первом и втором – 1920 годом. Приведенные данные свидетельствуют о продвижении верхней границы леса выше в горы. Это связано с улучшением климатической обстановки в течение последнего столетия.

3. Лесовозобновительный процесс на всех четырех высотных уровнях существенно растянут во времени (на 80-120 лет). Причем его интенсивность в разные периоды времени может быть различной. Обнаруживаются периоды как с высокими показателями возобновления, так и с низкими и даже с его отсутствием.

Растяннутость во времени и пульсирующий характер лесовозобновления обусловлены экстремальными экологическими и лесорастительными условиями, при которых появление, выживание всходов и успешный рост подроста возможны лишь в отдельные, благоприятные (оптимальные) периоды, следующие за семенными годами.

4. С увеличением высоты над уровнем моря (при переходе от пятого высотного уровня к первому) повышается интенсивность возобновления ели в последние десятилетия и существенно уменьшается средний возраст древостоев. На пятом высотном уровне (в сомкнутом древостое) на лесовозобновление сдерживающее влияние оказывают густота и сомкнутость полога сформировавшихся древостоев. На всех высотных уровнях профиля последние этапы лесовозобновления (на первом уровне с 1980 года, на втором – с 1985, на третьем – с 2000 года и на пятом – с 1935 года) характеризуются исключительно появлением ели.

5. За 20-летний период (с 2002 по 2022 годы) на первом и втором уровнях у ели в связи с продолжающимся лесовозобновлением и появлением новых, молодых поколений деревьев, диапазон варьирования возраста увеличивается, а среднее значение этого показателя практически не изменяется. На пятом уровне, на котором появление новых деревьев закончилось еще в середине 70-х годов прошлого столетия, наоборот, этот диапазон уменьшается, а средний возраст увеличивается на 19 лет (почти на величину исследуемого периода).

6. Исследуемые древостои всех высотных уровней во все учетные годы характеризуются высокой вариацией возраста деревьев. Уровень изменчивости по шкале С. А. Мамаева идентифицируется в трех случаях как очень высокий в шести как высокий, еще в шести – как повышенный и в трех – как средний. При прочих равных условиях (близких таксационных характеристиках) ельники в исследуемом экотоне характеризуются большей дифференциацией деревьев по возрасту и большей амплитудой разновозрастности, чем в равнинных лесах. Причем варьирование возраста деревьев теневыносливой ели заметно выше, чем возраста деревьев светолюбивой березы.

7. Высотные уровни, характеризующиеся повышением интенсивности лесовозобновления в последние десятилетия (редколесья и редины), в которых наблюдается естественное расширение диапазона изменения возраста деревьев и усложнение возрастной структуры древостоев, отличаются большей дифференциацией деревьев по возрасту, а ряды распределения возраста на этих уровнях характеризуются резко выраженной положительной асимметрией и положительным эксцессом. В ниже расположенном сомкнутом насаждении указанные ряды отличаются не существенной асимметрией (близкой к 0) и отрицательным эксцессом.

8. На исследуемом профиле, согласно схеме типов возрастной структуры древостоев Г. Е. Комина, имеют распространение циклично- и ступенчато-разновозрастные насаждения, сложенные из нескольких морфологически невыраженных поколений леса. Причем насаждения на третьем и пятом высотном уровнях можно отнести к циклично-разновозрастным, а на первом и втором – к ступенчато-разновозрастным.

В целом, вслед за исследователями высокогорных лесов в других районах страны можно сделать вывод, что в исследуемых разновозрастных насаждениях с морфологически не выраженными поколениями леса и очень низкими параметрами роста, при лесоучетных работах наиболее обоснованной является синтетическая (общая) оценка разновозрастных древостоев в пределах объективно выделяемых в ЭВГДР поясов древесной растительности (редин, редколесий).

Глава 5. Динамика роста и продуктивности древостоев

Закономерности роста и развития деревьев и древостоев наряду с принципами устойчивого лесопользования и многоцелевого использования лесных ресурсов являются теоретической основой современного лесного хозяйства. Рост и продуктивность лесных насаждений зависят от многих факторов, основными из которых на фоне биологических особенностей породы, безусловно, являются климатические. В однородных климатических условиях они определяются почвенно-гидрологическими факторами, а на одних и тех же почвах – ценоотическими (Кузьмичев, 1977; Лосицкий, Чуенков, 1980; Луганский, Нагимов, 1994; Казимиров, 1995; Нагимов и др., 2003; и др.). Несмотря на большое количество исследований роста и продуктивности лесных насаждений в нашей стране и за рубежом, в условиях верхнего предела их произрастания такие исследования практически не проводились. Учитывая специфику формирования и роста древостоев в высокогорьях, они здесь, безусловно, актуальны, представляют и научный и практический интерес.

Рост и продуктивность древостоев элементов леса в лесной таксации принято оценивать на основе составления таблиц хода роста (ТХР), которые характеризуют динамику изменений различных таксационных показателей с возрастом. Методы их составления широко освещены в лесоводственно-таксационной литературе (Антанайтис, 1977; Кузьмичев, 1977, 2013; Анучин, 1982; Загреев и др., 1992; Луганский, Нагимов, 1994; Нагимов и др., 2003; Верхунов, Черных, 2009; Никифорчин и др., 2011; и др.). Экспериментальным материалом при разработке таблицы хода роста, как правило, являются или данные многократной таксации одного насаждения в разные периоды его жизни, или данные однократной таксации многих насаждений разных возрастов. Во втором случае подбираются насаждения, которые принадлежат к одному естественному ряду роста и развития. Как известно, в естественном ряду насаждения разных возрастов должны представлять собой как бы одно насаждение в разные этапы его жизни.

5.1. Возрастная динамика высоты и диаметра деревьев ели и березы

Наш экспериментальный материал не позволяет исследовать ход роста древостоев классическими методами, он собирався не для этой цели. Однако, определение у всех деревьев помимо размерных показателей (диаметра и высоты) их возраста, открывает возможность оценки возрастной динамики среднего диаметра и средней высоты деревьев (древостоев). Этому способствует относительная однородность условий произрастания деревьев в пределах высотных уровней, их высокая разновозрастность и достаточная представленность в каждом отдельно взятом возрасте. Другими словами, появляется возможность получения зависимостей размерных показателей деревьев от их возраста для каждого высотного уровня исследуемого профиля с использованием соответствующих (полных) массивов данных.

Из лесоводственно-таксационной литературы известно (Assmann, 1961; Анучин, 1982; Кузьмичев, 2013; и др.), что кривая, описывающая возрастную динамику высоты и диаметра деревьев с биологических позиций, должна обладать следующими характеристиками:

- кривая должна исходить из начала координат;
- кривая в молодом возрасте должна иметь точку перегиба; причем возраст достижения этой точки зависит от биологических особенностей породы и условий местопроизрастания деревьев;
- кривая должна иметь асимптоту, параллельную оси абсцисс (возраста).

Этим условиям соответствуют S-образные кривые, которые имеют две ветви: возрастающую (вогнутую часть сигмоидной кривой) и затухающую (выпуклую часть). В. В. Кузьмичев (1977) указывает, что соотношения этих ветвей сигмоидных кривых (зависящих от положения точки перегиба) определяются влиянием множества факторов и весьма изменчивы. Поэтому S-образные кривые, используемые для выражения возрастной динамики таксационных показателей деревьев, могут быть аппроксимированы различными математическими функциями. Как отмечает В. В. Кузьмичев (2013), к настоящему времени уравнения роста, предложенные учеными в нашей стране и за рубежом, превышает более 100.

Тем не менее закон роста древесных пород и универсальная функция для его выражения до сих пор не найдены, а большинство исследователей в качестве наилучшей аппроксимирующей функцией выбирает ту, которая в большей степени адекватна эмпирическим данным. Следует отметить, что сигмоидные кривые одинаково успешно используются для описания возрастной динамики таксационных показателей как отдельных растений, так и средних показателей (диаметров и высот) древостоев.

Многие исследователи для выражения роста деревьев (древостоев) по высоте и диаметру предпочтение отдают функциям Мичерлиха и Корсуня, считая их наиболее соответствующими биологическим процессам роста. В нашей работе именно эти две функции использовались при аппроксимации высот и диаметров деревьев в зависимости от их возраста.

Функция Мичерлиха имеет следующий вид (Кузьмичев, 2013):

$$y = a_1 * (1 - \exp(-a_2 * x))^{a_3}, \quad (5.1)$$

где y – таксационный показатель (высота, диаметр);

a_1 – первый параметр, характеризующий предельную величину показателя, к которой асимптотически стремится кривая роста;

a_2 – второй параметр, отражающий скорости роста растения;

a_3 – третий параметр, характеризующий соотношение между выпуклой и вогнутой частями кривой роста;

x – возраст дерева (древостоя).

Ф. Корсунь для описания возрастной динамики среднего диаметра и средней высоты древостоев предложил более простую функцию (Анучин, 1982):

$$y = x^2 / a + bx + c x^2, \quad (5.2)$$

где y – таксационный показатель (высота, диаметр);

x – возраст деревьев (древостоев).

Асимптота или наибольшая величина, которую может достигнуть таксационный показатель в процессе роста, у функции (6.2) равняется $1/c$ (c - третий параметр функции).

На начальном этапе настоящих исследований нами по объединенным в пределах высотных уровней массивам данных, полученных при таксации древостоев в 2002 и 2022 годах, были построены графики зависимости высоты и диаметра деревьев в зависимости от их возраста. Эта процедура выполнялась для выявления возможного влияния периода таксации (2002 и 2022 годы) на характер исследуемых зависимостей. Ниже в качестве примера представлены зависимости высоты (рис. 5.1) и диаметра (рис. 5.2) деревьев ели от их возраста на пятом высотном уровне.

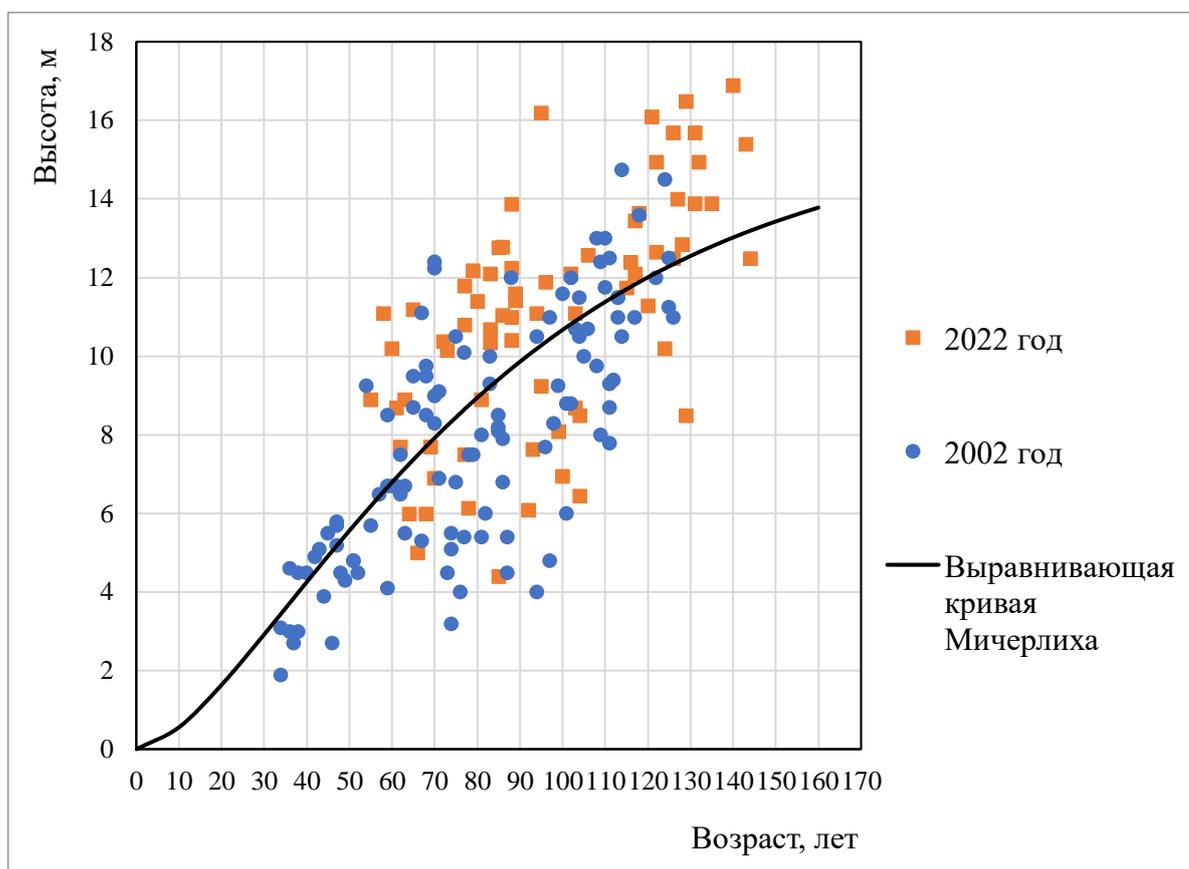


Рисунок 5.1 – Зависимость высоты деревьев ели от их возраста на пятом высотном уровне по материалам таксации древостоев в 2002 и 2022 годах

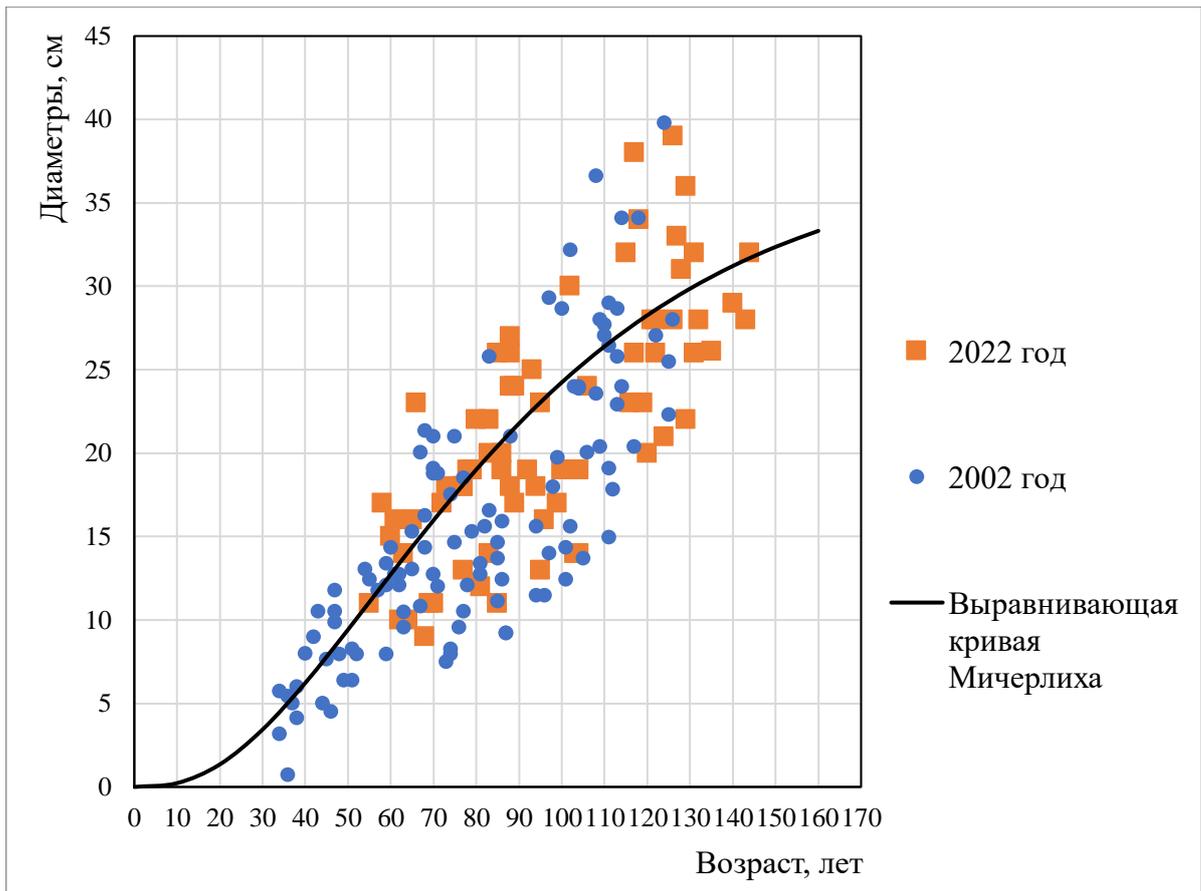


Рисунок 5.2 – Зависимость диаметра деревьев ели от их возраста на пятом высотном уровне по материалам таксации древостоев в 2002 и 2022 годах.

Данные на рис. 5.1 и 5.2 свидетельствуют, что высоты и диаметры деревьев, измеренные в 2002 и 2022 годах, на графиках образуют единое поле точек. Влияние года таксации на характер исследуемых зависимостей не обнаруживается. В этой связи возрастная динамика диаметра и высоты деревьев устанавливалась после объединения соответствующих данных, полученных в 2002 и 2022 годах, в один общий массив в пределах каждого высотного уровня. Таким образом, для дальнейших исследований нами организованы шесть массивов данных – три (по количеству высотных уровней) по деревьям ели и три по деревьям березы. Использование объединенных, более обширных массивов данных, безусловно, повышает корректность конечных результатов.

Следующий этап исследований был посвящен разработке уравнений зависимости высоты и диаметра деревьев от их возраста. По каждому массиву данных производилась аппроксимация высот и диаметров деревьев в зависимости

от возраста. В качестве аппроксимирующих использовались функции Мичерлиха и Корсуня. Из этих двух функций лучшей признавалась та, которая в большей степени соответствовала фактическим данным и характеризовалась более высоким коэффициентом детерминации. Данная работа проводилась с использованием средств программы «Statistica 10.0». Результаты ее представлены в табл. 5.1.

Таблица 5.1 – Уравнения зависимости высоты и диаметра деревьев ели от их возраста

Высотный уровень	Таксационный показатель	Параметры уравнений	R ²	Номер уравнения
Первый	высота	$H = 5,3 * (1 - \text{EXP}(-0,033498 * A))^{1,762314}$	0,777	(5.3)
	диаметр	$D = A^2 / (233,3724 - 1,91951 * A + 0,041985 * A^2)$	0,872	(5.4)
Второй	высота	$H=7,1*(1-\text{EXP}(-0,023122*A))^{1,382995}$	0,707	(5.5)
	диаметр	$D=24*(1-\text{EXP}(-0,026768*A))^{2,119639}$	0,739	(5.6)
Пятый	высота	$H=15,9*(1-\text{EXP}(-0,015895*A))^{1,74815}$	0,890	(5.7)
	диаметр	$D=38,0*(1-\text{EXP}(-0,01962*A))^{2,966171}$	0,790	(5.8)

Примечание. В таблице: А – возраст деревьев; Н – высота деревьев; D – диаметр деревьев; R² – коэффициент детерминации.

Анализ, представленных в табл. 5.1 материалов, позволяет сделать следующие выводы. В подавляющем большинстве случаев лучшей функцией для выражения зависимостей высоты и диаметра деревьев ели от возраста является функция Мичерлиха (5.1). Функция Корсуня (5.2) оказалась предпочтительней только при описании возрастной динамики диаметра деревьев на первом высотном уровне. Коэффициенты детерминации уравнений, передающих зависимость высоты деревьев ели от возраста, варьируют в пределах от 0,707 до 0,890, а уравнений, описывающих возрастную динамику диаметра деревьев – в пределах от 0,739 до 0,872. В целом, значения коэффициентов детерминации свидетельствуют, что все разработанные уравнения адекватны экспериментальным материалам. Есть все основания полагать, что эти уравнения правильно передают особенности роста деревьев по высоте и диаметру. Об этом, в частности, можно судить и по величине

показателя степени в функции Мичерлиха. Известно, что при его значении меньше 1,0 кривая роста не имеет точки перегиба, а это не соответствует биологии древесных растений (Кузьмичев, 2013). В разработанных нами уравнениях показатель степени изменяется от 1,74815 до 2,966171, то есть выражаемые ими кривые роста имеют точку перегиба в области положительных значений.

Об адекватности уравнения (5.4) (передающего зависимость диаметра деревьев от возраста на первом высотном уровне) фактическим данным и биологическим процессам роста свидетельствует также величина частного от деления 1 на значение третьего коэффициента в функции Корсуня ($1/c$). Оно, как указывалось выше, является асимптотой (максимальным значением диаметра в данных условиях) и равняется 23,8 см. На основе анализа экспериментальных материалов выявлено, что в массиве данных на первом высотном уровне не содержатся деревья диаметром 23,8 см и более. Однако имеются деревья с диаметром чуть меньше 23,8 см.

Подобные исследования были проведены и в отношении деревьев березы, имеющих в том или ином количестве на всех высотных уровнях исследуемого профиля. Ниже, в качестве примера, представлены зависимости высоты (рис. 5.3) и диаметра (рис. 5.4) деревьев березы от их возраста на третьем высотном уровне.

Данные на рис. 5.3 и 5.4 свидетельствуют, что высоты и диаметры деревьев березы, измеренные в 2002 и 2022 годах, на графиках образуют единое поле точек. Влияние года таксации на характер исследуемых зависимостей не обнаруживается. В этой связи возрастная динамика диаметра и высоты деревьев березы, как и в случае с елью, устанавливалась после объединения соответствующих данных, полученных в 2002 и 2022 годах, в один общий массив в пределах каждого высотного уровня.

По материалам каждого массива производилась аппроксимация высоты и диаметра деревьев березы в зависимости от возраста с использованием функций Мичерлиха и Корсуня. Результаты данной работы с разработанными уравнениями представлены в табл. 5.2.

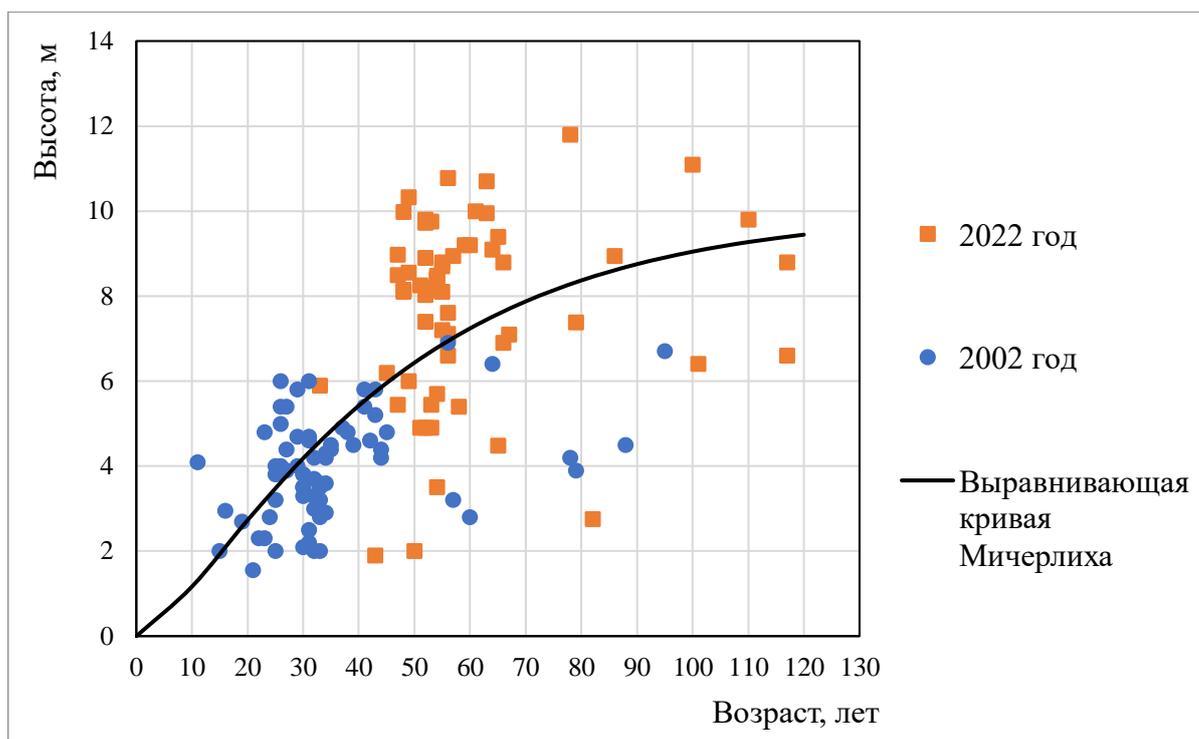


Рисунок 5.3 – Зависимость высоты деревьев березы от их возраста на третьем высотном уровне по материалам таксации древостоев в 2002 и 2022 годах

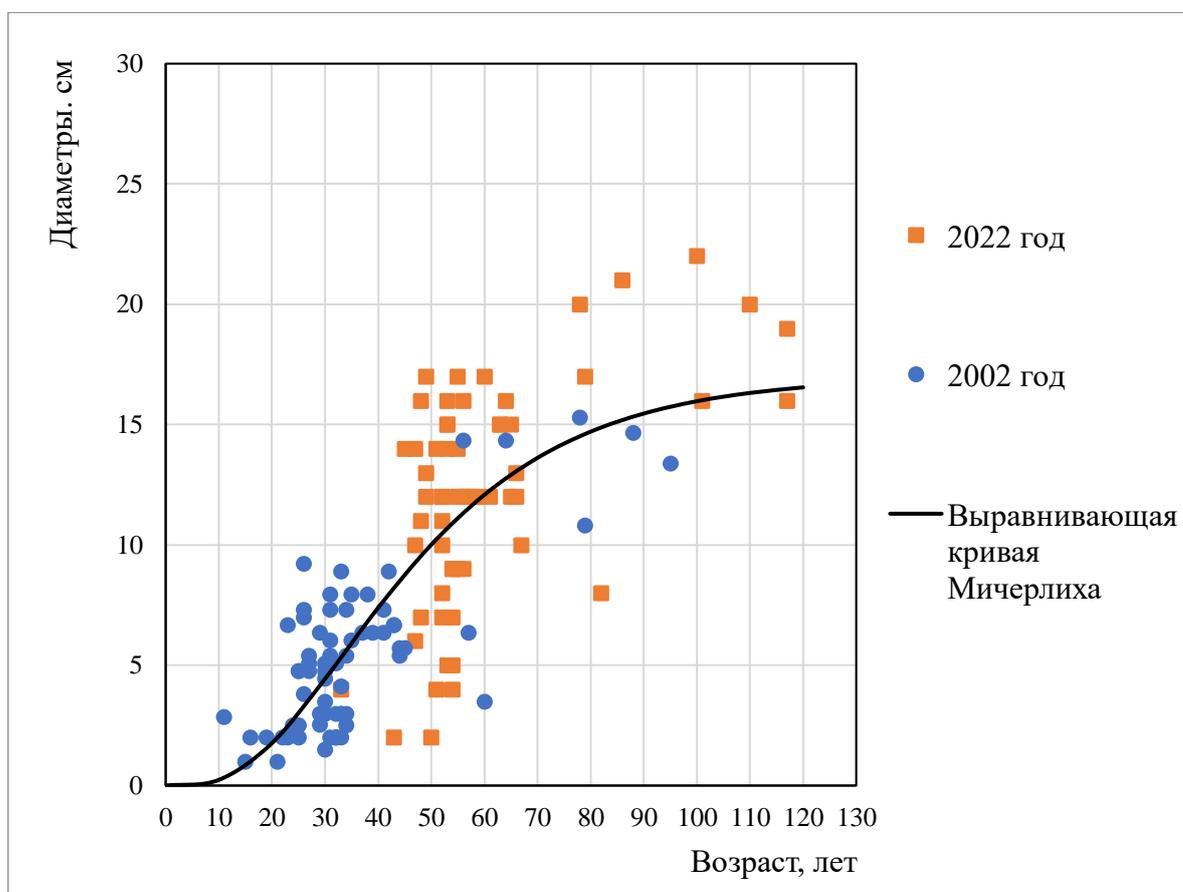


Рисунок 5.4 – Зависимость диаметра деревьев березы от их возраста на третьем высотном уровне по материалам таксации древостоев в 2002 и 2022 годах.

Таблица 5.2 – Уравнения зависимости высоты и диаметра деревьев березы от их возраста

Высотный уровень	Таксационный показатель	Параметры уравнений	R ²	Номер уравнения
Первый	высота	$H = 3,5 * (1 - \text{EXP}(-0,023041 * A)) ^{1,569989}$	0,772	(5.9)
	диаметр	$D = 5,0 * (1 - \text{EXP}(-0,035574 * A)) ^{3,306895}$	0,633	(5.10)
Третий	высота	$H=9,3*(1-\text{EXP}(-0,031349*A))^{2,418408}$	0,639	(5.11)
	диаметр	$D=14,8*(1-\text{EXP}(-0,062812*A))^{11,63396}$	0,794	(5.12)
Пятый	высота	$H=13,0*(1-\text{EXP}(-0,019779*A))^{1,834747}$	0,782	(5.13)
	диаметр	$D=32,0*(1-\text{EXP}(-0,028838*A))^{8,685726}$	0,778	(5.14)

Примечание. В таблице: А – возраст деревьев; Н – высота деревьев; D – диаметр деревьев; R² – коэффициент детерминации

Приступая к анализу представленных в табл. 5.2 материалов следует отметить, что во всех случаях при аппроксимации фактических данных функция Мичерлиха оказалась несколько предпочтительней, чем функция Корсуня. Хотя и вторая функция обеспечивала достаточно хорошие результаты. Коэффициенты детерминации уравнений, передающих зависимость высоты деревьев березы от возраста, варьируют в пределах от 0,639 до 0,782, а уравнений, описывающих возрастную динамику диаметра деревьев – в пределах от 0,633 до 0,794. В целом, значения коэффициентов детерминации свидетельствуют, что все разработанные уравнения вполне адекватны экспериментальным материалам. Показатель степени в уравнениях изменяется от 1,505559 до 8,685726, следовательно, выражаемые ими кривые роста имеют точку перегиба в области положительных значений. Есть все основания полагать, что эти уравнения правильно передают биологические особенности роста деревьев по высоте и диаметру.

С использованием разработанных уравнений (5.3) – (5.14) составлены таблицы возрастной динамики высоты и диаметра деревьев ели (табл.5.3) и березы (5.4).

Таблица 5.3 – Возрастная динамика высоты и диаметра деревьев ели

Возраст, лет	Высота, м			Прирост по высоте, см			Диаметр, см			Прирост по диаметру, см		
	Высотные уровни											
	1	2	5	1	2	5	1	2	5	1	2	5
20	1,50	1,80	1,64				1,9	3,8	1,4			
30	2,37	2,72	2,92	8,7	9,2	12,8	4,2	6,8	3,4	0,2	0,3	0,2
40	3,10	3,53	4,26	7,3	8,1	13,4	7,1	9,9	6,2	0,3	0,3	0,3
50	3,68	4,21	5,56	5,8	6,8	13,0	10,2	12,6	9,4	0,3	0,3	0,3
60	4,11	4,77	6,79	4,3	5,6	12,3	13,4	14,9	12,7	0,3	0,2	0,3
70	4,44	5,23	7,92	3,3	4,6	11,3	16,1	16,9	15,9	0,3	0,2	0,3
80	4,68	5,60	8,95	2,4	3,7	10,3	18,3	18,4	19,0	0,2	0,2	0,3
90	4,85	5,90	9,86	1,7	3,0	9,1	20,2	19,7	21,8	0,2	0,1	0,3
100	4,98	6,15	10,67	1,3	2,5	8,1	21,6	20,7	24,3	0,1	0,1	0,2
110		6,34	11,38		1,9	7,1		21,40	26,4		0,1	0,2
120		6,49	12,01		1,5	6,3		22,00	28,3		0,1	0,2
130			12,55			5,4			29,9			0,2
140			13,02			4,7			31,2			0,1
150			13,43			4,1			32,3			0,1
160			13,78			3,5			33,3			0,1

Таблица 5.4 – Возрастная динамика высоты и диаметра деревьев березы

Возраст, лет	Высоты, м			Приросты по высоте, см			Диаметры, см			Прирост по диаметру, см		
	Высотные уровни											
	1	2	5	1	2	5	1	2	5	1	2	5
30	1,18	2,81	2,97				1,2	2,2	0,3			
40	1,58	4,13	4,29	4,0	13,2	13,2	2,0	5,5	1,2	0,1	0,3	0,1
50	1,93	5,28	5,54	3,5	11,5	12,5	2,7	8,9	3,1	0,1	0,3	0,2
60	2,22	6,23	6,66	2,9	9,5	11,2	3,3	11,3	5,9	0,1	0,2	0,3
70	2,47	6,99	7,66	2,5	7,6	10,0	3,8	12,8	9,3	0,1	0,2	0,3
80	2,67	7,57	8,52	2,0	5,8	8,6	4,1	13,7	12,9		0,1	0,4
90	2,83	8,02	9,26	1,6	4,5	7,4	4,4	14,2	16,3		0,1	0,3
100	2,97	8,35	9,89	1,4	3,3	6,3	4,5	14,5	19,4			0,3
110		8,60	10,42		2,5	5,3		14,6	22,1			0,3
120		8,79	10,86		1,9	4,4		14,7	24,3			0,2
130			11,24			3,8			26,0			0,2
140			11,54			3,0			27,4			0,1
150			11,80			2,6			28,5			0,1

Анализируя данные таблиц 5.3 и 5.4, следует отметить, что исследуемые древостои ели характеризуются очень низкими показателями роста. Они растут по Va классу бонитета. Причем на пятом уровне средние высоты тяготеют к верхней границе Va класса, на втором – к средней его линии, а на первом – к нижней.

Наряду со специфическим для каждой древесной породы (ели и березы) ходом роста по высоте и диаметру, он существенно отличается по высотным уровням профиля. При одинаковом возрасте ельники наибольшей средней высотой характеризуются на пятом высотном уровне (в сомкнутом древостое). Эта закономерность наблюдается на протяжении практически всего периода роста (от 30 до 160 лет). Небольшое превосходство по средней высоте древостоя на втором уровне (в редколесье) над древостоем на пятом в 20-летнем возрасте, на наш взгляд, связано ни биологическими процессами роста, а особенностями выборки. После 30 лет различия по высоте при одинаковом возрасте между древостоями первого (редины) и второго уровней (в пользу второго) существенно ниже, чем между древостоями второго и пятого уровней (в пользу пятого). Так, в 100-летнем возрасте древостой второго уровня превосходит древостой первого на 1,17 м (23,5%), а древостой пятого превосходит древостой второго на 4,52 м (73,4%).

Средний периодический прирост (в среднем за год в течение 10-летнего периода) по высоте еловых древостоев при прочих равных условиях увеличивается с понижением абсолютной высоты произрастания древостоев. Возраст кульминации этого прироста, является важнейшей характеристикой роста деревьев и древостоев. Он на первом и втором уровнях составляет 35 лет, а на пятом – 45 лет. Эти данные не на много отличаются от литературных. По данным многих авторов (Загреев и др., 1992; Нагимов и др., 2003) в ельниках V – Va классов бонитета этот показатель изменяется от 45 до 60 лет.

Ельники исследуемых высотных уровней существенно отличаются и по среднему диаметру. До 70-летнего возраста ельники на втором уровне характеризуются большими значениями диаметра, чем на первом и пятом.

После 70 лет преимущество по этому показателю переходит к древостоям пятого уровня. Отставание древостоев пятого уровня от древостоев второго и даже первого уровней в более молодом возрасте, на наш взгляд, объясняется сдерживающим влиянием густоты на рост деревьев по диаметру. Древостои на пятом уровне отличаются значительно большей густотой, чем на втором и первом. Деревья здесь произрастают в стесненных условиях. Эти условия замедляют рост деревьев по диаметру, особенно в более молодом возрасте.

Средний периодический прирост по диаметру еловых древостоев при прочих равных условиях уменьшается с повышением абсолютной высоты их произрастания. Исключение от этой закономерности наблюдается только до 30-летнего возраста: до этого возраста этот показатель на втором уровне несколько больше, чем на пятом. Возраст кульминации среднего периодического прироста по диаметру на разных высотных уровнях изменяется от 40 до 65 лет. Таким образом, возраст кульминации прироста по диаметру несколько выше, чем по высоте. Этот результат находится в полном соответствии с данными других исследователей (Загреев и др., 1992; Нагимов и др., 2003).

Следует отметить, что исследуемые древостои ели отличаются существенно большими значениями среднего диаметра, чем сомкнутые (нормальные) ельники V Va классов бонитета в равнинных условиях. Так, по данным В. В. Загреева (Загреев и др., 1992) в сомкнутых ельниках Va класса бонитета средний диаметр увеличивается с 3,5 см в 40-летнем возрасте до 14,9 см – в 160-летнем. В ТХР А. В. Тюрина средний диаметр в нормальных ельниках V класса бонитета с 40 до 120 лет изменяется в диапазоне от 3,6 см до 15,6 см (Нагимов, и др., 2003). Таким образом, по среднему диаметру ельники в ЭВГДР при одинаковом классе бонитета и одинаковом возрасте значительно превосходят сомкнутые ельники в равнинных условиях. В первую очередь это объясняется существенно низкой густотой исследуемых древостоев, особенно на первом и втором высотных уровнях. Сдерживающее влияние густоты древостоев на рост деревьев по толщине в лесотаксационной литературе является известным фактом (Разин, 1977; Тябера, 1983; Луганский, Нагимов, 1994; Уразов, 2026; и др.)

В табл. 5.3 обращает на себя внимание, что средний диаметр древостоев ели на первом (с наиболее жесткими лесорастительными условиями) уровне до 70-летнего возраста включительно превышает этот показатель на пятом (с лучшими лесорастительными условиями) высотном уровне. Таким образом, можно сделать предположение, что в интенсивности роста деревьев по диаметру ухудшение лесорастительных условий по мере продвижения в гору в значительной мере компенсируется снижением густоты древостоев в этом направлении.

Анализируя данные, полученные по березе, которая на исследуемом профиле является второстепенной древесной породой (табл. 5.4), можно отметить следующее. Береза на первом уровне по средней высоте заметно уступает ели. Ель превосходит березу по этому показателю в 40 лет в 2 раза. С возрастом различия между породами несколько уменьшаются, но все равно остаются значительными: в 100 летнем возрасте средняя высота ели в 1,7 раза больше, чем у березы.

На втором высотном уровне береза по средней высоте превосходит ель. Причем превосходство березы над елью по этому показателю с возрастом повышается: с 3,3% в 30-летнем возрасте до 35,4% – в 120-летнем.

На пятом высотном уровне в молодом возрасте ель и береза характеризуются очень близкими высотами. Небольшое преимущество по высоте ели над березой в 50-летнем возрасте к 160 годам повышается до 16,8%.

Возраст кульминации среднего периодического прироста по высоте у березы на всех высотных уровнях наблюдается в возрасте до 30 лет. Таким образом, этот возраст у березы несколько ниже, чем у ели. Этот результат не противоречит известным положениям лесной науки. Сведения о кульминации прироста по высоте у березы в более молодом возрасте по сравнению с елью имеются в специальной литературе (Загреев и др., 1992; Нагимов и др., 2003).

По среднему диаметру на всех трех высотных уровнях при одинаковом возрасте береза уступает ели. Особенно существенны различия по этому показателю между березой и елью на первом высотном уровне. Здесь высота ели в разы больше, чем у березы.

В целом, на первом высотном уровне, характеризующимся наиболее худшими лесорастительными условиями, береза растет намного хуже, чем ель. На наш взгляд, это в первую очередь связано с температурным режимом, который отличается наибольшей жесткостью именно на этом уровне. Известно, что береза менее зимостойка и морозоустойчива, чем ель (Андропова, 2018).

При одинаковом возрасте береза наибольшей средней высотой характеризуются на пятом высотном уровне (в сомкнутом древостое). Эта закономерность наблюдается на протяжении всего периода роста (от 30 до 150 лет). Древостои березы, произрастающие на разных высотных уровнях, существенно отличаются и по среднему диаметру. До 80-летнего возраста они на втором уровне характеризуются большими значениями диаметра, чем на первом и пятом. После 80 лет преимущество по этому показателю переходит к древостоям пятого уровня. Отставание древостоев пятого уровня от древостоев третьего в более молодом возрасте, как отмечалось выше, объясняется сдерживающим влиянием густоты на рост деревьев по диаметру. Древостои на пятом уровне отличаются значительно большей густотой, чем на третьем.

Средний периодический прирост по диаметру березовых древостоев при прочих равных условиях уменьшается с повышением абсолютной высоты их произрастания. Исключение от этой закономерности наблюдается только до 50-летнего возраста: до этого возраста этот показатель на втором уровне несколько больше, чем на пятом. Возраст кульминации среднего периодического прироста по диаметру на втором и пятом высотных уровнях изменяется от 40 до 80 лет. Таким образом, возраст кульминации прироста по диаметру несколько выше, чем по высоте.

В целом приведенные выше материалы свидетельствуют, что и у ели, и у березы зависимость среднего периодического прироста по высоте и по диаметру от возраста характеризуется колоколообразной кривой с точкой перегиба. Для возрастной динамики среднего общего прироста (определяемого путем деления абсолютной величины таксационного показателя на возраст) характерна аналогичная картина с некоторым сдвигом максимальных значений во времени. У

ели на разных высотных уровнях возраст кульминации среднего общего прироста по высоте наступает в 30-65 лет, а по диаметру – в 50 -90 лет.

5.2. Изменение таксационных показателей древостоев за 20-летний период

Результаты исследований, проведенных на стационарном объекте с повторными измерениями таксационных показателей деревьев, обеспечивают уникальную возможность ретроспективного анализа накопления запасов насаждений. Для определения запаса конкретных древостоев использовались данные подеревной таксации и срубленных модельных деревьев. Как отмечалось выше, модельные деревья отбирались в целом для профиля по всему диапазону изменения толщины стволов без соблюдения условий соответствия диаметров моделей серединам ступеней толщины (производилась бессистемная выборка деревьев из различных ступеней толщины). При таком принципе отбора моделей корректное определение запаса возможно или графическим (аналитическим) способом (по кривой или прямой объемов) или через видовую высоту древостоев. Во втором случае применяется формула:

$$M = \Sigma G * HF, \quad (5.15)$$

где M – запас древостоя, м³;

ΣG – сумма площадей поперечных сечений деревьев древостоя, м²;

HF – видовая высота древостоя, м.

В нашей работе предпочтение отдано второму способу. Это связано со следующим:

1. При определении запаса по кривой (прямой) объемов средние объемы по ступеням толщины снимаются с графика зависимости объема модельных деревьев от их диаметра. При этом не принимается во внимание, что деревья одинакового диаметра могут иметь разные высоты, а, следовательно, и объемы. Как было показано выше, а также другими исследователями (Воробьева и др., 2008; Григорьев и др., 2012; Вьюхин, 2025) при одинаковом диаметре высота деревьев

закономерно снижается с повышением абсолютной высоты произрастания древостоев. Поэтому определение запаса на разных высотных уровнях по средним объемам ступеней толщины, снятых с одного графика не совсем корректно.

2. Из всех таксационных показателей деревьев видовые числа и коэффициенты формы характеризуются наименьшей изменчивостью. П. М. Верхунов и В. Л. Черных (2009) эти два показателя относят к показателям с однородным строением по всем категориям древостоев. Коэффициент вариации их для насаждений в целом изменяются в пределах от 4 до 10% (Митропольский, 1969; Анучин, 1982; Загреев и др., 1992). Основными факторами, влияющими на среднее видовое число, являются порода, класс бонитета и высота насаждений (Никифорчин и др., 2011). Известно, что у множества деревьев одной породы и одинаковой высоты видовые числа очень близки между собой (Анучин, 1982). Поэтому использование при определении запаса видовой высоты, снятой с графика зависимости этого показателя от высоты древостоев для значения средней высоты, обеспечивает более корректные результаты, чем первый способ. Точность определения запаса существенно повысится, если график связи видовых высот с высотами дифференцирован по классам бонитета или построен конкретно для данных условий местопроизрастания. В. К. Захаров (Захаров, 1967) отмечает, что, несмотря на простоту указанного способа, он дает результаты, не уступающие по своей точности другим способам определения запаса при перечислительной таксации.

На первом этапе определения запаса исследуемых древостоев у всех модельных деревьев ели и березы определялись старые видовые числа. Было установлено, что у ели значения видового числа варьируют в диапазоне от 0,46 до 0,75, а у березы – в диапазоне от 0,44 до 0,60. Причем низкие показатели видовых чисел характерны для более высоких деревьев и, наоборот. Это известный в лесной таксации факт подтверждает корректность результатов данных исследований.

В лесной таксации произведение средней высоты деревьев на среднее видовое число называют видовой высотой древостоя (НВ). Этот показатель находится в тесной прямолинейной зависимости от средней высоты древостоев и позволяет определять запас как произведение двух множителей: суммы площадей сечений

деревьев ΣG и видовой высоты H_F . На наш взгляд, видовую высоту для определения запаса древостоя с одинаковым успехом можно снять как с графика зависимости видовой высоты древостоев от их средней высоты, так и графика зависимости видовой высоты деревьев от их высоты. Это связано с тем, что видовая высота деревьев соотносится с их высотой, также как и видовая высота древостоев с их средней высотой.

С учетом вышеизложенного нами по данным моделей построены графики зависимости видовой высоты деревьев от их высоты отдельно для ели (рис. 5.5) и березы (рис. 5.6). Графические данные, представленные на рис. 5.5 и 5.6, позволяют констатировать наличие между коррелируемыми показателями (видовой высотой и высотой) устойчивой связи. Связь эта прямая, очень высокой тесноты (близка к функциональной). С увеличением высоты видовые высоты и ели, и березы устойчиво повышаются. Высокие коэффициенты детерминации свидетельствуют о том, что изменчивость видовой высоты деревьев (особенно у ели) практически полностью объясняется изменением их высоты.

Анализируемые зависимости наиболее удачно описываются уравнением прямой линии, что согласуется с литературными данными (Загребев и др., 1992; Луганский, Нагимов, 1994; Кузьмичев, 2013; и др.).

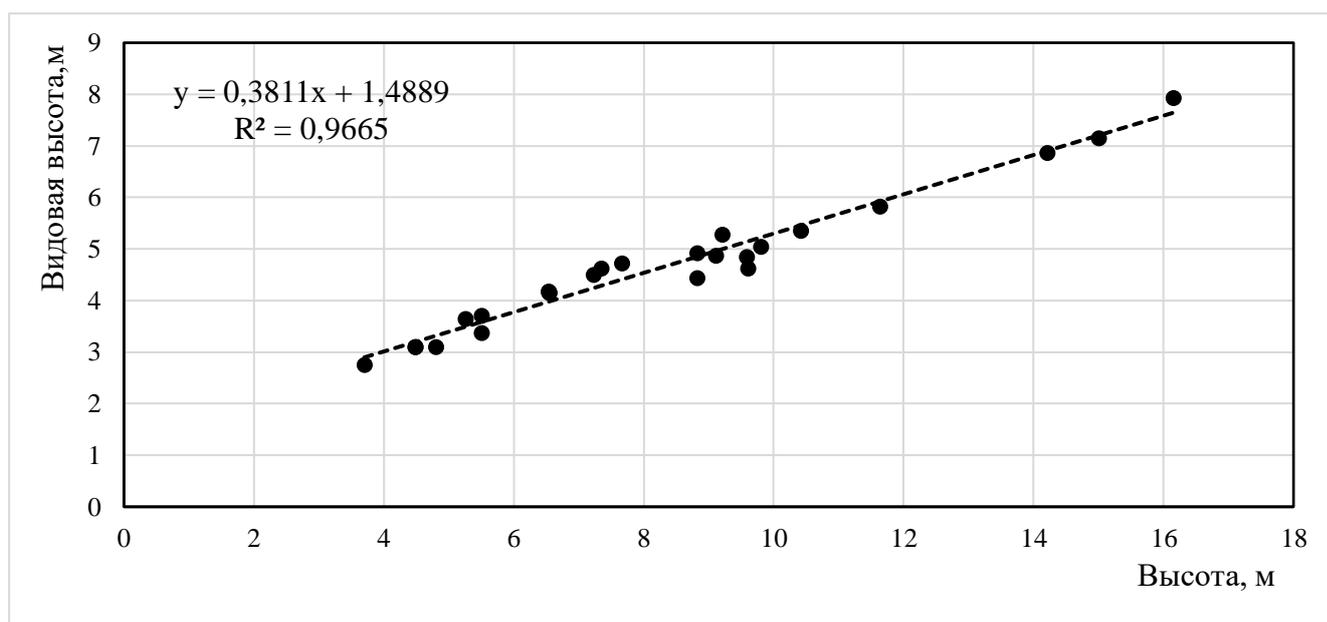


Рисунок 5.5 – Зависимость видовой высоты деревьев ели от их высоты

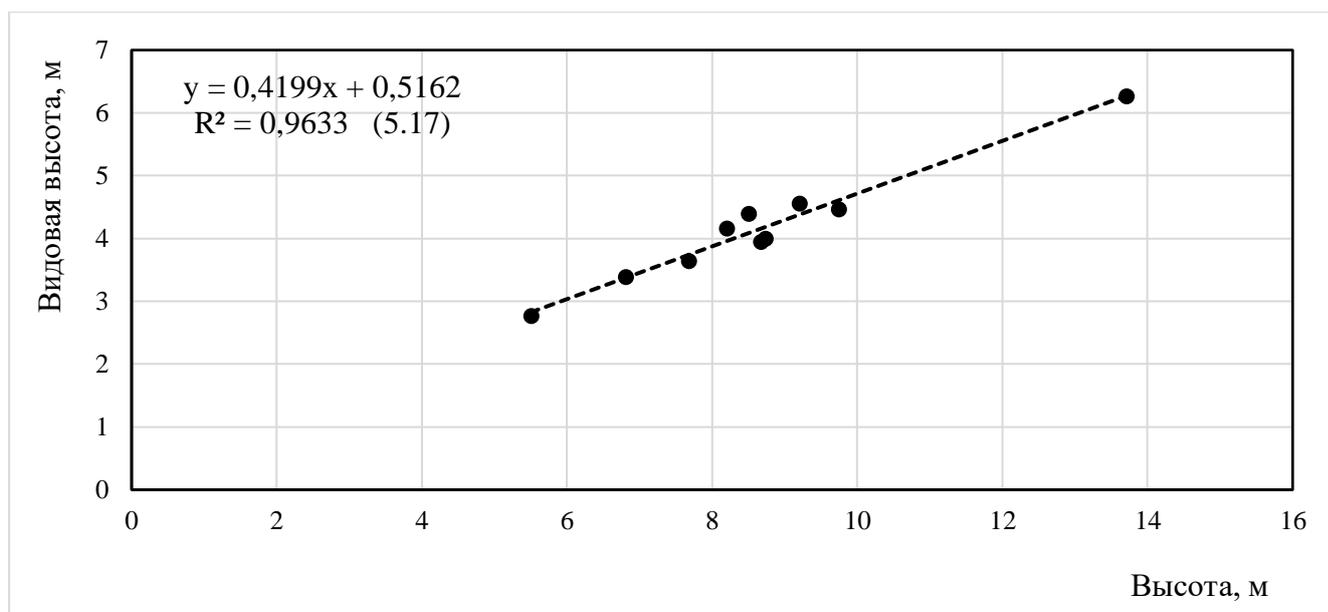


Рисунок 5.6 – Зависимость видовой высоты деревьев березы от их высоты

В целом приведенные на рис. 5.5 и 5.6 материалы, дают основание полагать о возможности корректной оценки видовой высоты деревьев ели и березы по уравнениям (5.16) и (5.17), соответственно. Причем они позволяют рассчитать видовые высоты по значениям средних высот древостоев, определенных в разные учетные годы (в 2002, 2012 и 2022 годах) и на разных высотных уровнях.

На втором этапе определения запаса древостоев на основе данных подеревной таксации (измерения диаметров стволов) по учетным годам для каждой породы в разрезе высотных уровней определялась сумма площадей поперечных сечений деревьев древостоя (ΣG). Для этого вначале в программе Excel у каждого живого дерева древостоя по его диаметру вычислялась площадь поперечного сечения, затем полученные данные суммировались. Таким образом, для каждой породы по учетным годам в разрезе высотных уровней были получены суммы площадей сечений древостоев (ΣG).

На последнем этапе определялся запас древостоя каждой породы отдельно по учетным годам и высотным уровням исследуемого профиля по формуле (5.15) – умножением суммы площадей сечений древостоя (ΣG) на видовую высоту (HF), вычисленную по средней высоте по уравнениям (5.16) или (5.17) в зависимости от породы. Таксационные показатели насаждения в целом (преобладающая порода,

класс возраста, класс бонитета, тип леса) и яруса (средняя высота, состав, полнота абсолютная и относительная и запас) устанавливались в соответствии с общепринятыми в лесоводственно-таксационных исследованиях методами, схемами, действующими ГОСТами и инструкциями. Результаты данных исследований, а также предыдущих по определению основных таксационных показателей древостоев приведены в разрезе учетных годов в табл. 5.5 – 5.7.

Представленные в этих таблицах материалы позволяют провести анализ роста исследуемых древостоев по двум направлениям:

- анализ роста в зависимости от высоты над уровнем моря по каждому учетному году (в 2002, 2012 и 2022 годах);

- анализ роста древостоев на каждом высотном уровне в ретроспективе – за период с 2002 по 2022 годы.

Учитывая, что изменения таксационных показателей исследуемых древостоев в зависимости от высоты над уровнем моря по всем учетным годам имеют практически одинаковый характер, первый вид анализа целесообразно проводить по данным последней таксации (2022 года).

Из данных табл. 5.7 видно, что средний возраст деревьев и ели и березы изменяется по высотным уровням: наименьшие значения этого показателя наблюдаются на втором уровне, а наибольшие – на пятом. Как отмечалось выше, характер этого изменения связан с различиями высотных уровней по началу лесообразовательного процесса и интенсивности возобновления в последние десятилетия. Некоторое превосходство березы над елью по среднему возрасту объясняется тем, что на всех высотных уровнях профиля последние этапы лесовозобновления характеризуются исключительно появлением ели. С повышением высоты над уровнем моря закономерно уменьшаются и средние значения линейных показателей деревьев (высоты и диаметра), и площадные показатели древостоев (суммы площадей поперечных сечений и запасы). Это вполне ожидаемый и логичный результат. Выявляется, что различия по этим показателям между древостоями первого и второго уровней значительно ниже, чем между древостоями второго и пятого уровней.

Таблица 5.5 – Таксационная характеристика древостоев в 2002 году

Преобладающая порода Класс возраста	Класс бонитета	Характеристики яруса						Характеристики древесных пород					
		№	состав	$H_{яр}$	полноты		$M_{яр}$	древесная порода	$A_{ср}$	$H_{ср}$	$D_{ср}$	ΣG	M
					абсолютная	относительная							
1 высотный уровень													
Е	Va	1	8,5Е1,5Б	3,2	0,51	0,05	1,29	Е	44	3,4	8,4	0,38	1,10
3								Б	60	2,2	3,3	0,13	0,19
2 высотный уровень													
Е	Va	1	9,0Е1,0Б	3,4	3,00	0,28	8,04	Е	44	3,4	9,3	2,61	7,27
3								Б	60	3,5	3,9	0,39	0,77
5 высотный уровень													
Е	Va	1	9,6Е0,4Б	8,8	26,51	1,30	127,78	Е	79	8,8	18,7	25,34	122,71
4								Б	87	9,1	15,4	1,17	5,07

Примечание к таблице. $H_{яр}$ - средняя высота яруса, м; $M_{яр}$ – запас яруса, м³; $A_{ср}$ – средний возраст древесной породы, лет; $H_{ср}$ – средняя высота древесной породы, м; $D_{ср}$ - средний диаметр древесной породы, см; ΣG – сумма площадей сечений древесной породы, м²; M – запас древесной породы, м³.

Таблица 5.6 – Таксационная характеристика древостоев в 2012 году

Преобладающая порода Класс возраста	Класс бонитета	Характеристики яруса						Характеристики древесных пород					
		№	Состав	$H_{\text{ср.ярус}}$	полноты		$M_{\text{ярус}}$	древесная порода	$A_{\text{ср}}$	$H_{\text{ср}}$	$D_{\text{ср}}$	ΣG	М
					абсолютная	относительная							
1 высотный уровень													
Е	Va	1	8,2Е1,8Б	3,3	1,15	0,11	2,78	Е	47	3,5	9,4	0,81	2,29
3								Б	60	2,2	3,3	0,34	0,49
2 высотный уровень													
Е	Va	1	8,4Е1,6Б	3,7	6,64	0,57	18,35	Е	38	3,5	9,9	5,46	15,41
2								Б	45	4,7	7,2	1,18	2,94
5 высотный уровень													
Е	Va	1	9,4Е0,6Б	9,6	30,93	1,44	158,72	Е	87	9,6	21,0	29,07	149,64
5								Б	109	10,4	21,9	1,86	9,08

Примечание к таблице. $H_{\text{ярус}}$ - средняя высота яруса, м; $M_{\text{ярус}}$ - запас яруса, м³; $A_{\text{ср}}$ - средний возраст древесной породы, лет; $H_{\text{ср}}$ - средняя высота древесной породы, м; $D_{\text{ср}}$ - средний диаметр древесной породы, см; ΣG - сумма площадей сечений древесной породы, м²; М - запас древесной породы, м³.

Таблица 5.7 – Таксационная характеристика древостоев в 2022 году

Преобладающая порода Класс возраста	Класс бонитета	Характеристики яруса						Характеристики древесных пород					
		№	состав	$H_{\text{ср.ярус}}$	полноты		$M_{\text{ярус}}$	древесная порода	$A_{\text{ср}}$	$H_{\text{ср}}$	$D_{\text{ср}}$	ΣG	M
					абсолютная	относительная							
1 высотный уровень													
<u>Е</u> <u>Ш</u>	<u>Va</u>	1	7,8Е2,2Б	3,4	1,67	0,15	4,07	Е	50	3,7	10,3	1,09	3,16
								Б	70	2,5	3,7	0,58	0,91
2 высотный уровень													
<u>Е</u> <u>Ш</u>	<u>Va</u>	1	7,9Е2,1Б	4,3	10,41	0,79	31,04	Е	44	4,0	11,8	8,18	24,65
								Б	53	5,6	9,6	2,23	6,39
5 высотный уровень													
<u>Е</u> <u>V</u>	<u>Va</u>	1	9,2Е0,8Б	10,5	32,93	1,45	179,48	Е	98	10,5	23,8	30,17	165,65
								Б	117	10,7	23,7	2,76	13,83

Примечание к таблице. $H_{\text{ярус}}$ - средняя высота яруса, м; $M_{\text{ярус}}$ - запас яруса, м³; $A_{\text{ср}}$ - средний возраст древесной породы, лет; $H_{\text{ср}}$ - средняя высота древесной породы, м; $D_{\text{ср}}$ - средний диаметр древесной породы, см; ΣG - сумма площадей сечений древесной породы, м²; M - запас древесной породы, м³.

Так, древостои ели второго уровня превосходят древостои первого уровня по высоте на 0,3 м, диаметру – на 1,5 см, сумме площадей сечений – на 6,87 м² и запасу на 21,5 м³. Превосходство же древостоев пятого уровня над древостоями второго значительно выше: по высоте – на 6,5 м, диаметру – на 12,0 см, сумме площадей сечений – на 22,0 м² и запасу – 141 м³. Различия между древостоями первого и второго уровней в пользу второго (характеризующихся примерно одинаковым возрастом) объясняется лучшими условиями роста на втором уровне по сравнению с первым. Большое превосходство древостоев пятого уровня над древостоями второго связано как с лучшими лесорастительными условиями, так и более высоким возрастом деревьев (98 лет против 49) на пятом уровне.

В табл. 5.7 обращает на себя внимание факт, что береза на первом высотном уровне, характеризующимся наиболее жесткими лесорастительными условиями, температурным режимом воздуха и почвы, по высоте и диаметру растет намного хуже, чем ель. На остальных уровнях показатели роста березы и ели сопоставимы. Видимо, это связано отношением этих пород к теплу. По шкале Г. Ф. Морозова береза менее холодостойкая, чем ель (Луганский, и др., 2010).

С повышением высоты над уровнем моря закономерно снижаются средняя высота, абсолютная и относительная полнота и запас яруса. Относительная полнота устанавливалась по таблице ЦНИИЛХ в последней редакции П. В. Горского (Козловский, Павлов, 1967). Для определения полноты при высотах яруса менее 5 м проводилась графическая экстраполяция табличных данных до начала координат. Уменьшение полноты и запаса яруса по мере продвижения в гору объясняется как уменьшением размеров деревьев в этом направлении, так и сокращением их количества на единице площади. Древостои на первом и втором уровнях характеризуются практически одинаковым составом. На пятом уровне доля участия березы в составе заметно ниже, чем на вышележащих уровнях. Это, как было показано выше, объясняется очень малым количеством деревьев этой породы на пятом уровне. Появление новых деревьев березы здесь закончилось еще в середине 30-х годов прошлого столетия и связано это с неблагоприятными

условиями для возобновления светлюбивой березы под пологом сомкнутого древостоя.

Изменения таксационных показателей древостоев в зависимости от высоты над уровнем моря по результатам таксации 2002 (табл. 5.5) и 2012 (табл. 5.6) годов характеризуются аналогичными особенностями, изложенными выше по результатам последнего учета в 2022 году. Поэтому рассмотрение их не представляет большой ценности.

Анализируя рост исследуемых древостоев в ретроспективе, то есть за период с 2002 по 2022 годы можно отметить следующее. На первом высотном уровне (в редирах) за 20-летний период средний возраст ели увеличился на 5 лет (с 44 лет до 49), а березы – на 10 лет (с 60 лет до 70), на втором возраст ели остался на прежнем уровне (44 года), а березы снизился на 7 лет (с 60 лет до 53), на пятом уровне возраст ели повысился на 19 лет (с 79 лет до 98), а березы – на 30 лет (с 87 лет до 117). Сравнительно не большое увеличение среднего возраста деревьев на первом и втором высотном уровнях объясняется продолжающимся лесовозобновлением и появлением новых, молодых поколений деревьев, особенно на втором уровне. На пятом уровне появление новых деревьев (высотой 1,5 м и более) в последние десятилетия не наблюдается, а подрост погибает из-за высокой сомкнутости полога.

За 20-летний период произошли существенные изменения в таксационной характеристике древостоев на всех высотных уровнях.

На первом уровне средняя высота древесного яруса (ель+береза) повысилась в 1,1 раза, сумма площадей сечений – в 3,3 раза, относительная полнота – в 3,0 раза, а запас увеличился – в 3,2 раза. В составе древостоев возросла доля березы (с 15 до 22%) и, соответственно, уменьшилась доля ели (с 85 до 78%).

На втором высотном уровне увеличение таксационных показателей древостоев за этот период более значительно, чем на первом. На данном уровне превышения таксационных показателей передаются следующими цифрами: средней высоты – в 1,3 раза, суммы площадей сечений – в 3,5 раза, относительной

полноты – 2,8 раза и запаса – в 3,9 раза. Здесь в составе древостоев также возросла доля березы (с 10 до 21%) и, соответственно, уменьшилась доля ели (с 90 до 79%).

Следует отметить, что при закладке профиля (в 2002 году) древесная растительность на втором уровне по относительной полноте (0,27) характеризовалась как редколесье (Горчаковский, Шиятов, 1985). По состоянию на 2022 год бывшие редколесья следует отнести к землям, занятым лесными насаждениями, так как относительная полнота их возросла до 0,79 (Лесоустроительная инструкция..., 2022).

На пятом уровне таксационная характеристика древостоев за исследуемый период изменилась в значительно меньшей степени, чем на втором и первом уровнях. Здесь средняя высота яруса увеличилась в 1,2 раза, сумма площадей сечений – также в 1,2 раза, относительная полнота – в 1,1 раза, запас возрос в 1,4 раза. Не значительно изменилась формула состава древостоев: была 9,6Е0,4Б, стала 9,2Е0,8Б.

В целом, представленные материалы свидетельствуют, что за 20-летний период наиболее заметные изменения в таксационной характеристике древостоев произошли на втором уровне (в бывшем редколесье). Здесь все основные таксационные показатели повысились в относительном выражении на большую величину, чем на первом и пятом уровнях. На наш взгляд, это связано со следующими особенностями высотных уровней. По сравнению со вторым высотным уровнем более низкие темпы прироста основных таксационных показателей древостоев на первом уровне объясняются более жесткими экологическими условиями, а на пятом – высоким средним возрастом древостоев.

Данные, полученные в разные годы, позволяют достаточно объективно оценить прирост исследуемых древостоев по основным таксационным показателям. В табл. 5.8 в разрезе высотных уровней представлены сведения о различных видах прироста древостоев (ель +береза) по запасу.

Таблица 5.8 – Приросты исследуемых древостоев по запасу на различных высотных уровнях исследуемого профиля

Периоды	Приросты по запасу, м ³	
	текущий периодический	средний периодический
Первый высотный уровень		
2002 - 2012	1,54	0,154
2012 - 2022	1,30	0,130
Второй высотный уровень		
2002 - 2012	10,3	1,03
2012 - 2022	12,7	1,27
Пятый высотный уровень		
2002 - 2012	28,3	2,83
2012 - 2022	18,9	1,89

Данные табл. 5.8 свидетельствуют, что наименьшими приростами по запасу характеризуются редкие древостои первого уровня, а наибольшими – высокополнотные древостои пятого уровня. Это вполне логично и объяснений не требует. В табл. 5.8 обращает на себя результат, свидетельствующий, что приросты по запасу во второй половине исследуемого периода на первом уровне и особенно на пятом ниже, чем в первой половине. На втором уровне наблюдается обратная картина.

Приросты по запасу во втором десятилетии анализируемого периода заметно выше, чем в первом десятилетии. Этот факт подтверждает ранее сделанный вывод о более высоких темпах прироста основных таксационных показателей древостоев на втором высотном уровне, по сравнению с первым и пятым.

Выводы

1. В абсолютно разновозрастных древостоях, состоящих из нескольких поколений леса, определение у всех деревьев помимо размерных показателей (диаметра и высоты) их возраста, позволяет корректно оценить возрастную динамику этих показателей.

2. На одних и тех же стационарных объектах зависимости диаметра и высоты деревьев от возраста в разные учетные годы имеют одинаковый характер, что позволяет изучать ход роста древостоев по этим показателям на основе объединенных массив данных, полученных в разные годы.

3. Ход роста исследуемых древостоев по высоте и диаметру корректно описываются функциями Мичерлиха и Корсуня, которые относятся к S-образным кривым, выражающим большой период роста – от возникновения растений до их отмирания.

4. Ход роста по высоте и диаметру специфичен для каждой породы. У древостоев одной и той же породы он существенно отличается по высотным уровням профиля. При одинаковом возрасте средняя высота ели закономерно повышаются с понижением высоты над уровнем моря. Имеющиеся незначительные отклонения от этой закономерности наблюдаются только в молодом возрасте (до 30 лет) и, видимо, связаны с особенностями выборки.

Наибольшими значениями среднего диаметра до 70-летнего возраста характеризуются ельники на втором высотном уровне. После 70 лет преимущество по этому показателю переходит к древостоям пятого уровня. Отставание древостоев пятого уровня от древостоев второго и даже первого уровней в более молодом возрасте, объясняется сдерживающим влиянием густоты сомкнутого насаждения на рост деревьев по диаметру. Таким образом, можно сделать предположение, что в интенсивности роста деревьев по диаметру ухудшение лесорастительных условий по мере продвижения в гору в значительной мере компенсируется снижением густоты древостоев в этом направлении.

5. Изменения хода роста по высоте и диаметру березовых древостоев, обусловленные высотой над уровнем моря, имеют тенденции, характерные для древостоев ели.

6. Сопоставление роста ели и березы при их совместном произрастании показывает, что ель на первом высотном уровне по средней высоте заметно превосходит березу, а на втором уровне уступает ей по этому показателю. На пятом уровне ель и береза в молодом возрасте растут по высоте примерно одинаковыми

темпами, в более старшем возрасте ель по высоте имеет небольшое преимущество над березой.

По среднему диаметру на всех трех высотных уровнях при одинаковом возрасте береза уступает ели. Особенно существенны различия по этому показателю между березой и елью на первом высотном уровне. Здесь диаметр ели в разы больше, чем у березы.

В целом, на первом высотном уровне, характеризующимся наиболее жесткими лесорастительными условиями (в первую очередь температурным режимом воздуха и почвы), менее зимостойкая и морозоустойчивая береза растет намного хуже, чем ель.

7. Зависимость среднего периодического прироста по высоте и по диаметру от возраста и у ели, и у березы характеризуется колоколообразной кривой с точкой перегиба. Возраст кульминации этого прироста у ели по высоте (35-45 лет), несколько ниже, чем по диаметру (40-65). У березы наблюдается такая же динамика: прирост по высоте кульминирует в 30-35 лет, а по диаметру – в 40-80 лет. Для возрастного изменения среднего общего прироста и высоте и по диаметру характерна аналогичная картина с некоторым сдвигом максимальных значений во времени.

8. С повышением высоты над уровнем моря закономерно снижаются средняя высота, абсолютная и относительная полнота и запас древесного яруса. Уменьшение полноты и запаса яруса по мере продвижения в гору объясняется как уменьшением размеров деревьев в этом направлении, так и сокращением их количества на единице площади. Дрестой на первом и втором уровнях характеризуются практически одинаковым составом. На пятом уровне доля участия березы в составе заметно ниже, чем на вышележащих уровнях. Это объясняется очень малым количеством деревьев этой породы на пятом уровне. Появление новых деревьев березы здесь закончилось еще в середине 30-х годов прошлого столетия и связано это с неблагоприятными условиями для возобновления светолюбивой березы под пологом сомкнутого дрестоя.

9. За период с 2002 по 2022 годы наиболее заметные изменения в таксационной характеристике древостоев произошли на втором уровне (в бывшем редколесье). Здесь основные таксационные показатели древостоев повысились в относительном выражении на большую величину, чем на первом и пятом уровнях. По сравнению со вторым уровнем низкие темпы прироста показателей древостоев на первом уровне в основном обусловлены более жесткими экологическими условиями, а на пятом – высоким средним возрастом древостоев.

Древесная растительность на втором высотном уровне, протаксированная в 2002 году как редколесье, в настоящее время представляет собой сформировавшееся лесное насаждение с достаточно высокой полнотой.

Глава 6. Динамика запасов фитомассы и депонированного углерода

Исследование фитомассы лесных экосистем представляет собой одно из ключевых направлений современной биологии и экологии. Запас фитомассы является интегральным показателем, количественно характеризующим биологическую продуктивность, запас химических элементов и энергетический потенциал фитоценоза. Его точная оценка важна для решения фундаментальных задач, связанных с моделированием биогеохимических циклов, в первую очередь – углеродного цикла в контексте глобальных климатических изменений. Лесные экосистемы выступают основным депонирующим пулом углерода в биосфере, и горные леса, в силу своей специфики и чувствительности к внешним факторам, играют в этом процессе особую роль. Однако, в нашей стране оценке фитомассы древесных растений в высокогорьях до настоящего времени уделяется мало внимания. Определенный вклад в это направление в разные годы внесли А. А. Кнорре и др., (2006), О. А. Богословская (2005), Н. М. Деви (2008), З. Я. Нагимов, П. А. Моисеев, А. А. Бартыш и др. (2008), А. А. Григорьев, П. А. Моисеев, З. Я. Нагимов (2012), И. К. Гайсин (2022), З. Я. Нагимов, А. А. Григорьев, Д. С. Балакин и др. (2025). Тем не менее многие вопросы, связанные с накоплением фитомассы в лесных насаждениях, формирующихся на ранее безлесных территориях экотона в результате современных изменений климата, остаются слабо изученными. Данные о фитомассе древесных растений в данном экотоне прежде всего важны для выявления экологической и биосферной роли лесных экосистем в высокогорьях, в частности, их углерод депонирующей способности. В нашей работе материалы долгосрочных исследований позволяют также оценить первичную продукцию древостоев в экотоне – числовую меру интенсивности продукционного процесса.

Основной задачей настоящих исследований является определение запасов надземной фитомассы и депонированного в ней углерода, а также первичной продукции исследуемых древостоев. Фактическим материалом при решении этой задачи послужили данные подеревного учета на ПП и таксации модельных деревьев ели и березы, у которых определена абсолютно сухая фитомасса по

отдельным фракциям.

6.1. Взаимосвязи между весовыми и размерными показателями деревьев ели и березы

При определении запаса древостоев в настоящее время применяются различные методы (Усольцев, Нагимов, 1988). В нашей работе предпочтение отдано регрессионному методу. Он обеспечивает наиболее точное определение фитомассы и получение детального представления о ее составе как на уровне отдельных деревьев, так и на уровне древостоев.

Первым и важным этапом таксации запасов фитомассы насаждений регрессионным методом является изучение и оценка взаимозависимостей между массой отдельных фракций фитомассы деревьев (структурных частей) и их основными таксационными (размерными) показателями. Полученные при этом результаты в виде регрессионных уравнений позволяют разработать лесотаксационные нормативы фитомассы на уровне отдельных деревьев, а в последующем, с использованием распределения деревьев по таксационным показателям – определить запасы фитомассы на уровне древостоев.

Диапазоны изменения диаметра и высоты стволов и фракций надземной фитомассы модельных деревьев представлены в табл. 6.1. При изучении фитомассы деревьев диаметр и высота стволов моделей, как правило, используются в качестве определяющих факторов (независимых переменных) в регрессионных уравнениях, передающих зависимость фракций фитомассы от размерных показателей древесных растений. Поэтому, приведенные в табл. 6.1 данные, могут служить ориентиром для установления области применения, полученных моделей фитомассы.

В общей сложности на различных высотных уровнях исследуемого профиля надземная фитомасса по составляющим фракциям установлена у 102 модельных деревьев, в том числе у 88 деревьев ели и 15 деревьев березы. Однако, представленность отдельных высотных уровней модельными деревьями не одинакова. Например, на втором уровне модельные деревья на фитомассу не

отбирались. Поэтому для оценки фитомассы древостоев на всех уровнях использовался один объединенный массив модельных деревьев.

Таблица 6.1 – Пределы изменений таксационных показателей и фракций надземной фитомассы модельных растений

Таксационный диаметр, см	Высота, м	Фитомасса, кг			
		общая надземная	в том числе		
			ствола	ветвей	хвои/листьев
Ель					
0,6-33,8	1,5-16,2	2,665-337,369	1,483-196,813	0,684-77,450	0,298-36,351
Берёза					
4,4-16,5	4,37-10,2	4,460-55,339	2,248-33,636	1,074-16,488	0,478-6,869

Известно, что общая фитомасса дерева и масса его структурных частей (ствола, ветвей, хвои) зависит от большого числа факторов. В этой связи ответственным моментом при определении фитомассы как деревьев, так и древостоев, является выбор таксационных параметров, которые наилучшим образом объясняют изменчивость массы тех или иных частей дерева. Причем, если исследования заканчиваются разработкой моделей и справочно-нормативных материалов для практического использования, эти параметры должны характеризоваться простотой и высокой точностью их определения в натуре. С учетом вышеизложенного, практически все исследователи фитомассы при изучении соответствующих зависимостей в качестве определяющих факторов используют диаметр (D), высоту (H) стволов и их произведение (комбинацию) в форме $D^2 \cdot H$.

В настоящее время в многофакторные уравнения, разрабатываемые для оценки фитомассы, высота и диаметр деревьев вводятся в качестве независимых переменных, как правило, отдельно (Усольцев, 1985; Нагимов, 2020; и др.). В таких уравнениях наиболее полно учитывается влияние различных сочетаний этих показателей на массу структурных частей деревьев. В однофакторных уравнениях (парной связи) по оценке фитомассы многими исследователями целесообразной считается использование показателя $D^2 \cdot H$ (Аткин, 1974; Eguniobi, 1976; Семечкина, 1978; Биологическая продуктивность лесов Поволжья, 1982;

Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах, 1986; Вьюхин, 2025; и др.)

Ограниченное количество модельных деревьев, взятых на изучение фитомассы, не позволяет разработать корректные многофакторные уравнения зависимости фракций фитомассы деревьев от их традиционных таксационных параметров. В нашей работе мы основное внимание уделили на изучение зависимостей фитомассы структурных частей деревьев от их диаметра и показателя $D^2 \cdot H$. Это было сделано для того, чтобы по полученным в результате исследований регрессионным уравнениям, рассчитать показатели фитомассы на уровне древостоев.

Зависимости фитомассы стволов, хвои и ветвей модельных деревьев от их таксационного диаметра представлены на рис. 6.1 (по ели) и рис. 6.2 (по березе). На основе анализа материалов данных рисунков можно сделать заключение о закономерном характере исследуемых зависимостей. Все они криволинейны и показывают, что с повышением диаметра на высоте груди масса всех структурных частей дерева увеличивается с возрастающими темпами. На графиках наименьшим разбросом фактических данных от выравнивающей кривой характеризуется зависимость стволовой массы от таксационного диаметра деревьев, а наибольшим зависимость массы хвои от этого показателя. Это известный в лесотаксационной литературе факт (Семечкина, 1978; Нагимов, 2000; Вьюхин, 2025; и др.). Он объясняется тем, что варьирование массы стволовой древесины в основном связано, с варьированием высоты и диаметра стволов, то есть двух показателей.

Изменчивость кроновой массы обусловлена влиянием большего числа факторов. В частности, наряду с высотой и диаметром стволов она связана с возрастом и ценотическим положением деревьев. Кроме того, определение массы хвои по навескам (по модельной части кроны) может сопровождаться появлением погрешностей из-за некорректного формирования их в полевых условиях (Нагимов, 2000).

В целом, характер расположения эмпирических точек (их рассеивания) на всех графиках позволяет достаточно объективно провести выравнивающую линию.

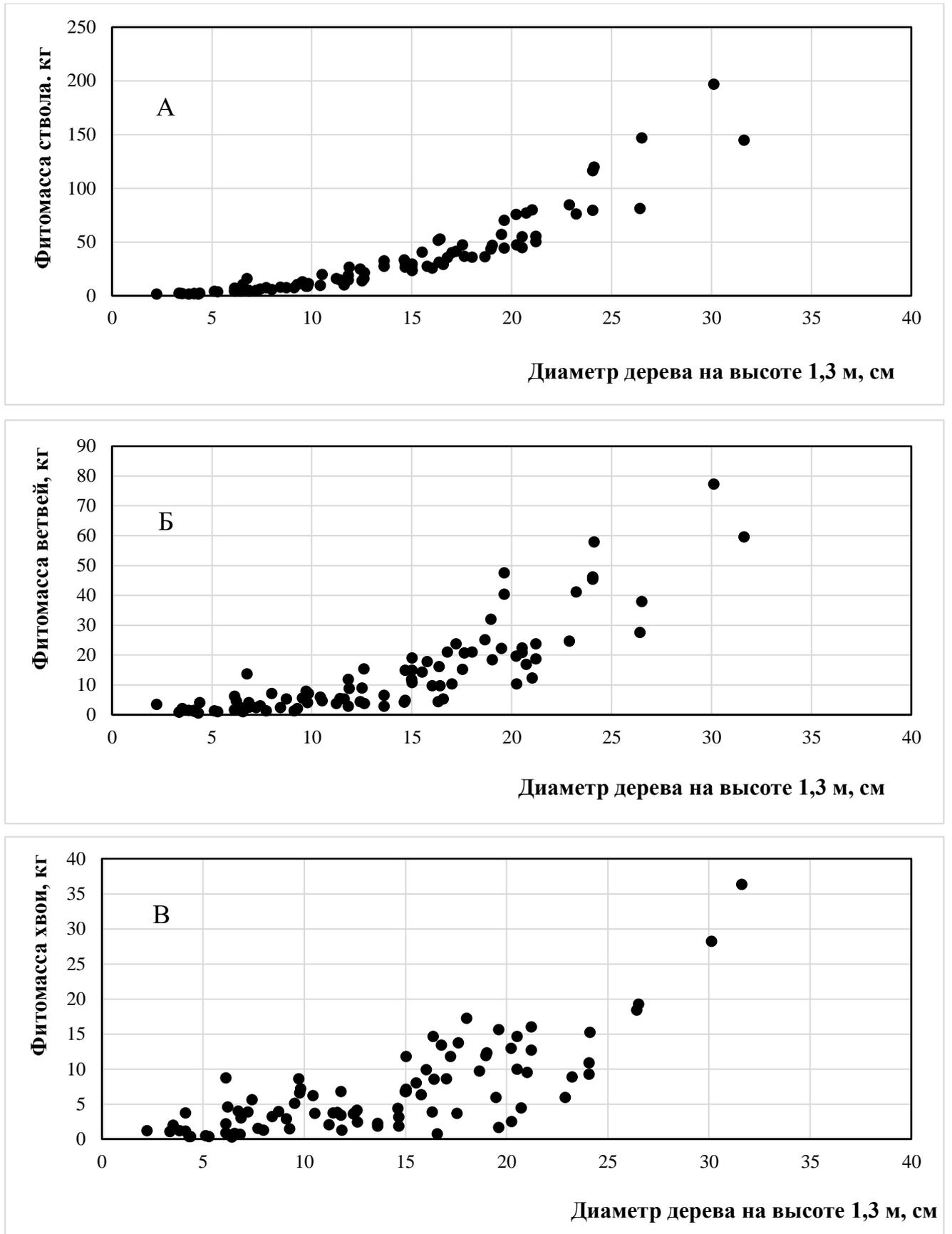


Рисунок 6.1 – Зависимость фитомассы стволов (А), ветвей (Б) и хвои (В) модельных деревьев ели от их диаметра на высоте груди

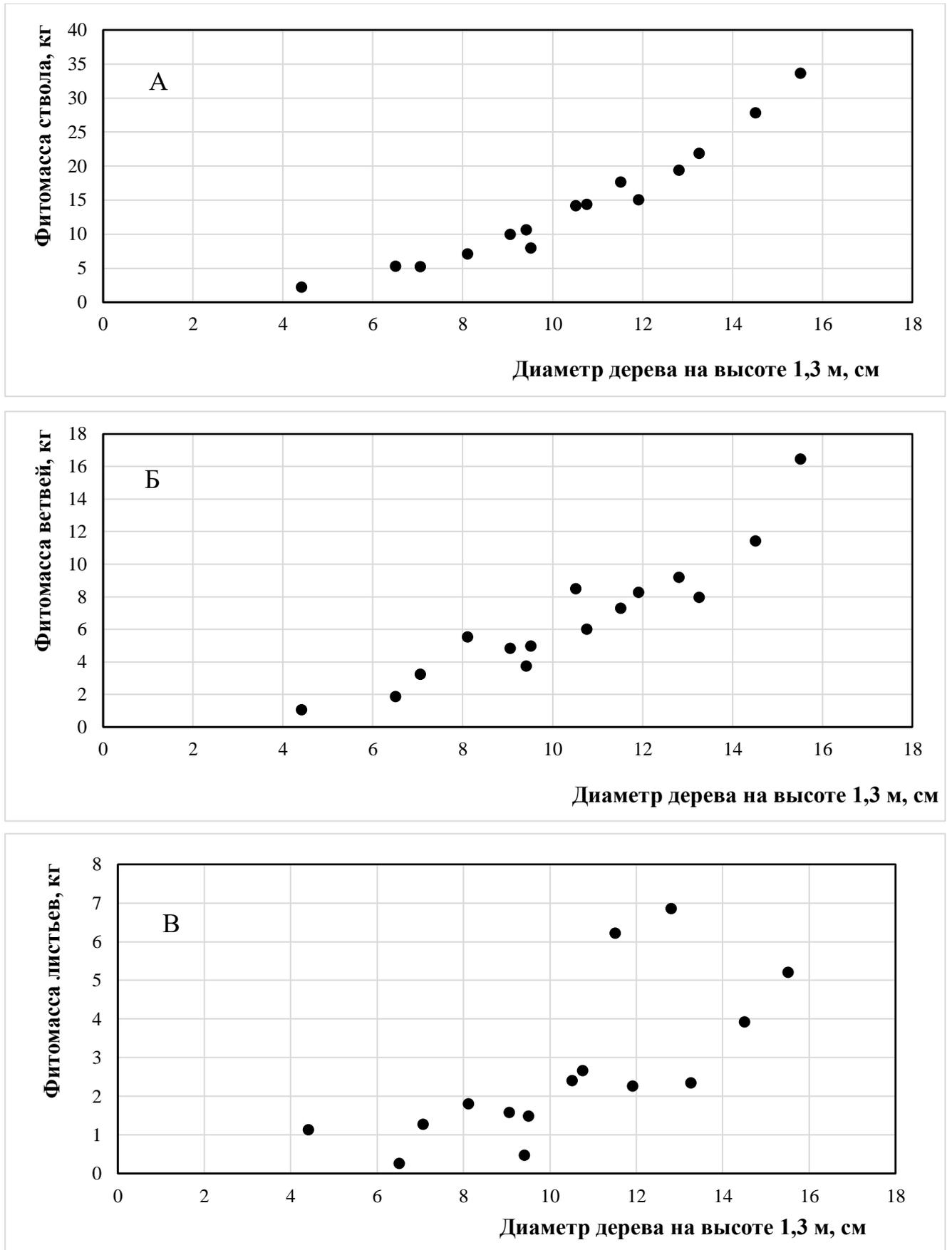


Рисунок 6.2 – Зависимость фитомассы стволов (А), ветвей (Б) и листвы (В) модельных деревьев берёзы от их диаметра на высоте груди

Для выравнивания подобных зависимостей большинство исследователей (Рокицкий, 1973; Кузьмичев, 1977; Маслаков, 1981; Усольцев, 1985; Нагимов, 2000; Кутявин, 2018; и др.) предлагают степенную (аллометрическую) функцию $y = a x^b$. В нашем случае ее можно записать в следующем виде:

$$P_i = a D_{1.3}^b \quad (6.1)$$

где P_i – масса структурных частей дерева, кг;

$D_{1.3}$ – диаметр дерева на высоте груди, см;

a и b – коэффициенты уравнения

Преимущество данной функции над другими, используемыми для этих целей, заключается в том, что ее параметры корректно объясняются с биологических позиций (Кузьмичев, 2013). В этой функции b (константа аллометрии) показывает относительную степень изменения y по сравнению с x . Если она меньше 1,0, то y увеличивается медленнее, чем x (отрицательная аллометрия), если больше – то y увеличивается быстрее, чем x (положительная аллометрия), если равна 1,0 – то наблюдается изометрия роста, то есть пропорциональное увеличение y и x (Кузьмичев, 2013).

По фактическим данным моделей ели и березы нами рассчитаны аллометрические уравнения, передающие зависимости абсолютно сухой массы стволов, ветвей и хвои (P_i) деревьев от их таксационного диаметра ($D_{1.3}$). Основные статистические характеристики рассчитанных аллометрических уравнений (вида $P_i = a D_{1.3}^b$) приведены в табл. 6.2.

Область применения уравнений (6.2) – (6.7) определяется амплитудой изменения таксационных диаметров моделей, которые использовались как независимые переменные при разработке уравнений. По материалам, приведенным в табл. 6.1, диаметры моделей ели колеблются в диапазоне от 0,6 до 33,8 см, а березы – от 4,4 до 16,5 см.

Таблица 6.2 – Статистические параметры уравнений зависимости массы структурных частей деревьев ели и березы от их диаметра

Фракции фитомассы	Символика	Значения коэффициентов		R^2	№ уравнения
		a	b		
Ель					
Ствол	P_c	0,1250	2,0250	0,901	(6.2)
Ветви	P_θ	0,1354	1,6569	0,758	(6.3)
Хвоя	P_x	0,1504	1,3493	0,619	(6.4)
Береза					
Ствол	P_c	0,0894	2,1253	0,977	(6.5)
Ветви	P_θ	0,0561	2,0101	0,897	(6.6)
Листва	P_x	0,0302	1,8263	0,501	(6.7)

Анализируя данные табл. 6.2 можно сделать следующие выводы. И у ели, и у березы с таксационным диаметром наиболее четко выражена связь абсолютно сухой массы стволов. Коэффициент детерминации связи между этими показателями составляет 0,901 по модельным деревьям ели и 0,977 – по деревьям березы. Зависимость фитомассы хвои от таксационного диаметра отличается наименьшей теснотой: по деревьям ели $R^2 = 0,619$, а по деревьям березы $R^2 = 0,501$. Это, как было отмечено выше, объясняется более высокой изменчивостью массы ассимиляционного аппарата и меньшей точностью ее оценки в полевых условиях. Теснота связи между фитомассой ветвей и таксационным диаметром деревьев занимает промежуточное положение: по деревьям ели R^2 равен 0,758, а по деревьям березы – 0,897. Приведенные материалы позволяют констатировать, что рассчитанные уравнения (6.2) – (6.7) вполне адекватны фактическим данным модельных деревьев и корректно описывают исследуемые связи.

На основе приведенных в табл. 6.2 уравнений разработаны таблицы, показывающие изменение фракций надземной фитомассы деревьев ели (табл. 6.3) и березы (табл. 6.4) в зависимости от их диаметра.

Таблица 6.3 – Зависимость фракций надземной фитомассы деревьев ели от их таксационного диаметра

Диаметр, см	Абсолютно сухая фитомасса, кг		
	ствола	хвои	ветвей
2	0,51	0,38	0,42
4	2,07	0,98	1,33
6	4,71	1,69	2,59
8	8,43	2,49	4,16
10	13,24	3,36	6,01
12	19,15	4,30	8,11
14	26,17	5,29	10,45
16	34,30	6,34	13,02
18	43,53	7,43	15,81
20	53,89	8,57	18,81
22	65,36	9,74	22,00
24	77,95	10,95	25,39
26	91,67	12,20	28,97
28	106,51	13,49	32,73
30	122,48	14,80	36,67
32	139,58	16,15	40,78
34	157,82	17,53	45,06

Таблица 6.4 – Зависимость фракций надземной фитомассы деревьев березы от их таксационного диаметра

Диаметр, см	Абсолютно сухая фитомасса, кг		
	ствола	листва	ветвей
2	0,39	0,11	0,23
4	1,70	0,38	0,91
6	4,03	0,80	2,06
8	7,42	1,35	3,67
10	11,93	2,02	5,74
12	17,58	2,82	8,28
14	24,39	3,74	11,29
16	32,39	4,78	14,77
18	41,61	5,92	18,71
20	52,05	7,18	23,13

На основе анализа данных, приведенных в табл. 6.3 и 6.4, можно отметить следующие особенности изменения фракций надземной фитомассы деревьев в зависимости от их таксационного диаметра. С увеличением толщины стволов фитомасса всех структурных частей деревьев (ствола, хвои и ветвей) повышается возрастающими темпами. У самых толстых деревьев ели по сравнению с самыми

тонкими фитомасса стволов больше в 240 раз, хвои – в 39 раз и ветвей – в 87 раз. У березы превышение самых толстых деревьев над самыми тонкими составляет по массе стволов в 134 раз, по массе листвы – в 65 раз и по массе ветвей – в 101 раз.

С изменением толщины стволов изменяются и соотношения фракций надземной фитомассы между собой. У обеих пород с увеличением диаметра деревьев удельный вес стволовой массы возрастает, а хвои (листвы) и ветвей, наоборот, уменьшается. У деревьев ели при увеличении их толщины с 2 до 30 см удельный вес массы стволов повышается с 38,9 до 70,4%, хвои уменьшается с 29,0 до 8,5%, а ветвей – с 32,1 до 23,1%. Увеличение диаметра деревьев березы с 2 до 20 см сопровождается повышением доли стволовой массы с 53,4 до 63,2%, уменьшением доли листвы с 15,1 до 8,7% и ветвей – с 31,5 до 28,1%. Приведенные материалы подтверждают известное в специальной литературе положение о преобладании в надземной фитомассе деревьев массы органов, длительно накапливающих органическое вещество – стволов и ветвей (Семечкина, 1978; Усольцев, 1985, 1988; Аткин, 1994; Нагимов, 2000; Григорьев и др., 2012; и др.).

Результаты исследований надземной фитомассы древостоев по элементам леса свидетельствуют, что при фиксированных классах бонитета и возрасте насаждений с увеличением толщины деревьев доля кроновой массы (хвои и ветвей) закономерно повышается, а стволовой, наоборот, снижается (Усольцев, 1985; Нагимов, 2020). Приведенные выше материалы не согласуются с этими результатами. Это несоответствие С. О. Вьюхина (2025) объясняет спецификой изменения соотношений фракций надземной фитомассы деревьев, связанной с изменением их толщины, в условиях высокогорий. На наш взгляд эта специфика обусловлена синтетической оценкой разновозрастных древостоев – высокой разновозрастностью модельных деревьев, использованных при разработке уравнений.

Наглядное представление о соотношениях отдельных фракций надземной фитомассы деревьев ели и березы разной толщины можно получить по данным, приведенным на рис. 6.3 и 6.4.

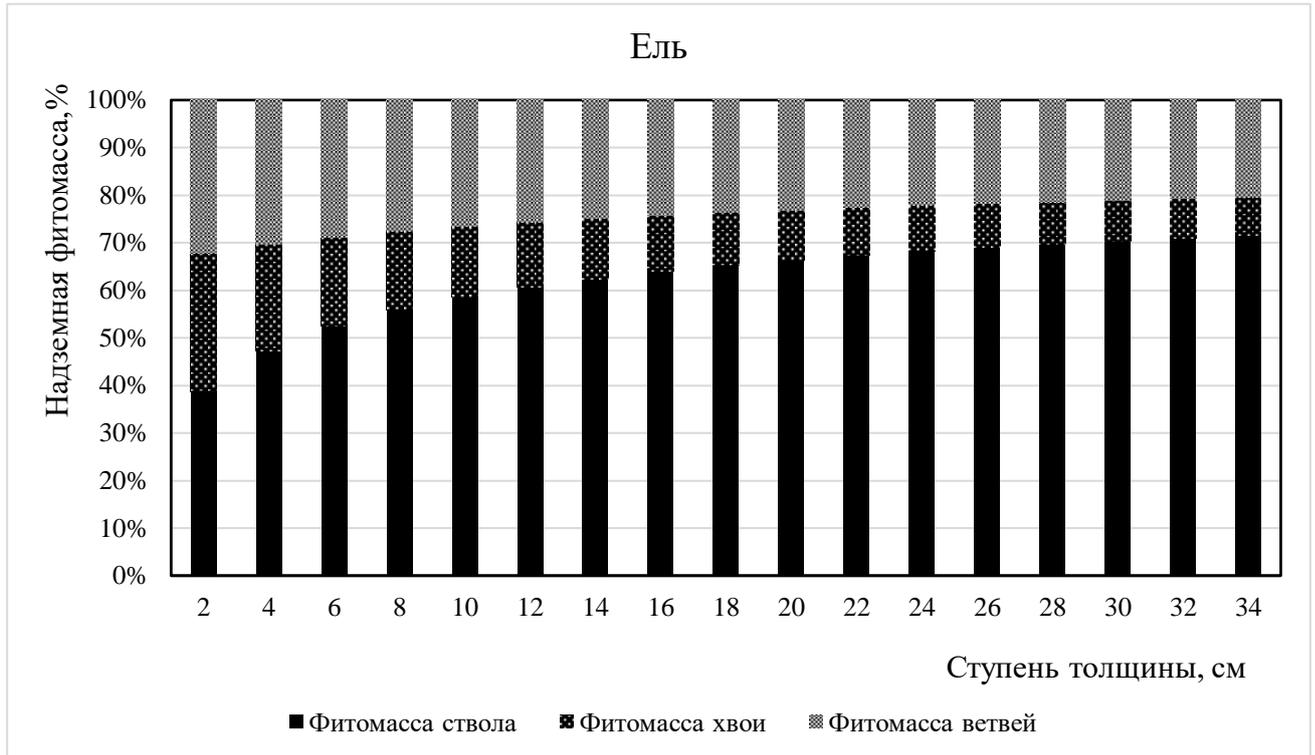


Рисунок 6.3 – Соотношения фракций надземной фитомассы деревьев ели различной толщины

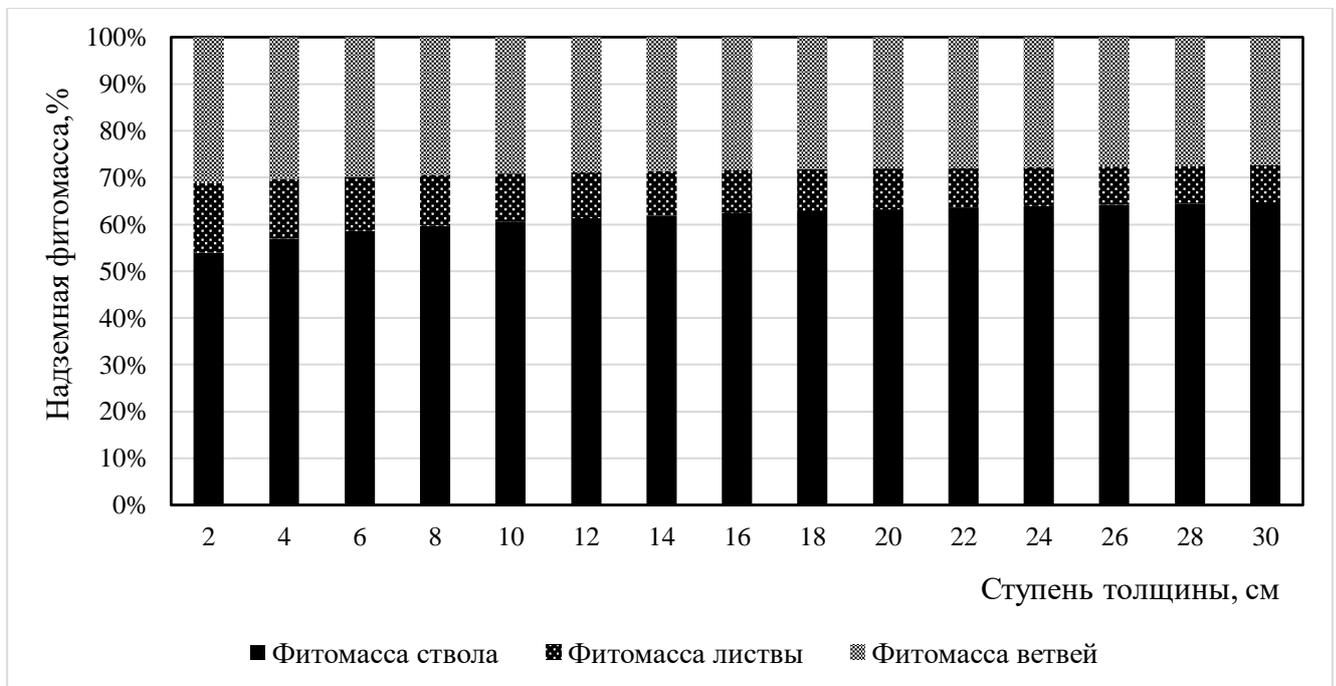


Рисунок 6.4 – Соотношения фракций надземной фитомассы деревьев березы различной толщины

Важное значение в исследованиях биологической продуктивности насаждений, характеризующей их функционирование, имеют сведения об охвоенности (облиственности) крон деревьев. По полученным нами данным доля хвои в общей массе крон у деревьев ели с увеличением их толщины уменьшается с 47,5 до 28,7%. У деревьев березы этот показатель также уменьшается по мере повышения диаметра – с 32,4 до 23,6%. Таким образом, охвоенность крон ели заметно выше, чем облиственность крон березы. Следует отметить, что уменьшение охвоенности крон с увеличением толщины деревьев отмечают и другие исследователи (Усольцев, 1985; Нагимов, 2020).

В целом, особенности изменения надземной фитомассы деревьев ели и березы, и их структурных частей в зависимости от их таксационного диаметра характеризуются принципиальным сходством с известными в специальной литературе данными при предсказуемых расхождениях абсолютных и относительных величин. В этой связи можно констатировать о правильности выбора методического подхода и корректности рассчитанных уравнений, описывающих зависимость различных фракций надземной фитомассы деревьев от их диаметра на высоте груди. Поэтому уравнения (6.2) – (6.7) могут быть успешно использованы для определения по данным перечетных ведомостей (или подеревного учета) запасов фитомассы древостоев.

Однако, исследователями высокогорных экосистем доказано, что по мере продвижения вверх по склону у деревьев одинакового диаметра их высота закономерно снижается, то есть изменяется разряд высот (Бабенко, 2006; Бабенко и др., 2008; Бартыш, 2008; Григорьев и др. 2012; Вьюхин, 2025). Изменение соотношений диаметра и высоты деревьев, связанное с высотной позицией древостоев, выявляется и по нашим фактическим данным. Уменьшение высоты деревьев одинакового диаметра приводит к уменьшению их объема, а, следовательно, и массы ствола. Поэтому при оценке надземной фитомассы древостоев, произрастающих на разных высотных уровнях, с использованием общих уравнений более корректным и обоснованным является применение в них в качестве независимой переменной не диаметра на высоте груди ($D_{1.3}$), а

комбинацию этого показателя с высотой в виде $D_{1,3}^2 * H$. В лесотаксационной литературе имеются сведения, что показатель $D_{1,3}^2 * H$ по сравнению с таксационным диаметром обеспечивает получение более надежных и точных результатов и при оценке фитомассы крон и их структурных элементов (Нагимов, 2000). При определении фитомассы высокогорных древостоев данный показатель использовался в регрессионных уравнениях и другими исследователями (Гайсин и др., 2020; Вьюхин, 2025), которые отмечают обоснованность такого методического решения.

В этой связи нами проведено исследование зависимостей фракций надземной фитомассы модельных деревьев от их показателя $D_{1,3}^2 * H$. Наглядно эти зависимости представлены на рис. 6.5 (по моделям ели) и на рис. 6.6 (по моделям березы). Их анализ показывает, что и у ели, и у березы связи стволовой и кроновой массы с показателем $D_{1,3}^2 * H$ имеют прямолинейный характер. Фактические данные по массе стволов характеризуются наименьшим разбросом от выравнивающей линии, а по массе хвои (листвы) – наибольшим. Такое варьирование массы структурных частей дерева соответствует ранее полученным результатам.

По фактическим данным моделей ели и березы нами рассчитаны уравнения, передающие зависимости абсолютно сухой массы стволов, ветвей и хвои/листвы (P_i) деревьев от их показателя $D_{1,3}^2 * H$, следующего вида:

$$P_i = a + b * D_{1,3}^2 * H \quad (6.8)$$

где P_i – масса структурных частей дерева, кг;

$D_{1,3}^2 * H$ – комбинация диаметра на высоте груди и высоты, м³;

a и b – коэффициенты уравнения

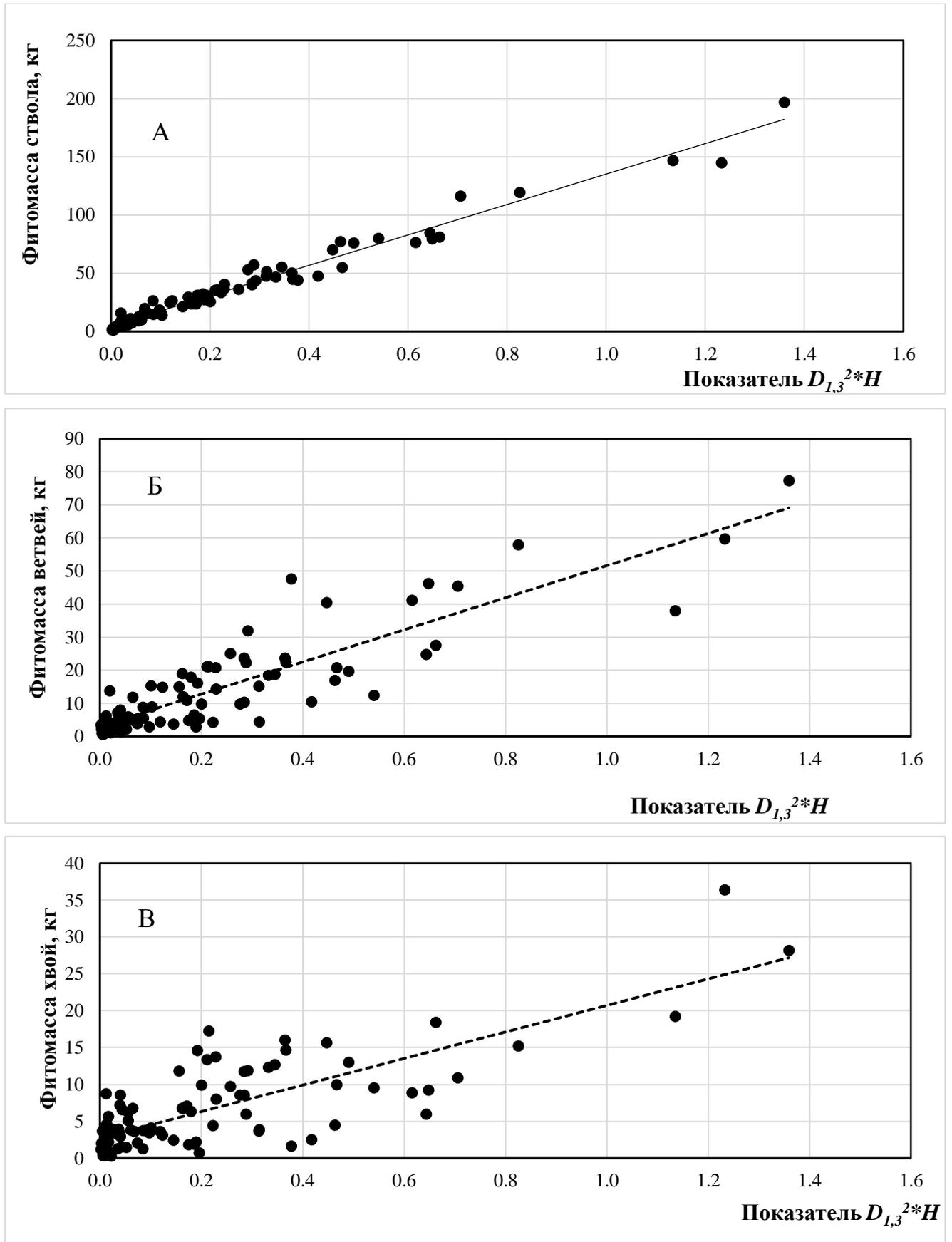


Рисунок 6.5 – Зависимость фитомассы стволов (А), ветвей (Б) и хвои (В) модельных деревьев ели от их показателя $D_{1,3}^{2*H}$.

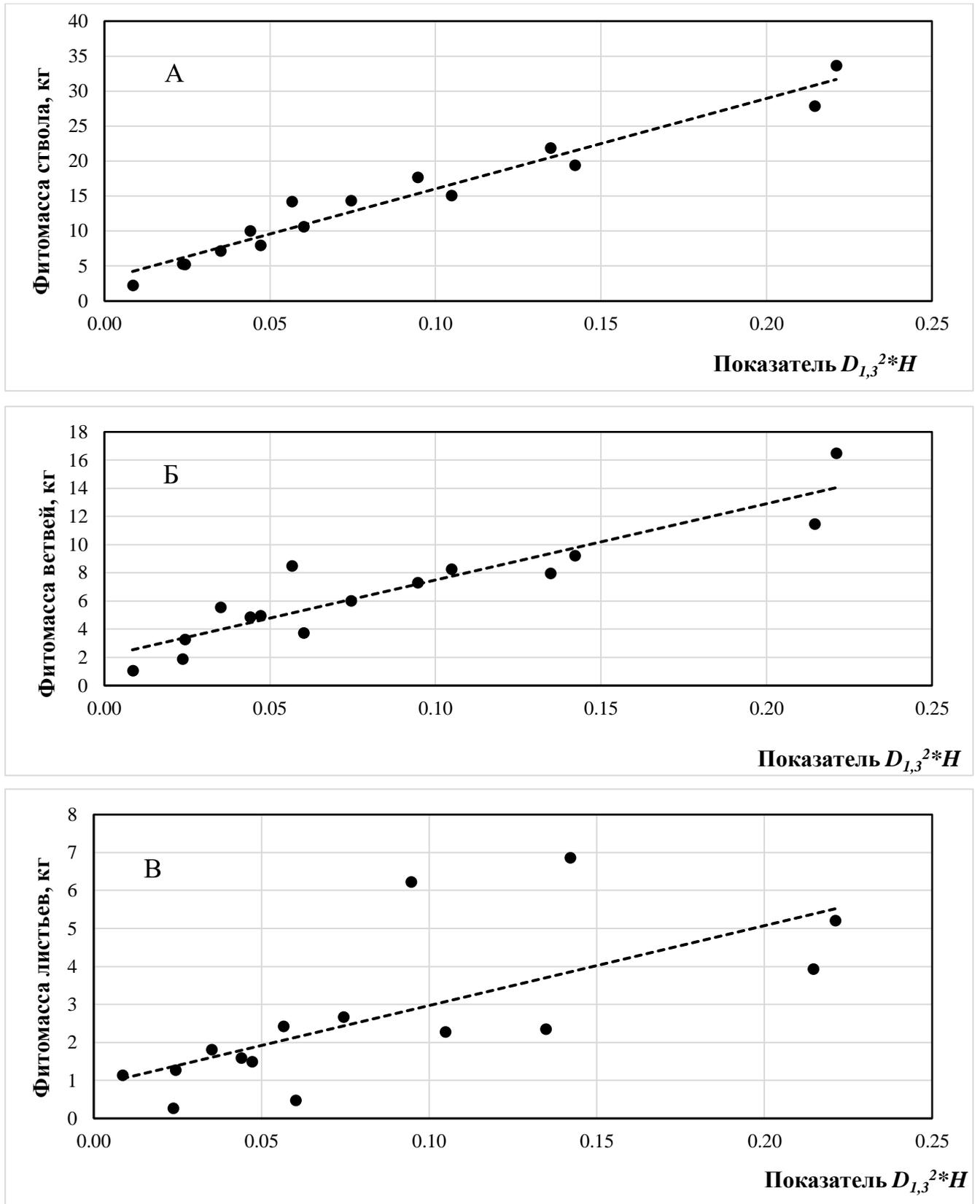


Рисунок 6.6 – Зависимость фитомассы стволов (А), ветвей (Б) и листвы (В) модельных деревьев берёзы от их показателя $D_{1,3}^{2*H}$.

Основные статистические характеристики рассчитанных уравнений (вида $P_i = a + b \cdot D_{1,3}^2 \cdot H$) приведены в табл. 6.5.

Таблица 6.5 – Статистические параметры уравнений зависимости массы структурных частей деревьев ели и березы от их показателя $D_{1,3}^2 \cdot H$

Фракции фитомассы	Символика	Значения коэффициентов		R^2	№ уравнения
		a	b		
Ель					
Ствол	P_c	4,6211	130,6600	0,972	(6.9)
Ветви	P_b	3,0747	48,5630	0,775	(6.10)
Хвоя	P_x	2,7132	18,0010	0,612	(6.11)
Береза					
Ствол	P_c	3,1252	129,0800	0,952	(6.12)
Ветви	P_b	2,0757	54,1390	0,841	(6.13)
Листва	P_x	0,8671	21,0360	0,482	(6.14)

Область применения уравнений (6.9) – (6.14) определяется амплитудой изменения показателя $D_{1,3}^2 \cdot H$ модельных деревьев, который являлся независимым переменным при расчете уравнений. При установлении значений этого показателя у модельных деревьев их диаметр и высота деревьев выражались в одинаковых единицах измерения – в метрах.

Анализируя данные табл. 6.2 и 6.5 можно сделать заключение, что зависимости массы структурных частей деревьев от показателя $D_{1,3}^2 \cdot H$ по тесноте не уступают зависимостям их от диаметра деревьев, а в некоторых случаях и превосходят. Рассчитанные уравнения (6.9) – (6.14) вполне адекватны фактическим данным модельных деревьев и корректно описывают исследуемые связи.

6.2. Динамика запасов надземной фитомассы и депонированного углерода в исследуемых древостоях

С использованием уравнений (6.9) – (6.14) и материалов индивидуального учета деревьев ели и березы в 2002, 2012 и 2022 годах рассчитаны запасы фитомассы древостоев по фракциям в разрезе высотных уровней исследуемого профиля. При этом в каждом конкретном случае для каждого дерева определялся его показатель $D_{1,3}^2 \cdot H$. Результаты расчетов представлены в табл. 6.6

Таблица 6.6 – Запасы фракций надземной фитомассы ели и берёзы на исследуемом профиле

Древесная порода	Высотные уровни	Наземная фитомасса (в числителе кг/га, в знаменателе - %)				
		стволов	крон			общая
			ветвей	хвои	итого	
1	2	3	4	5	6	7
2002						
Ель	1	494,75	280,02	215,25	495,27	990,02
		49,97	28,28	21,74	50,03	100
	2	3507,27	1744,64	1158,08	2902,72	6409,99
		54,72	27,22	18,07	45,28	100
	5	46728,11	18955,52	8867,29	27822,81	74550,92
		62,68	25,43	11,89	37,32	100
Берёза	1	81,85	50,27	20,79	71,06	152,91
		53,53	32,88	13,60	46,47	100
	2	372,93	213,78	87,61	301,39	674,32
		55,30	31,70	12,99	44,70	100
	5	1871,81	828,1	325,17	1153,27	3025,08
		61,88	27,37	10,75	38,12	100
2012						
Ель	1	939,02	462,11	302,41	764,52	1703,54
		55,12	27,13	17,75	44,88	100
	2	7391,83	3686,06	2454,65	6140,71	13532,54
		54,62	27,24	18,14	45,38	100
	5	58605,39	23085	10067,54	33152,54	91757,93
		63,87	25,16	10,97	36,13	100
Берёза	1	222,9	188,33	78,22	266,55	489,45
		45,54	38,48	15,98	54,46	100
	2	1405,69	761,69	309,59	1071,28	2476,97
		56,75	30,75	12,50	43,25	100
	5	2501,7	1097,08	430,06	1527,14	4028,84
		62,09	27,23	10,67	37,91	100
2022						
Ель	1	1398,68	700,81	469,57	1170,38	2569,06
		54,44	27,28	18,28	45,56	100
	2	11085,39	5194,57	3171,17	8365,74	19451,13
		56,99	26,71	16,30	43,01	100
	5	65657,08	25393,79	10561,44	35955,23	101612,31
		64,62	24,99	10,39	35,38	100
Берёза	1	428,41	240,24	98,14	338,38	766,79
		55,87	31,33	12,80	44,13	100
	2	2989,34	1496,02	600,47	2096,49	5085,83
		58,78	29,42	11,81	41,22	100
	5	3363,28	1445,06	564,21	2009,27	5372,55
		62,60	26,90	10,50	37,40	100

Детальный анализ данных, приведенных в табл. 6.6, позволяет констатировать следующее. Древостои, произрастающие на разных высотных уровнях, существенно различаются как по абсолютным значениям запасов надземной фитомассы, так и по соотношениям ее различных фракций. С продвижением в гору запас фитомассы (как и запас стволовой древесины) закономерно уменьшается. Так, по материалам таксации 2022 года общая надземная фитомасса деревьев ели и березы составляет: на первом уровне 3335,9 кг/га, на втором – 24537,0 кг/га (в 7,4 раза больше, чем на первом), на пятом – 106984,9 кг/га (в 4,4 раза больше, чем вторым и в 32,1 раза – чем на первом). Это вполне ожидаемый результат – надземная фитомасса древостоев напрямую зависит от их таксационных показателей (класса бонитета, полноты и возраста). Выявляется, что на исследуемом профиле на каждые 10м высоты над уровнем моря общая надземная фитомасса древостоев уменьшается в среднем на 10,36 т/га.

Доля березы в общей надземной фитомассе древостоев на пятом высотном уровне заметно ниже, чем на вышележащих. Это объясняется очень малым количеством деревьев этой породы на пятом уровне. Появление новых деревьев березы, как отмечалось выше, здесь закончилось еще в середине 30-х годов прошлого столетия и связано это с неблагоприятными условиями для возобновления светлюбивой березы под пологом сомкнутого древостоя. Известно, что береза менее долговечная порода, чем ель и отпад деревьев березы в высоковозрастном насаждении пятого уровня более значителен.

С повышением высотной позиции закономерно увеличивается доля кроновой массы в общей надземной фитомассе древостоев и, соответственно, уменьшается доля стволовой массы. По данным, полученным в 2022 году, в древостоях ели удельный вес фитомассы крон повышается с 35,4% на пятом уровне до 45,6% – на первом, а доля массы стволов, соответственно, понижается с 64,6% до 54,4%. В древостоях березы при переходе от пятого уровня к первому доля кроновой массы увеличивается с 37,4% до 44,1%, а стволовой массы понижается с 62,6% до 55,9%.

С повышением высоты над уровнем моря увеличивается процент хвои/листвы в общем запасе фитомассы крон. Так, по данным таксации 2022 года у ели

охвоенность крон повышается с 29,3% на пятом уровне до 40,1% – на первом. У березы эта закономерность выражена в значительно меньшей степени: доля массы листвы в фитомассе крон при переходе от пятого уровня к первому повышается всего на 0,9% (с 28,1 до 29,0).

Подобные результаты о влиянии высоты над уровнем моря на абсолютные значения и структуру надземной фитомассы древостоев в различных горных районах страны получены и другими исследователями (Григорьев и др., 2012; Гайсин, 2022; Вьюхин, 2025).

Структурно-функциональная специализация ветвей, главным образом, определяется необходимостью развития (в соответствии с условиями среды) и размещения в пространстве (для эффективной работы) ассимиляционного аппарата. Поэтому факторы, являющиеся основными в формировании крон (хвои/листвы), являются таковыми и в формировании ветвей. В этой связи большой необходимости отдельного рассмотрения особенностей формирования фитомассы ветвей нет.

Подобные результаты по изменениям абсолютных значений запасов надземной фитомассы древостоев и соотношений ее различных фракций в зависимости от высоты над уровнем моря, наблюдаются и по материалам таксации 2002 и 2012 годов.

В лесотаксационной литературе имеются сведения о повышении доли кроновой массы и охвоенности крон с ухудшением условий местопроизрастания и уменьшением возраста и густоты древостоев (Луганский, Нагимов, 1994; Нагимов, 2000; и др.). С учетом того, что с увеличением высоты над уровнем моря ухудшаются лесорастительные условия, уменьшаются средний возраст и густота древостоев, можно констатировать, что полученные нами результаты не противоречат имеющимся в литературе данным и логично вписывается в известные в этой области положения.

Анализируя накопление надземной фитомассы древостоев в ретроспективе (за период с 2002 по 2022 годы) можно отметить следующее.

На первом высотном уровне за 20-летний период общая надземная фитомасса деревьев ели и березы повысилась с 1142,9 до 3335,9 кг/га (в 2,9 раза), фитомасса стволовой древесины – с 576,6 до 1827,1 кг/га (в 3,2 раза), фитомасса крон – с 566,3 до 1508,8 кг/га (в 2,7 раза), фитомасса хвои/листвы - с 276,0 до 567,7 кг/га (в 2,1 раза).

На втором уровне увеличение общей надземной фитомассы древостоев и ее составных фракций более значительно, чем на первом. Здесь общая надземная фитомасса повысилась с 7084,3 до 24537,0 кг/га (в 3,5 раза), фитомасса стволовой древесины – с 3880,2 до 14074,7 кг/га (в 3,6 раза), фитомасса крон – с 3204,1 кг/га до 10462,2 кг/га (в 3,3 раза), фитомасса хвои/листвы – с 1245,7 до 3771,6 кг/га (в 3,0 раза).

На пятом высотном уровне за исследуемый период общая надземная фитомасса древостоев и масса ее составных фракций изменились в значительно меньшей степени, чем на втором и первом. На данном уровне общая надземная фитомасса повысилась с 77576,0 до 106984,9 кг/га (в 1,4 раза), фитомасса стволовой древесины – с 48599,9 до 69020,3 кг/га (в 1,4 раза), фитомасса крон – с 28976,1 до 37964,5 кг/га (в 1,3 раза), фитомасса хвои/листвы – с 9192,5 до 11125,7 кг/га (в 1,2 раза).

Таким образом, на всех высотных уровнях за 20-летний период фитомасса стволов в относительном измерении увеличилась на большую величину, чем масса крон и их структурных частей. Основной причиной такого положения является то, что с увеличением возраста древостоев масса стволовой древесины постоянно нарастает, а накопление кроновой массы представляет собой кумулятивный процесс с частичным отпадом.

В целом, представленные материалы свидетельствуют, что за 20-летний период наиболее заметные изменения надземной фитомассы произошли на втором уровне (в бывшем редколесье). Здесь показатели фитомассы повысились в относительном выражении на большую величину, чем на первом и пятом уровнях. Выше (в пятой главе) было показано, что эта закономерность проявляется и в отношении традиционно определяемых показателей древостоев (средних высот,

полноты, запаса и др.) и указаны причины такого положения. Эти причины являются также основными, определяющими особенности накопления надземной фитомассы древостоев на различных высотных уровнях.

Наглядное представление о вкладе древесных пород в накопление общей надземной фитомассы древостоев на исследуемом профиле дают данные, представленные на рис. 6.7.

Материалы, представленные на рис. 6.7 и в табл. 6.6, свидетельствуют, что общая надземная фитомасса древостоев на всех высотных уровнях исследуемого профиля в основном формируется за счет деревьев, ели. Доля деревьев этой породы в общей надземной фитомассе по данным табл. 6.6 варьирует от 77 до 96%. Участие березы в общей фитомассе закономерно уменьшается по мере снижения высотной позиции древостоев. Так, по данным таксации 2022 года удельный вес деревьев березы в общей надземной фитомассе составляет: на первом уровне 23%, на втором – 21% и на пятом – 5%. В 2002 году этот показатель был заметно ниже: на первом уровне 13%, на втором – 9% и на пятом – 4%. Таким образом за 20-летний период в общей надземной фитомассе повысилась доля деревьев березы.

Результаты наших долгосрочных (повторяющихся через 10 лет) исследований позволяют определить не только надземную фитомассу по фракциям, но и ее текущее и среднее (периодическое) изменение.

В табл. 6.7– 6.9 представлены данные о среднем изменении запасов стволовой древесины, ветвей и хвои/листвы по двум периодам (2002-2012 годы и 2012-2022 годы) в разрезе древесных пород и высотных уровней.

Анализ приведенных в этих таблицах материалов позволяет отметить следующее. У ели в первой половине исследуемого периода (с 2002 по 2012 годы) среднее увеличение запасов всех фракций надземной фитомассы выражено в большей степени, чем во второй половине (с 2012 по 2022 годы). Из этой закономерности несколько выпадают только ельники на первом уровне. По березе, наоборот, вторая половина исследуемого периода характеризуется более высоким положительным изменением запасов всех фракций надземной фитомассы.

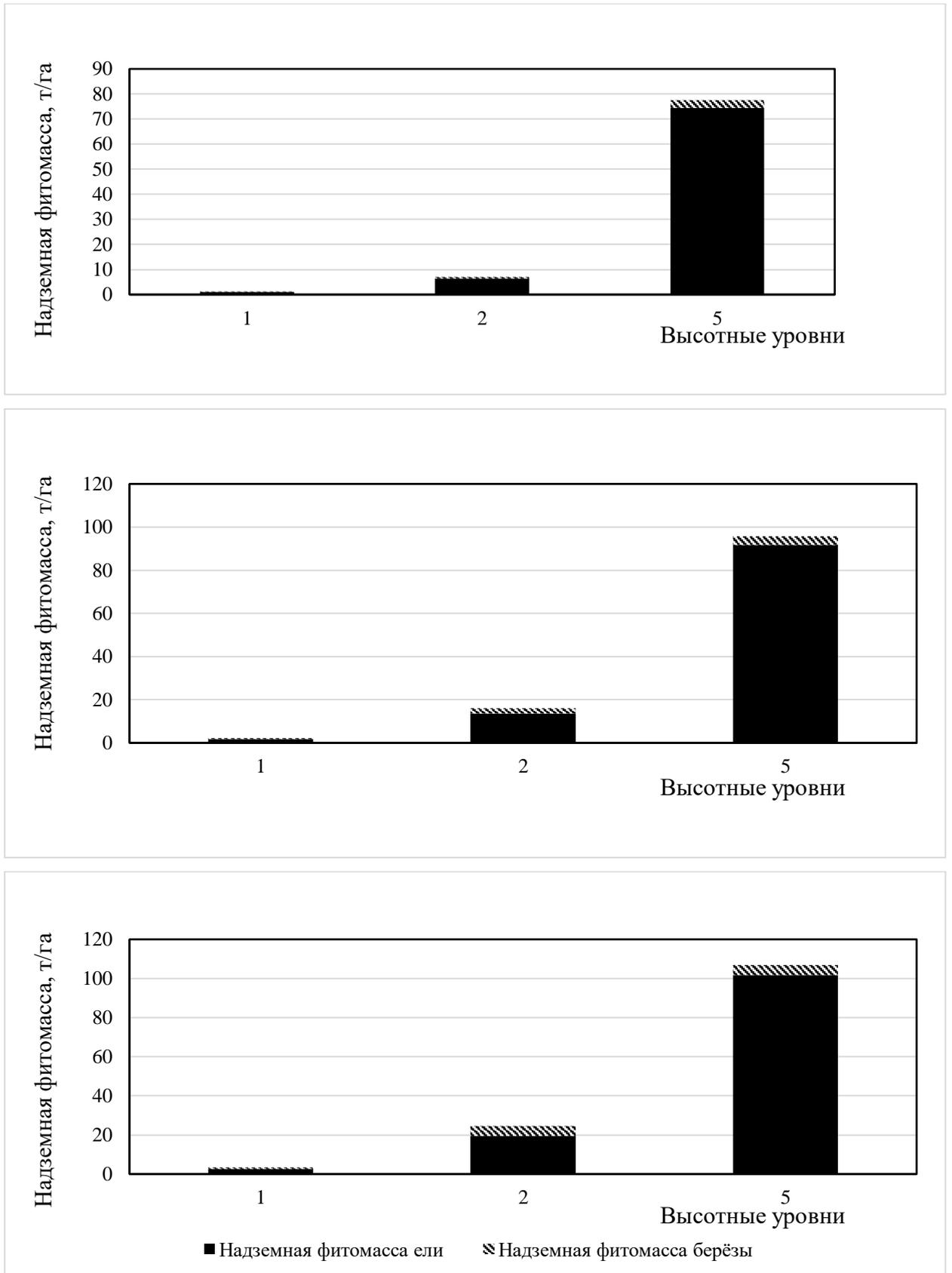


Рисунок 6.7 – Породная структура надземной фитомассы древостоев по высотным уровням и периодам таксации: А - 2002 г.; Б - 2012 г.; В - 2022 г.

Таблица 6.7 – Запасы стволовой фитомассы деревьев ели и березы и их среднее изменение по высотным уровням

Уровни	Запас фитомассы по годам учета, т/га			Среднее изменение запаса, т/га	
	2002 г.	2012 г.	2022 г.	с 2002 по 2012 г.г.	с 2012 по 2022 г.г.
Ель					
1	0,49	0,94	1,40	0,045	0,046
2	3,51	7,39	11,09	0,388	0,370
5	46,73	58,61	65,66	1,188	0,705
Береза					
1	0,08	0,22	0,43	0,014	0,021
2	0,37	1,41	2,99	0,104	0,158
5	1,87	2,50	3,36	0,063	0,086

Таблица 6.8 – Запасы фитомассы ветвей деревьев ели и березы и их среднее изменение по высотным уровням

Уровни	Запас фитомассы по годам учета, т/га			Среднее изменение запаса, т/га	
	2002 г.	2012 г.	2022 г.	с 2002 по 2012 г.г.	с 2012 по 2022 г.г.
Ель					
1	0,28	0,46	0,70	0,018	0,024
2	1,74	3,69	5,19	0,195	0,150
5	18,96	23,09	25,39	0,413	0,230
Береза					
1	0,05	0,19	0,24	0,014	0,005
2	0,21	0,76	1,50	0,055	0,074
5	0,83	1,10	1,45	0,027	0,035

Таблица 6.9 – Запасы хвои/листвы деревьев ели и березы и их среднее изменение по высотным уровням

Уровни	Запас фитомассы по годам учета, т/га			Среднее изменение запаса, т/га	
	2002 г.	2012 г.	2022 г.	с 2002 по 2012 г.г.	с 2012 по 2022 г.г.
Ель					
1	0,22	0,30	0,47	0,008	0,017
2	1,16	2,45	3,17	0,129	0,072
5	8,87	10,07	10,56	0,120	0,049
Береза					
1	0,02	0,08	0,10	0,006	0,002
2	0,09	0,31	0,60	0,022	0,029
5	0,33	0,43	0,56	0,010	0,013

Указанные особенности изменения запасов фракций надземной фитомассы древостоев за исследуемый период объясняются отмеченными выше особенностями формирования и роста деревьев ели и березы на профиле.

Изменение запасов общей надземной фитомассы древостоев ели и березы по двум периодам (2002-2012 годы и 2012-2022 годы) в разрезе высотных уровней показано в табл. 6.10.

Таблица 6.10 – Запасы общей надземной фитомассы деревьев ели и березы и их среднее изменение по высотным уровням

Высотные уровни	Запас фитомассы по годам учета, т/га			Среднее изменение запаса, т/га	
	2002 г.	2012 г.	2022 г.	с 2002 по 2012 г.г.	с 2012 по 2022 г.г.
Ель					
1	0,99	1,70	2,57	0,071	0,087
2	6,41	13,53	19,45	0,712	0,592
5	74,55	91,76	101,61	1,721	0,985
Береза					
1	0,15	0,49	0,77	0,034	0,028
2	0,67	2,48	5,09	0,181	0,261
5	3,03	4,03	5,37	0,100	0,134
Ель+береза					
1	1,14	2,19	3,34	0,105	0,115
2	7,08	16,01	24,54	0,893	0,853
5	77,58	95,79	106,98	1,821	1,119

Из данных табл. 6.10 видно, что интенсивность изменения (увеличения) запаса надземной фитомассы ели выше в первой половине исследуемого периода, а у березы – во второй половине. Изменение общей надземной фитомассы (ели и березы) имеет аналогичный характер с елью – преобладающей породой, что вполне логично. Существенное уменьшение (в 1,6 раза) во второй половине исследуемого периода интенсивности накопления надземной фитомассы древостоями пятого уровня по сравнению с древостоями первого и второго, на наш взгляд, объясняется значительным увеличением среднего возраста сомкнутых древостоев пятого уровня. Как было показано выше, за исследуемый период средний возраст древостоев заметно увеличился только на пятом уровне. Уменьшение интенсивности ростовых процессов в древостоях после достижения возраста

количественной спелости (как в нашем случае) с дальнейшим увеличением возраста в лесотаксационной литературе является известным фактором (Анучин, 1982; Шевелев, Кузьмичев, 2003; Верхунов, Черных, 2009; и др.).

На современном этапе в ранг критериев устойчивого управления лесами введено использование лесных экосистем как резервуаров для стока углерода (Курбанов, 2002). В литературе отмечается, что углерод депонирующий потенциал наших лесов огромен и он может принести нашей стране значительные дивиденды как экологического, так и экономического характера (Курбанов, 2002; Вараксин и др., 2008; Швиденко и др., 2020).

Полученные нами материалы могут служить основой для определения запасов депонированного исследуемыми древостоями углерода. Разница в запасах, полученных в 2002, 2012 и 2022 годах, позволяет оценить их углерод депонирующую работу. Такой прием при установлении углерод депонирующей способности лесных насаждений является вполне обоснованным и приемлемым (Швиденко, Нильссон, 1997; Рожков, 2011; Малышева и др., 2017; Уразов, 2026). На современном этапе большинство исследователей запасы углерода в древостоях определяют по фитомассе растений в абсолютно сухом состоянии с применением специальных коэффициентов (Стаканов и др., 1994).

По имеющимся в специальной литературе сведениям в различных фракциях фитомассы деревьев содержание углерода колеблется от 0,45 до 0,53 (Бобкова, Тужилкина, 2001; Кузнецов Бобкова, 2014; и др.). Ряд авторов при установлении содержания углерода в фитомассе корней, ветвей и стволов используют коэффициент 0,5 (Стаканов и др., 1994; Курбанов, 2002; Вьюхин, 2025; Уразов и др., 2026; и др.). С целью перевода абсолютно сухой фитомасс хвой (листвы) в запасы углерода некоторые авторы используют коэффициент 0,5 (Birdsey, 1992; Стаканов и др., 1994; Уразов и др., 2026; и др.), другие – коэффициент 0,45 (Кобак, 1988; Вьюхин, 2025; и др.).

В настоящих исследованиях при оценке запасов углерода в фитомассе стволовой древесины нами использовался коэффициент 0,5, а в фитомассе хвой

(листвы) – 0,45. Результаты проведенных в этом направлении исследований приведены в табл. 6.11.

Таблица 6.11 – Запасы депонированного углерода в исследуемых древостоях и их изменения по высотным уровням и периодам исследования

Высотные уровни	Запас углерода в древостоях, т/га			Среднее изменение запаса углерода, т/га	
	2002 г.	2012 г.	2022 г.	с 2002 по 2012 г.г.	с 2012 по 2022 г.г.
1	0,558	1,076	1,642	0,049	0,057
2	3,478	7,867	12,085	0,439	0,422
5	38,335	47,375	52,934	0,904	0,556

Следует отметить, что накопление запасов углерода и их изменения в зависимости от высотных уровней и периодов исследования характеризуются теми же особенностями, которые отмечались выше в отношении запасов надземной фитомассы. Это обусловлено методикой расчета содержания углерода в фитомассе.

Запас депонированного в фитомассе древостоев углерода за 20-летний период составил: на первом высотном уровне 1,084 т/га, на втором – 8,607 т/га, на пятом – 14,599 т/га. Средний годичный запас депонированного углерода закономерно уменьшается при продвижении от пятого высотного уровня к первому: за период с 2002 по 2012 годы с 0,904 до 0,049 т/га, а за период с 2012 по 2022 годы – с 0,556 до 0,057 т/га

Вызывает определенный интерес сопоставление полученных нами данных с соответствующими материалами, имеющимися в специальной литературе. По данным В. А. Усольцева (2018) депонирование углерода за один год в таежных лесах Пермского края за период с 1988 по 2007 гг. равнялось 0,46 т/ га. Этот показатель в лесостепной зоне Оренбургской области за период с 1983 по 2007 гг. составил 0,58 т/га (Усольцев и др., 2021).

Несколько другие результаты В. А. Усольцевым получены в насаждениях Среднего Урала (Усольцев, 2018). По данным этого исследователя при изменении возраста с 20 до 60 лет годичное депонирование углерода в среднем составило: в искусственных насаждениях сосны 1,47 т/га, в естественных сосняках – 0,77 т/га, а в естественных насаждениях ели сибирской – 1,05 т/га.

В специальной литературе нам не удалось обнаружить данные по продукционной способности ельников с близкими по таксационной характеристике (классу бонитета, полноте и возрасту) к исследуемым нами древостоям. Это не позволяет проводить объективную оценку углерод депонирующей работы высокогорных ельников. Тем не менее можно отметить, что полученные нами данные по годовичному депонированию углерода заметно ниже данных, приведенных в специальной литературе для естественных ельников. Это объясняется низкой производительностью (классом бонитета) исследуемых древостоев, а на первом и втором уровнях – еще и низкой их полнотой.

Темпы депонирования углерода в фитомассе древостоев во второй половине исследуемого периода по сравнению с первой на первом высотном уровне выше (0,057 т/га против 0,049 т/га), а на пятом, наоборот, заметно ниже (0,556 т/га против 0,904 т/га). На втором высотном уровне они в первой и во второй половинах периода примерно одинаковы (соответственно, 0,439 т/га и 0,422 т/га). Эти данные свидетельствуют, что на протяжении исследуемого периода (с 2002 по 2022 годы) интенсивность депонирования углерода в надземной фитомассе древостоев на первом уровне закономерно возрастает, на втором находится примерно на одном уровне, а на пятом заметно снижается. Такое положение объясняется отмеченными выше особенностями формирования и роста древостоев на высотных уровнях, в частности, постоянным пополнением (на первом и втором уровнях) древостоев молодыми поколениями деревьев и увеличением их полноты.

В целом, особенности формирования надземной фитомассы в исследуемых абсолютно разновозрастных древостоях характеризуются принципиальным сходством с известными в специальной литературе положениями при вполне логичном количественном расхождении абсолютных и относительных показателей.

Полученные материалы могут быть полезны для оценки и прогноза биосферной роли (в частности, углеродного бюджета) лесных насаждений, формирующихся на ранее безлесных территориях горной тундры в результате современных изменений климата.

Выводы

Представленные в главе материалы позволяют сделать следующие выводы и обобщения.

В разновозрастных высокогорных древостоях, как и в одновозрастных, выявляются закономерные связи между надземной фитомассой (и ее отдельными фракциями) деревьев ели и березы и их таксационным диаметром, которые корректно выражаются аллометрической функцией. Причем, и у ели, и у березы наибольшей теснотой характеризуется связь массы стволов от диаметра деревьев, а наименьшей – связь массы хвои/листвы от этого показателя. Связь массы ветвей от диаметра деревьев по тесноте занимает промежуточное положение. Такое положение объясняется различной степенью варьирования разных фракций надземной фитомассы.

Результаты исследований подтверждают известное в специальной литературе положение о преобладании в надземной фитомассе деревьев массы органов, длительно накапливающих органическое вещество – стволов и ветвей. Причем и у ели, и у березы с увеличением диаметра деревьев удельный вес стволовой массы возрастает, а хвои (листвы) и ветвей, наоборот, уменьшается. Отмеченное изменение структуры надземной фитомассы по мере возрастания толщины стволов, отличается от данных, полученных в одновозрастных насаждениях, и объясняется высокой разновозрастностью модельных деревьев, использованных при разработке уравнений. С увеличением толщины деревьев закономерно уменьшается охвоенность крон ели (с 47,5 до 28,7%) и облиственность крон березы (с 32,4 до 23,6%). Эти данные согласуются с имеющимися в специальной литературе материалами.

При оценке надземной фитомассы древостоев, произрастающих на разных высотных уровнях, с использованием общих уравнений более корректным и обоснованным является применение в них в качестве независимой переменной не диаметра на высоте груди, а комбинацию этого показателя с высотой в виде $D_{1,3}^2 \cdot H$. Это связано с уменьшением высоты деревьев одинакового диаметра по мере продвижения в гору, приводящее к уменьшению их объема, а, следовательно, и

массы ствола. В тоже время связи фракций надземной фитомассы с показателем $D_{1,3}^2 * H$ характеризуются высокой теснотой и носят прямолинейный характер.

Древостои, произрастающие на разных высотных уровнях, существенно различаются как по абсолютным значениям запасов надземной фитомассы, так и по соотношениям ее различных фракций. С продвижением в гору запас фитомассы (как и запас стволовой древесины) закономерно уменьшается. Так, по материалам таксации 2022 года общая надземная фитомасса деревьев ели и березы составляет: на первом уровне 3335,9 кг/га, на втором – 24537,0 кг/га (в 7,4 раза больше, чем на первом), на пятом – 106984,9 кг/га (в 4,4 раза больше, чем вторым и в 32,1 раза – чем на первом). Выявляется, что на исследуемом профиле на каждые 10 м высоты над уровнем моря общая надземная фитомасса древостоев уменьшается в среднем на 10,36 т/га.

Доля березы в общей надземной фитомассе древостоев на пятом высотном уровне заметно ниже, чем на вышележащих. Это связано очень малым количеством деревьев этой породы на пятом уровне из-за неблагоприятных условий для возобновления и более интенсивного отпада менее долговечной и более светолюбивой березы в высоковозрастном и высокополнотном насаждении.

С повышением высоты над уровнем моря закономерно увеличивается доля кроновой массы в общей надземной фитомассе древостоев и, соответственно, уменьшается доля стволовой массы, а также процент хвои/листвы в общем запасе фитомассы крон. Данное положение объясняется ухудшением условий местопроизрастания и уменьшением возраста древостоев с повышением их высотной позиции.

Общая надземная фитомасса деревьев ели и березы за период с 2002 по 2022 годы повысилась: на первом высотном уровне с 1142,9 до 3335,9 кг/га (в 2,9 раза), на втором – 7084,3 до 24537,0 кг/га (в 3,5 раза) и на пятом – с 77576,0 до 106984,9 кг/га (в 1,4 раза). Таким образом, за 20-летний период наиболее заметные изменения надземной фитомассы произошли на втором уровне (в бывшем редколесье). Здесь показатели фитомассы повысились в относительном выражении на большую величину, чем на первом и пятом уровнях. Это объясняется тем, что

древостои на втором уровне находятся в более лучших экологических условиях, чем на первом и имеют заметно меньший возраст, чем на пятом.

Общая надземная фитомасса древостоев на всех высотных уровнях исследуемого профиля в основном формируется за счет деревьев ели. Доля деревьев этой породы в общей надземной фитомассе варьирует от 77 до 96%. За последние 20 лет произошло некоторое повышение доли березы

У ели в первой половине исследуемого периода (с 2002 по 2012 годы) среднее увеличение запасов надземной фитомассы и всех ее фракций выражено в большей степени, чем во второй половине (с 2012 по 2022 годы). По березе, наоборот, вторая половина исследуемого периода характеризуется более высоким положительным изменением запасов всех фракций надземной фитомассы. Указанные особенности изменения запасов надземной фитомассы древостоев за исследуемый период объясняются отмеченными выше особенностями формирования и роста деревьев ели и березы на профиле. Существенное уменьшение (в 1,6 раза) во второй половине исследуемого периода интенсивности накопления надземной фитомассы древостоями пятого уровня по сравнению с древостоями первого и второго, объясняется значительным увеличением среднего возраста сомкнутых древостоев пятого уровня. Как было показано выше, за исследуемый период средний возраст древостоев заметно увеличился только на пятом уровне.

Запас депонированного в фитомассе древостоев углерода за 20-летний период составил: на первом высотном уровне 1,084 т/га, на втором – 8,607 т/га, на пятом – 14,599 т/га. Причем на протяжении этого периода интенсивность депонирования углерода на первом уровне закономерно возрастает, на втором находится примерно на одном уровне, а на пятом заметно снижается.

В целом, особенности формирования надземной фитомассы в исследуемых абсолютно разновозрастных древостоях характеризуются принципиальным сходством с известными в специальной литературе положениями при вполне логичном количественном расхождении абсолютных и относительных показателей.

Результаты исследований свидетельствуют о наблюдающейся в настоящее

время пространственно-временной трансформации вертикальной поясности лесной растительности, инициированной современными изменениями климата.

Заключение

Результаты выполненных исследований позволяют сделать следующие выводы и обобщения.

В древостоях, произрастающих на юго-западном склоне горы Малый Ирмель, основной породой является ель. Она в настоящее время доминирует на всех высотных уровнях и нет основания полагать, что уступит свои позиции в перспективе.

Начало лесовозобновительного процесса, определяемое по возрасту ныне растущих деревьев, тесно связано с высотой над уровнем моря. С поднятием в гору оно сдвигается на более поздние периоды: на пятом уровне начало процесса датируется 1875 годом, на третьем – 1890 годом, а на первом и втором – 1920 годом. Приведенные данные свидетельствуют о продвижении верхней границы леса выше в горы. Это связано с улучшением климатической обстановки в течение последнего столетия.

Лесовозобновительный процесс на всех четырех высотных уровнях существенно растянут во времени (на 80-120 лет). Причем его интенсивность в разные периоды времени может быть различной. Обнаруживаются периоды как с высокими показателями возобновления, так и с низкими и даже с его отсутствием. Растянутость во времени и пульсирующий характер лесовозобновления обусловлены экстремальными экологическими и лесорастительными условиями, при которых появление, выживание всходов и успешный рост подроста возможны лишь в отдельные, благоприятные (оптимальные) периоды, следующие за семенными годами.

С увеличением высоты над уровнем моря повышается интенсивность возобновления ели в последние десятилетия и существенно уменьшается средний возраст древостоев. На пятом высотном уровне (в сомкнутом древостое) на лесовозобновление сдерживающее влияние оказывают густота и сомкнутость полога сформировавшихся древостоев. На всех высотных уровнях профиля последние этапы лесовозобновления (на первом уровне с 1980 года, на втором – с

1985, на третьем – с 2000 года и на пятом – с 1935 года) характеризуются исключительно появлением ели.

За 20-летний период (с 2002 по 2022 годы) на первом и втором уровнях у ели в связи с продолжающимся лесовозобновлением и появлением новых, молодых поколений деревьев, диапазон варьирования возраста увеличивается, а среднее значение этого показателя практически не изменяется. На пятом уровне, на котором появление новых деревьев закончилось еще в середине 70-х годов прошлого столетия, наоборот, этот диапазон уменьшается, а средний возраст увеличивается на 19 лет (почти на величину исследуемого периода).

Исследуемые древостои всех высотных уровней характеризуются высокой вариацией возраста деревьев. Уровень изменчивости по шкале С. А. Мамаева идентифицируется в трех случаях как очень высокий в шести – как высокий, еще в шести – как повышенный и в трех – как средний. При прочих равных условиях (близких таксационных характеристиках) исследуемые ельники характеризуются большей дифференциацией деревьев по возрасту и большей амплитудой разновозрастности, чем в равнинных лесах. Причем варьирование возраста деревьев теневыносливой ели заметно выше, чем возраста деревьев светолюбивой березы.

Высотные уровни, характеризующиеся повышением интенсивности лесовозобновления в последние десятилетия (редколесья и редины), в которых наблюдается естественное расширение диапазона изменения возраста деревьев и усложнение возрастной структуры древостоев, отличаются большей дифференциацией деревьев по возрасту, а ряды распределения возраста на этих уровнях характеризуются резко выраженной положительной асимметрией и положительным эксцессом. В ниже расположенном сомкнутом насаждении указанные ряды отличаются не существенной асимметрией (близкой к 0) и отрицательным эксцессом.

В исследуемом экотоне согласно схеме типов возрастной структуры древостоев Г. Е. Комина имеют распространение циклично- и ступенчато-разновозрастные насаждения, сложенные из нескольких морфологически

невыраженных поколений леса. Причем насаждения на третьем и пятом высотном уровнях можно отнести к циклично-разновозрастным, а на первом и втором – к ступенчато-разновозрастным.

В целом, вслед за исследователями высокогорных лесов в других районах страны можно сделать вывод, что в исследуемых разновозрастных насаждениях с морфологически не выраженными поколениями леса и очень низкими параметрами роста, при лесоучетных работах наиболее обоснованной является синтетическая (общая) оценка разновозрастных древостоев в пределах объективно выделяемых в ЭВГДР поясов древесной растительности (редин, редколесий).

В абсолютно разновозрастных древостоях, состоящих из нескольких поколений леса, определение у всех деревьев помимо размерных показателей (диаметра и высоты) их возраста, позволяет корректно оценить возрастную динамику этих показателей. На одних и тех же высотных уровнях зависимость диаметра и высоты деревьев от возраста в разные учетные годы имеют одинаковый характер, что позволяет изучать ход роста древостоев по этим показателям на основе объединенных массив данных, полученных в разные годы.

Ход роста исследуемых древостоев по высоте и диаметру корректно описываются функциями Мичерлиха и Корсуня, которые относятся к S-образным кривым, выражающим большой период роста – от возникновения растений до их отмирания.

Возрастная динамика высоты и диаметра специфична для каждой породы. У древостоев одной и той же породы она существенно отличается по высотным уровням профиля. При одинаковом возрасте средняя высота ели закономерно повышается с понижением высоты над уровнем моря. Имеющиеся незначительные отклонения от этой закономерности наблюдаются только в молодом возрасте (до 30 лет) и, видимо, связаны с особенностями выборки.

Наибольшими значениями среднего диаметра до 70-летнего возраста характеризуются ельники на втором высотном уровне. После 70 лет преимущество по этому показателю переходит к древостоям пятого уровня. Отставание древостоев пятого уровня от древостоев второго и даже первого уровней в более

молодом возрасте, объясняется сдерживающим влиянием густоты сомкнутого насаждения на рост деревьев по диаметру. Таким образом, можно сделать предположение, что в интенсивности роста деревьев по диаметру ухудшение лесорастительных условий по мере продвижения в гору в значительной мере компенсируется снижением густоты древостоев в этом направлении. Изменения хода роста по высоте и диаметру березовых древостоев, обусловленные высотой над уровнем моря, имеют тенденции, характерные для древостоев ели.

Сопоставление роста ели и березы при их совместном произрастании показывает, что ель на первом высотном уровне по средней высоте заметно превосходит березу, а на втором уровне уступает ей по этому показателю. На пятом уровне ель и береза в молодом возрасте растут по высоте примерно одинаковыми темпами, в более старшем возрасте ель по высоте имеет небольшое преимущество над березой. По среднему диаметру на всех трех высотных уровнях при одинаковом возрасте береза уступает ели. Особенно существенны различия по этому показателю между березой и елью на первом высотном уровне. Здесь диаметр ели в разы больше, чем у березы. В целом, на первом высотном уровне, характеризующимся наиболее жесткими лесорастительными условиями (в первую очередь температурным режимом воздуха и почвы), менее зимостойкая и морозоустойчивая береза растет намного хуже, чем ель.

Зависимость среднего периодического прироста по высоте и по диаметру от возраста и у ели, и у березы характеризуется колоколообразной кривой с точкой перегиба. Возраст кульминации этого прироста у ели по высоте (35-45 лет), несколько ниже, чем по диаметру (40-65). У березы наблюдается такая же динамика: прирост по высоте кульминирует в 30-35 лет, а по диаметру – в 40-80 лет. Для возрастного изменения среднего общего прироста и высоте и по диаметру характерна аналогичная картина с некоторым сдвигом максимальных значений во времени.

С повышением высоты над уровнем моря закономерно снижаются средняя высота, абсолютная и относительная полнота и запас древесного яруса. Уменьшение полноты и запаса яруса по мере продвижения в гору объясняется как

уменьшением размеров деревьев в этом направлении, так и сокращением их количества на единице площади. Древостои на первом и втором уровнях характеризуются практически одинаковым составом. На пятом уровне доля участия березы в составе заметно ниже, чем на вышележащих уровнях. Это объясняется очень малым количеством деревьев этой породы на пятом уровне. Появление новых деревьев березы здесь закончилось еще в середине 30-х годов прошлого столетия и связано это с неблагоприятными условиями для возобновления светолюбивой березы под пологом сомкнутого древостоя.

За период с 2002 по 2022 годы наиболее заметные изменения в таксационной характеристике древостоев произошли на втором уровне (в бывшем редколесье). Здесь основные таксационные показатели древостоев повысились в относительном выражении на большую величину, чем на первом и пятом уровнях. По сравнению со вторым уровнем низкие темпы прироста показателей древостоев на первом уровне в основном обусловлены более жесткими экологическими условиями, а на пятом – высоким средним возрастом древостоев.

Древесная растительность на втором высотном уровне, протаксированная в 2002 году как редколесье, в настоящее время представляет собой сформировавшееся лесное насаждение с достаточно высокой полнотой.

В разновозрастных высокогорных древостоях, как и в одновозрастных, выявляются закономерные связи между надземной фитомассой (и ее отдельными фракциями) деревьев ели и березы и их таксационным диаметром, которые корректно выражаются аллометрической функцией. Причем, и у ели, и у березы наибольшей теснотой характеризуется связь массы стволов от диаметра деревьев, а наименьшей – связь массы хвои/листвы от этого показателя. Связь массы ветвей от диаметра деревьев по тесноте занимает промежуточное положение. Такое положение объясняется различной степенью варьирования разных фракций надземной фитомассы.

Результаты исследований подтверждают известное в специальной литературе положение о преобладании в надземной фитомассе деревьев массы органов,

длительно накапливающих органическое вещество – стволов и ветвей. Причем и у ели, и у березы с увеличением диаметра деревьев удельный вес стволовой массы возрастает, а хвои (листвы) и ветвей, наоборот, уменьшается. Отмеченное изменение структуры надземной фитомассы по мере возрастания толщины стволов, отличается от данных, полученных в одновозрастных насаждениях, и объясняется высокой разновозрастностью модельных деревьев, использованных при разработке уравнений. С увеличением толщины деревьев закономерно уменьшается охвоенность крон ели (с 47,5 до 28,7%) и облиственность крон березы (с 32,4 до 23,6%). Эти данные согласуются с имеющимися в специальной литературе материалами.

При оценке надземной фитомассы древостоев, произрастающих на разных высотных уровнях, с использованием общих уравнений более корректным и обоснованным является применение в них в качестве независимой переменной не диаметра на высоте груди, а комбинацию этого показателя с высотой в виде $D_{1,3}^2 * H$. Это связано с уменьшением высоты деревьев одинакового диаметра по мере продвижения в гору, приводящее к уменьшению их объема, а, следовательно, и массы ствола. В тоже время связи фракций надземной фитомассы с показателем $D_{1,3}^2 * H$ характеризуются высокой теснотой и носят прямолинейный характер.

Древостои, произрастающие на разных высотных уровнях, существенно различаются как по абсолютным значениям запасов надземной фитомассы, так и по соотношениям ее различных фракций. С продвижением в гору запас фитомассы (как и запас стволовой древесины) закономерно уменьшается. Так, по материалам таксации 2022 года общая надземная фитомасса деревьев ели и березы составляет: на первом уровне 3335,9 кг/га, на втором – 24537,0 кг/га (в 7,4 раза больше, чем на первом), на пятом – 106984,9 кг/га (в 4,4 раза больше, чем вторым и в 32,1 раза – чем на первом). Выявляется, что на исследуемом профиле на каждые 10 м высоты над уровнем моря общая надземная фитомасса древостоев уменьшается в среднем на 10,36 т/га.

Доля березы в общей надземной фитомассе древостоев на пятом высотном уровне заметно ниже, чем на вышележащих. Это связано очень малым количеством

деревьев этой породы на пятом уровне из-за неблагоприятных условий для возобновления и более интенсивного отпада менее долговечной и более светолюбивой березы в высоковозрастном и высокополнотном насаждении.

С повышением высоты над уровнем моря закономерно увеличивается доля кроновой массы в общей надземной фитомассе древостоев и, соответственно, уменьшается доля стволовой массы, а также процент хвои/листвы в общем запасе фитомассы крон. Данное положение объясняется ухудшением условий местопроизрастания и уменьшением возраста древостоев с повышением их высотной позиции.

Общая надземная фитомасса деревьев ели и березы за период с 2002 по 2022 годы повысилась: на первом высотном уровне с 1142,9 до 3335,9 кг/га (в 2,9 раза), на втором – 7084,3 до 24537,0 кг/га (в 3,5 раза) и на пятом – с 77576,0 до 106984,9 кг/га (в 1,4 раза). Таким образом, за 20-летний период наиболее заметные изменения надземной фитомассы произошли на втором уровне (в бывшем редколесье). Здесь показатели фитомассы повысились в относительном выражении на большую величину, чем на первом и пятом уровнях. Это объясняется тем, что древостои на втором уровне находятся в более лучших экологических условиях, чем на первом и имеют заметно меньший возраст, чем на пятом.

Общая надземная фитомасса древостоев на всех высотных уровнях исследуемого профиля в основном формируется за счет деревьев ели. Доля деревьев этой породы в общей надземной фитомассе варьирует от 77 до 96%. За последние 20 лет произошло некоторое повышение доли березы

У ели в первой половине исследуемого периода (с 2002 по 2012 годы) среднее увеличение запасов надземной фитомассы и всех ее фракций выражено в большей степени, чем во второй половине (с 2012 по 2022 годы). По березе, наоборот, вторая половина исследуемого периода характеризуется более высоким положительным изменением запасов всех фракций надземной фитомассы. Указанные особенности изменения запасов надземной фитомассы древостоев за исследуемый период объясняются отмеченными выше особенностями формирования и роста деревьев ели и березы на профиле. Существенное уменьшение (в 1,6 раза) во второй

половине исследуемого периода интенсивности накопления надземной фитомассы древостоями пятого уровня по сравнению с древостоями первого и второго, объясняется значительным увеличением среднего возраста сомкнутых древостоев пятого уровня. Как было показано выше, за исследуемый период средний возраст древостоев заметно увеличился только на пятом уровне.

Запас депонированного в фитомассе древостоев углерода за 20-летний период составил: на первом высотном уровне 1,084 т/га, на втором – 8,607 т/га, на пятом – 14,599 т/га. Причем на протяжении этого периода интенсивность депонирования углерода на первом уровне закономерно возрастает, на втором находится примерно на одном уровне, а на пятом заметно снижается. Такое положение объясняется отмеченными выше особенностями формирования и роста древостоев на высотных уровнях.

В целом, особенности формирования надземной фитомассы в исследуемых абсолютно разновозрастных древостоях характеризуются принципиальным сходством с известными в специальной литературе положениями при вполне логичном количественном расхождении абсолютных и относительных показателей.

Результаты исследований свидетельствуют о наблюдающейся в настоящее время пространственно-временной трансформации вертикальной поясности лесной растительности в горах Южного Урала, инициированной современными изменениями климата.

Практическое значение работы.

Для использования в практической и научно-исследовательской деятельности оформлены и рекомендуются следующие результаты работы:

- установленные типы возрастной структуры сформировавшихся в высокогорьях древостоев;
- объемы выборок для определения среднего возраста разновозрастных древостоев с заданной точностью;
- уравнения и таблицы возрастной динамики высот и диаметров деревьев ели и березы;

- уравнения зависимости видовой высоты от высоты древостоев ели и березы;
- таблицы таксационной характеристики древостоев, занимающих различное высотное положение в высокогорьях;
- уравнения и таблицы для оценки фракций надземной фитомассы деревьев ели и березы по диаметру деревьев на высоте груди;
- таблицы запасов фракций надземной фитомассы древостоев ели и березы и их текущих и средних изменений в разрезе высотных уровней;
- таблицы запасов депонированного углерода в фитомассе древостоев на различных высотных уровнях.

В целом, полученные материалы могут успешно применять при проведении лесоучетных и научно-исследовательских работ, оценке пространственно-временной динамики древесной растительности и определении бюджета углерода в лесах региона.

Список литературы

Абатуров, Ю. Д. Краткая характеристика почв основных типов леса Ильменского государственного заповедника / Ю. Д. Абатуров // Труды Института биологии УФАН СССР. – Свердловск, 1961. – Вып. 25. – С. 15-25.

Автухович, Е. В. Метод определения текущего прироста запаса древостоев без взятия модельных деревьев / Е. В. Автухович // Моделирование и контроль производительности древостоев : сборник научных трудов Литовской сельскохозяйственной академии. – Каунас, 1983. – С. 29-30.

Аглиуллин, Ф. В. Изучение строения, роста и товарности хвойных древостоев Татарской АССР : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Аглиуллин Фарид Вазыхович. – Ленинград, 1970. – 23 с.

Адаменко, М. Ф. Реконструкция динамики термического режима летних месяцев на территории Горного Алтая в XIV-XX вв. / М. Ф. Адаменко // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск, 1986. – С. 110-114.

Алексеев, В. И. Таблицы массы фракций деревьев главнейших лесообразующих пород: сосны, ели, березы и осины / В. И. Алексеев, А. И. Уткин // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – Москва : Наука, 1982. – С. 237-240.

Алисов, Б. П. Климат СССР / Б. П. Алисов. – Москва : Изд-во МГУ, 1956. 128 с.

Антанайтис, В. В. Законы, закономерности роста и строения древостоев / В. В. Антанайтис, А. П. Тябера, Я. А. Шяптяене. – Каунас : Литовская сельскохозяйственная академия, 1986. – 157 с.

Антанайтис, В. В. Изучение роста древостоев на экологической основе / В. В. Антанайтис // Закономерности роста и производительности древостоев : тезисы докладов научной конференции. – Каунас, 1985. – С. 11-14.

Антанайтис, В. В. Стандартизация в области древесного прироста / В. В. Антанайтис, Р. Жадейкис. – Каунас : Литовская сельскохозяйственная академия, 1977. – 103 с.

Анучин, Н. П. Лесная таксация : учебник для лесных вузов / Н. П. Анучин. – 5-е изд., доп. – Москва : Лесная промышленность, 1982. – 552 с.

Аткин, А. С. Закономерности формирования органической массы в лесных сообществах : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук : 06.03.03 / Аткин Александр Семенович. – Екатеринбург, 1994. – 40 с.

Аткин, А. С. О точности учета различных фракций фитомассы в сосновых молодняках / А. С. Аткин // Леса и древесные породы Северного Казахстана. – Ленинград : Наука, 1974. – С. 57-62.

Аткин, А. С. Фитомасса и обмен веществ в сосновых лесах / А. С. Аткин. – Красноярск : Институт леса и древесины СО АН СССР, 1984. – 135 с.

Атрощенко, О. А. Система моделирования и прогноза роста древостоев : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Атрощенко Олег Александрович. – Киев, 1986. – 34 с.

Бабенко, Т. С. Закономерности роста деревьев и древостоев ели сибирской в высокогорьях Южного Урала (на примере г. Малый Ирмель) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Бабенко Татьяна Сергеевна. – Екатеринбург, 2006. – 23 с.

Бабенко, Т. С. Закономерности роста деревьев и древостоев ели сибирской в высокогорьях Южного Урала : (на примере г. Малый Ирмель) / Т. С. Бабенко, З. Я. Нагимов, П. А. Моисеев. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2008. – 126 с.

Бакаева, З. М. Оценка бюджета углерода лесов Ингушетии по данным актуализации учета лесного фонда / З. М. Бакаева, Д. Г. Замолотчиков // Лесоведение. – 2008. – № 3. – С. 66-70.

Бартыш, А. А. Закономерности формирования древостоев на верхней границе леса в условиях современного изменения климата (на примере Тылайско-Конжаковско-Серебрянского горного массива) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук

наук : 06.03.02 / Бартыш Александр Александрович. – Екатеринбург, 2008. – 23 с.

Биржов, А. В. Формирование надземной фитомассы культур сосны в суббореальных лесорастительных условиях района хвойно-широколиственных (смешанных) лесов (на примере Брянского лесного массива) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.01 / Биржов Андрей Владимирович. – Брянск, 2009. – 20 с.

Бобкова, К. С. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера / К. С. Бобкова, В. В. Тужилкина // Экология. – 2001. – № 1. – С. 69-74.

Богословская, О. А. Запасы углерода в насаждениях некоторых экотонных и на лесопокрытых площадях Уральского региона : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Богословская Ольга Анатольевна. – Екатеринбург, 2005. – 22 с.

Будыко, М. И. Эмпирические оценки изменения климата к концу XX столетия / М. И. Будыко, Н. А. Ефимова, Л. А. Строкина // Метеорология и гидрология. – 1999. – № 12. – С. 5-12.

Бузыкин, А. И. О географических и эдафоценотических факторах продуктивности лесов / А. И. Бузыкин // Вопросы лесоведения. – Красноярск, 1970. – С. 80-91.

Ваганов, Е.А. Дендрохронологические методы в изучении среды голоцена и плейстоцена Сибири / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов. Новосибирск. – 1998. – С 56-64.

Ваганов, Е.А. Рост и структура годичных колец хвойных [Текст] / Е.А. Ваганов, А.В. Шашкин. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.

Вагин, В. А. Моделирование роста еловых древостоев и проектирование проходных рубок : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Вагин Владимир Анатольевич. – Москва, 1993. – 24 с.

Вараксин, Г. С. Биологическая продуктивность сосны обыкновенной в Средней Сибири / Г. С. Вараксин, В. И. Поляков, М. А. Люминарская //

Лесоведение. – 2008. – № 3. – С. 14-19.

Вернодубенко, В. С. Динамика хвойных древостоев на торфяных почвах Европейского Севера : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Вернодубенко Владимир Сергеевич. – Архангельск, 2011. – 20 с.

Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах / под ред. С. Э. Вомперского, А. И. Уткина. – Москва : Наука, 1986. – 262 с.

Верхунов, П. М. Закономерности строения разновозрастных сосняков / П. М. Верхунов. – Новосибирск : Наука, 1976. – 234 с.

Верхунов, П. М. Таксация леса : учебное пособие / П. М. Верхунов, В. Л. Черных. – Йошкар-Ола : Марийский государственный технический университет, 2009. – 396 с.

Верхунов, П. М. Текущий прирост запаса разновозрастных сосновых древостоев Сибири : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Верхунов Павел Михайлович. – Красноярск, 1975. – 63 с.

Волков, А. Д. Влияние густоты на строение и рост приспевающих насаждений сосняка брусничникового Южной Карелии / А. Д. Волков // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. – Петрозаводск, 1978. – С. 76-94.

Воробьев, О. Н. Дистанционный мониторинг лесного покрова и геоинформационный анализ его нарушенности (на примере Среднего Поволжья) : диссертация на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук : 4.1.6 / Воробьев Олег Николаевич. – Уфа, 2025. – 276 с.

Высоцкий, К. К. Закономерности строения смешанных древостоев / К. К. Высоцкий. – Москва : Гослесбумиздат, 1962. – 177 с.

Вьюхин, С. О. Формирование и современная структура древостоев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в высокогорьях плато Путорана (на примере массива Сухие Горы) : диссертация на соискание ученой

степени кандидата сельскохозяйственных наук : 4.1.6 / Вьюхин Сергей Олегович. – Екатеринбург, 2025. – 200 с.

Гайсин, И. К. Пространственно-временная динамика древесной растительности в экотоне лес–горная степь массива Крака (Южный Урал) в связи с изменениями климата : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 06.03.02 / Гайсин Ильдар Кадинович. – Екатеринбург, 2022. – 20 с.

Гайсин, И. К. Экспансия древесной растительности в экотоне лес–горная степь на Южном Урале в связи с изменениями климата и влажности местообитаний / И. К. Гайсин, П. А. Моисеев, И. И. Махмутова [и др.] // Экология. – 2020. – № 4. – С. 251-264.

Гвоздев, В. С. Гидрологическое районирование Урала и его границы / В. С. Гвоздев // Труды отдела экономических исследований УФАН СССР. – Свердловск, 1958. – Вып. 3. – С. 30-45.

Глумов, Г. А. Естественные леса южной части лесостепи Зауралья / Г. А. Глумов // Природные условия и леса лесостепного Зауралья : труды Института биологии УФАН СССР. – Свердловск, 1960. – Вып. 19. – С. 5-25.

Говорухин, В. С. Динамика ландшафтов и климатические колебания на Крайнем Севере / В. С. Говорухин // Известия Всесоюзного географического общества. – 1947. – Т. 79, № 8. – С. 317-324.

Горбатенко, В. И. К вопросу о составлении таблиц веса крон и хвои / В. И. Горбатенко, В. В. Протопопов // Известия высших учебных заведений лесной журнал. – 1971. – № 3. – С. 25-27.

Гордина, Н. П. Пространственная структура и продуктивность сосняков Нижнего Енисея / Н. П. Гордина. – Красноярск : Изд-во Красноярского университета, 1985. – 128 с.

Горчаковский, П. Л. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин / П. Л. Горчаковский // География и динамика растительного покрова. – Свердловск, 1989. – С. 5-15.

Горчаковский, П. Л. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях / П. Л. Горчаковский, С. Г. Шиятов. – Москва : Наука, 1985. – 208 с.

Горяева, А. В. Оценка естественного возобновления ели сибирской и лиственницы сибирской на верхнем пределе их произрастания в высокогорьях Урала: диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук: 06.03.02; 06.03.03 / Горяева Алёна Викторовна. – Екатеринбург, 2008. – 200 с.

Государственная почвенная карта СССР масштаба 1:1 000 000 / ред. Л. И. Прасолов, И. П. Герасимов. Листы N-40 (Уфа-Магнитогорск), N-41 (Челябинск), O-40 (Пермь-Кудымкар), O-41 (Свердловск). – Москва : ГУКГ при Совете Министров СССР, 1949.

Гофман, Э. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой / Э. Гофман. – Санкт-Петербург : типография Императорской академии наук, 1856. – Т. 2. – 552 с.

Грейг-Смит, П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – Москва : Мир, 1967. – 359 с.

Грибанов, В. Я. Анализ морфологической структуры сосновых древостоев : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Грибанов Владимир Яковлевич. – Брянск, 1986. – 19 с.

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

Григорьев, А. А. Формирование древостоев в высокогорьях Приполярного Урала в условиях современного изменения климата / А. А. Григорьев, П. А. Моисеев, З. Я. Нагимов. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2012. – 170 с.

Гурский, А. А. Принципы совершенствования оценки лесных ресурсов, ведения хозяйства и лесопользования в Казахстане : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Гурский

Александр Александрович. – Екатеринбург, 1997. – 36 с.

Гурский, А. А. Ход роста сомкнутых сосняков ленточных боров Казахстана / А. А. Гурский // Леса и древесные породы Северного Казахстана. – Ленинград : Наука, 1974. – С. 52-57.

Гусев, И. И. Научные основы таксации еловых древостоев Европейского Севера : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Гусев Иван Иванович. – Москва, 1978. – 37 с.

Дергунов, Д. М. Пространственно-временной анализ фитомассы лесов Пензенской области на основе спутниковых данных и модели машинного обучения : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 4.1.6 / Дергунов Денис Михайлович. – Йошкар-Ола, 2025. – 23 с.

Дмитрах, О. В. Строение, динамика роста и товарной структуры сосновых насаждений западной части Украинского Полесья : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Дмитрах Ольга Владимировна. – Москва, 1982. – 20 с.

Домненкова, А. В. Динамика производительности сосновых культурфитоценозов белорусского Полесья по типам леса : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Домненкова Алеся Владимировна. – Минск, 2009. – 22 с.

Дэви, Н. М. Морфогенез лиственницы сибирской в связи с современным изменением климата в высокогорьях Полярного Урала : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 03.00.16 / Дэви Надежда Михайловна. – Екатеринбург, 2008. – 22 с.

Евдокименко, М. Д. Особенности роста модальных сосновых древостоев разной густоты / М. Д. Евдокименко // Лесное хозяйство. – 1968. – № 12. – С. 34-36.

Ефимова, Н. А. О сопоставлении изменений климата в 1981-2000 гг. с палеоаналогами глобального потепления / Н. А. Ефимова, Е. Л. Жильцова, Н.

А. Лемешко, Л. А. Строкина // Метеорология и гидрология. – 2004. – № 8. – С. 18-23.

Ефремова, М. Н. Структура и особенности таксации березняков Канской лесостепи : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Ефремова Марина Николаевна. – Красноярск, 2018. – 20 с.

Загидуллина, А. Т. Пространственная структура, динамика и продуктивность лишайниково-зеленомошных сосняков (Карельский лесной район) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 1.5.15 / Загидуллина Асия Тагировна. – Санкт-Петербург, 2021. – 21 с.

Загреев, В. В. Географические закономерности роста и продуктивности древостоев / В. В. Загреев. – Москва : Лесная промышленность, 1978. – 240 с.

Загреев, В. В. Общесоюзные нормативы для таксации лесов / В. В. Загреев, В. И. Сухих, А. З. Швиденко [и др.]. – Москва : Колос, 1992. – 495 с.

Зайченко, Л. П. Исследование размещения деревьев в сосновых древостоях / Л. П. Зайченко // Лесная таксация и лесоустройство : межвузовский сборник научных трудов. – Красноярск, 1973. – Вып. 2. – С. 82-87.

Замолодчиков, Д. Г. Оценка и прогноз углеродного бюджета лесов Вологодской области по канадской модели СВМ-CFS / Д. Г. Замолодчиков, В. И. Грабовский, Г. Н. Коровин, В. А. Курц // Лесоведение. – 2008. – № 6. – С. 3-14.

Захаров, В. К. Лесная таксация : учебник для специальности «Лесное хозяйство» / В. К. Захаров. – Москва : Лесная промышленность, 1967. – 406 с.

Зябченко, С. С. Сосновые леса европейского Севера и повышение их продуктивности лесоводственными приемами (на примере Карельской АССР и Мурманской области) : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Зябченко Станислав Степанович. – Красноярск, 1984. – 40 с.

Изменение климата, 2001 г. Обобщенный доклад. Вклад рабочих групп I,

II, III в подготовку Третьего доклада об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата / под ред. Р. Т. Уотсона. – Женева, 2003. – 220 с.

Израэль, Ю. А. Эффективный путь сохранения климата на современном уровне – основная цель решения климатической проблемы / Ю. А. Израэль // Метеорология и гидрология. – 2005. – № 10. – С. 5-9.

Иванчиков, А. А. Биологическая и хозяйственная продуктивность сосняков Карелии / А. А. Иванчиков // Лесные растительные ресурсы Южной Карелии. – Петрозаводск, 1971. – С. 78-85.

Казимиров, Н. И. Ход роста и продуктивность сосняков Южной Карелии / Н. И. Казимиров, А. Д. Волков, В. В. Кабанов [и др.] // Вопросы лесоведения и лесоводства. – Петрозаводск, 1975. – С. 13-26.

Казимиров, Н. И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (Математическая модель) / Н. И. Казимиров. – Петрозаводск, 1995. – 132 с.

Капралов, Д. С. Изменения в составе, структуре и высотном положении мелколесий на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала / Д. С. Капралов, С. Г. Шиятов, П. А. Моисеев, В. В. Фомин // Экология. – 2006. – № 6. – С. 403-409.

Капустинскайте, Т. К. Таблицы для определения листовой поверхности и веса различных частей дерева в лесных фитоценозах : методические рекомендации / Т. К. Капустинскайте, Ю. Ю. Русецкас. – Каунас : Литовский НИИЛХ, 1982. – 11 с.

Киотский протокол к Рамочной конвенции Организации Объединенных Наций об изменении климата. – ООН, 1998. – 27 с.

Кнорре, А. А. Изменчивость видового разнообразия и надземной биомассы вдоль высотного трансекта северо-западной оконечности плато Пудорана / А. А. Кнорре, А. В. Кирдянов, Е. В. Федотова, М. М. Наурзбаев // География и природные ресурсы. – 2006. – № 3. – С. 75-81.

Кобак, К. И. Биотические компоненты углеродного цикла / К. И. Кобак. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1988. – 246 с.

Ковальский, М. Географические определения мест и магнитные наблюдения М. Ковальского / М. Ковальский // Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. – Санкт-Петербург : типография Императорской академии наук, 1853. – Т. 1. – С. 30.

Козловский, В. Б. Ход роста основных лесообразующих пород СССР : справочник / В. Б. Козловский, В. М. Павлов. – Москва : Лесная промышленность, 1967. – 327 с.

Кокорин, А. О. Изменения климата и Киотский протокол – реалии и практические возможности / А. О. Кокорин, И. Г. Грицевич, Г. В. Сафонов. – Москва : WWF России, 2004. – 64 с.

Колпиков, О. М. Особенности роста сосновых молодняков, произрастающих группами различной густоты / О. М. Колпиков // Лесной журнал. – 1960. – № 6. – С. 10-14.

Колтунова, А. И. Моделирование роста и продуктивности древостоев (на примере некоторых лесообразующих пород Северной Евразии) : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Колтунова Александра Ивановна. – Екатеринбург, 2004. – 40 с.

Комин, Г. Е. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации / Г. Е. Комин, И. В. Семечкин // Лесоведение. – 1970. – № 2. – С. 24-33.

Комин, Г. Е. Возрастная структура и строение древостоев заболоченных лесов междуречья Лозьвы и Пельма : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Комин Геннадий Ефимович. – Москва, 1964. – 30 с.

Комин, Г. Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений / Г. Е. Комин // Лесной журнал. – 1963. – № 3. – С. 37-42.

Костерин, И. С. Кедр сибирский в культурах Миасского лесхоза / И. С. Костерин // Научно-производственное совещание по вопросам развития лесного хозяйства в Челябинской области : тезисы докладов. – Челябинск, 1959. – С. 10-12.

Котов, А. И. Об основах и особенностях лесоустройства / А. И. Котов. –

Киев : УАСХН, 1961. – 118 с.

Кошкина, Н. Б. Начальные этапы возобновления древесных видов на верхнем пределе их произрастания в горах Урала : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 03.00.16 / Кошкина Наталья Борисовна. – Екатеринбург, 2008. – 24 с.

Колесников, Б. П. Лесорастительные условия и лесохозяйственное районирование Челябинской области // Тр. / Ин-т биологии УФАН СССР. 1961. Вып.26. С. 3–44.

Колесников, Б. П. Леса Челябинской области // Леса СССР. М., 1969. Т. 4. С. 125–156.

Колесников, Б. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: Практ. руководство. / Б. П. Колесников, Р. С. Зубарев, Е. П. Смолоногов // Свердловск, 1973. 176 с.

Крепкий, И. С. Корневые системы сосны в лесных культурах бора Аман-Карагай Кустанайской области / И. С. Крепкий // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. – Красноярск : Изд-во Красноярского университета, 1987. – С. 105-110.

Кричун, В. М. Исследование продуктивности насаждений основных типов леса Казахского мелкосопочника с целью установления эталонов : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Кричун Василий Михайлович. – Свердловск, 1971. – 22 с.

Кузнецов, М. А. Потоки органического углерода в системе почва–фитоценоз ельника чернично-сфагнового средней тайги Республики Коми / М. А. Кузнецов, К. С. Бобкова // Экология. – 2014. – № 5. – С. 338-345.

Кузьмичев, В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели / В. В. Кузьмичев. – Новосибирск : Наука, 2013. – 208 с.

Кузьмичев, В. В. Закономерности роста древостоев / В. В. Кузьмичев. – Новосибирск : Наука, 1977. – 160 с.

Кузьмичев, В. В. Эколого-ценотические закономерности роста одновозрастных сосновых древостоев : автореферат диссертации на соискание

ученой степени доктора биологических наук / Кузьмичев Валерий Васильевич. – Красноярск, 1980. – 31 с.

Кулакова, Н. Н. Структура, динамика и особенности таксации лиственничников в Нижнем Приангарье : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Кулакова Надежда Николаевна. – Красноярск, 2019. – 20 с.

Курбанов, Э. А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района России / Э. А. Курбанов. – Йошкар-Ола : Марийский государственный технический университет, 2002. – 300 с.

Курепин, Ю. В. К вопросу организации полегающего лесного хозяйства в лесостепи Зауралья / Ю. В. Курепин // Труды Института биологии УФАН СССР. – Свердловск, 1961. – Вып. 25. – С. 45-55.

Кутявин, И. Н. Сосновые леса Северного Приуралья: строение, рост, продуктивность / И. Н. Кутявин. – Сыктывкар : ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2018. – 176 с.

Кутявин, И. Н. Структурная организация, рост и продуктивность древостоев сосновых экосистем европейского Северо-Востока России : диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук : 4.1.6 / Кутявин Иван Николаевич. – Сыктывкар, 2024. – 448 с.

Лебков, В. В. Дендрометрические основы структурно-динамической организации древесных ценозов сосны : диссертация в форме научного доклада на соискание ученой степени доктора биологических наук / Лебков Владимир Викторович. – Москва, 1992. – 43 с.

Лебков, В. Ф. Метод составления таблиц хода роста и определения оптимальной густоты насаждений / В. Ф. Лебков // Лесное хозяйство. – 1965. – № 2. – С. 19-23.

Левин, В. И. Сосняки европейского Севера / В. И. Левин. – Москва : Лесная промышленность, 1966. – 152 с.

Лесоустроительная инструкция: утверждена приказом Минприроды России от 5 августа 2022 г. № 510. –

URL: <https://docs.cntd.ru/document/351878696> (дата обращения: 05.03.2026).

Леринк, Б. Климатически оптимизированное ведение лесного хозяйства в России и потенциальные выгоды от смягчения последствий изменения климата / Б. Леринк, М. Хассегава, А. Крышень [и др.] // Что нам может сказать наука. Леса России и изменение климата. – 2020. – Вып. 11. – С. 73-106.

Лисица, Г. В. Некоторые особенности роста и товарность буковых насаждений разной густоты и полноты в Закарпатье / Г. В. Лисица // Лесная таксация и лесоустройство : межвузовские научные труды по лесному хозяйству. – Красноярск, 1973. – Вып. 2. – С. 55-61.

Лобанов, А. Н. Сравнительные особенности формирования искусственных и естественных сосновых древостоев в подзонах средней и южной тайги Урала : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Лобанов Александр Николаевич. – Екатеринбург, 1999. – 24 с.

Лосицкий, К. Б. Эталонные леса / К. Б. Лосицкий, В. С. Чуенков. – Москва : Лесная промышленность, 1980. – 191 с.

Луганский, Н. А. Лесоведение : учебное пособие / Н. А. Луганский, С. В. Залесов, В. Н. Луганский. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2010. – 432 с.

Луганский, Н. А. Структура и динамика сосновых древостоев на Среднем Урале / Н. А. Луганский, З. Я. Нагимов. – Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 1994. – 140 с.

Макаренко, А. А. Строение и рост загущенных сосновых древостоев Казахского мелкосопочника и рубки ухода в них : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Макаренко Анатолий Александрович. – Алма-Ата, 1967. – 24 с.

Макулов, Ф. Т. Ход роста и биопродукционные показатели лесных культур сосны обыкновенной в условиях Предуралья : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Макулов Фидан Тимергалиевич. – Уфа, 2016. – 19 с.

Маленко, А. А. Разногустотные культуры сосны в ленточных борах Алтайского края: фитомасса и ошибки ее определения / А. А. Маленко, В. А. Усольцев // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2009. – № 8. – С. 48-54.

Маленко, А. А. Рост и продуктивность искусственных насаждений в ленточных борах Западной Сибири : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Маленко Александр Анатольевич. – Екатеринбург, 2012. – 40 с.

Малышева, Н. В. Методы оценки баланса углерода в лесных экосистемах и возможности их использования для расчетов годичного депонирования углерода / Н. В. Малышева, Б. Н. Моисеев, А. Н. Филипчук [и др.] // Лесной вестник / Forestry Bulletin. – 2017. – Т. 21, № 1. – С. 4-13.

Мамаев, С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С. А. Мамаев. – Москва : Наука, 1973. – 284 с.

Манько, М. А. О влиянии уровня озерно-грунтовых вод на природу Зауральской лесостепи / М. А. Манько // Известия АН СССР. Серия географическая. – 1954. – № 3. – С. 40-48.

Маслаков, Е. Л. Эколого-ценотические факторы возобновления и формирования (организации) насаждений сосны : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук : 03.00.16 / Маслаков Евгений Лукич. – Свердловск, 1981. – 50 с.

Матвеев-Мотин, А. С. Прирост, производительность и продуктивность леса / А. С. Матвеев-Мотин. – Москва ; Ленинград : Гослесбумиздат, 1961. – 120 с.

Мелехов, И. С. Лесоведение : учебник для вузов / И. С. Мелехов. – Москва : Лесная промышленность, 1980. – 408 с.

Митропольский, А. К. Элементы математической статистики / А. К. Митропольский. – Ленинград : Ленинградская лесотехническая академия, 1969. – 274 с.

Моисеев, В. С. Методика составления таблиц хода роста и динамики

товарной структуры модальных насаждений / В. С. Моисеев, А. Г. Мошкалев, И. А. Нахабцев. – Ленинград, 1968. – 88 с.

Моисеев, П. А. Влияние изменений климата на радиальный прирост и формирование возрастной структуры высокогорных лиственничников Кузнецкого Алатау / П. А. Моисеев // Экология. – 2002. – № 1. – С. 10-17.

Моисеев, П. А. Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала / П. А. Моисеев, Ван дер Меер, А. Риглинг, И. Г. Шевченко // Экология. – 2004. – № 3. – С. 1-9.

Моисеев, П. А. Структура и динамика древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания на Урале : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук : 03.00.16 / Моисеев Павел Александрович. – Екатеринбург, 2011. – 42 с.

Молчанов, А. А. Запасы хвои в древостоях различного возраста / А. А. Молчанов // Доклады Академии наук СССР. – 1949. – Т. 67, № 5. – С. 909-912.

Молчанов, А. А. Круговорот органического вещества в процессе роста сосняка черничника / А. А. Молчанов // Сообщения лаборатории лесоведения. – 1961. – № 5. – С. 3-13.

Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 100 с.

Молчанов, А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон / А. А. Молчанов. – Москва : Наука, 1971. – 276 с.

Морозов, Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. – 4-е изд. – Москва ; Ленинград : Гослестехиздат, 1928. – 432 с.

Мошкалев, А. Г. Таксация товарной структуры древостоев / А. Г. Мошкалев, А. А. Книзе, Н. И. Ксенофонтов, Н. С. Уланов. – Москва : Лесная промышленность, 1982. – 160 с.

Мухамедшин, К. Д. Разновозрастной и пространственной структуре и строении древостоев арчи Тянь-Шаня / К. Д. Мухамедшин, Б. Н. Шамшиев // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2005. – № 6. – С. 26-28.

Нагимов, В. З. Рост и надземная фитомасса древостоев сосняка лишайникового в подзоне северной тайги Тюменской области : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Нагимов Валерий Зуфарович. – Екатеринбург, 2011. – 23 с.

Нагимов, З. Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук : 06.03.03 / Нагимов Зуфар Ягфарович. – Екатеринбург, 2000. – 40 с.

Нагимов, З. Я. Запасы надземной фитомассы и депонированного углерода в древостоях ели в высокогорьях Южного Урала / З. Я. Нагимов, А. А. Григорьев, Д. С. Балакин [и др.] // Сибирский лесной журнал. – 2025. – № 4. – С. 56-67.

Нагимов, З. Я. Нормативно-справочные материалы по таксации лесов Урала : учебное пособие / З. Я. Нагимов, Л. А. Лысов, И. Ф. Коростелев [и др.]. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2003. – 296 с.

Нагимов, З. Я. Особенности роста и формирования фитомассы древостоев ели в высокогорьях Южного Урала (на примере г. Малый Ирмель) / З. Я. Нагимов, Т. С. Бабенко, И. Г. Шевченко [и др.] // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 4. – С. 427-429.

Нагимов, З. Я. Разработка унифицированных нормативов оценки надземной фитомассы деревьев / З. Я. Нагимов, И. С. Сальникова // Леса Урала и хозяйства в них. – Екатеринбург, 1998. – Вып. 20. – С. 251-262.

Нагимов, З. Я. Структура и фитомасса березовых древостоев на верхней границе леса в условиях Северного Урала / З. Я. Нагимов, П. А. Моисеев, А. А. Бартыш [и др.] // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2008. – № 3. – С. 61-67.

Нагимов, З. Я. Таксация отдельного дерева : учебное пособие / З. Я. Нагимов, С. С. Зубова, О. В. Сычугова [и др.]. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2020. – 160 с.

Нагимов, З. Я. Фитомасса крон, хвои и древесной зелени в сосняках Среднего Урала / З. Я. Нагимов // Лесная таксация и лесоустройство : межвузовский сборник научных трудов. – Каунас : Литовская сельскохозяйственная академия, 1988. – С. 101-108.

Наурызбаев, М. М. 1957-летняя древесно-кольцевая хронология по востоку Таймыра / М. М. Наурызбаев, Е. А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 1999. – Т. 6, № 2. – С. 26-37.

Немич, В. Н. Исследование критериев плотности сосновых древостоев Приангарья : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Немич Валерий Николаевич. – Красноярск, 1997. – 21 с.

Неповинных, А. Г. Прогнозирование строения и роста сосняков Красноярской лесостепи : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Неповинных Артём Геннадьевич. – Красноярск, 2009. – 20 с.

Неруш, М. Н. Исследование особенности роста и строения дубрав Брянского массива для организации и ведения хозяйства в них : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Неруш Михаил Николаевич. – Брянск, 1980. – 19 с.

Нестеров, Н. С. Очерки по лесоведению / Н. С. Нестеров. – Москва : Сельхозгиз, 1960. – 485 с.

Никитин, К. Е. Лиственница на Украине / К. Е. Никитин. – Киев : Урожай, 1966. – 331 с.

Никифорчин, И. В. Таксация леса : учебное пособие / И. В. Никифорчин, Л. С. Ветров, С. В. Вавилов. – Санкт-Петербург : Изд-во Политехнического университета, 2011. – 240 с.

Онучин, А. А. Опыт таксации фитомассы сосновых древостоев / А. А. Онучин, А. Н. Борисов // Лесоведение. – 1984. – № 6. – С. 66-71.

Орлов, М. М. Лесная таксация / М. М. Орлов. – 2-е изд. – Ленинград : Техиздат, 1925. – 532 с.

Осипенко, А. Е. Рост и развитие искусственных и естественных сосновых древостоев в Алтае-Новосибирском районе лесостепей и ленточных боров : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Осипенко Алексей Евгеньевич. – Екатеринбург, 2020. – 19 с.

Охотин, Н. Н. Рост, продуктивность и сортиментная структура лесных культур сосны южно-таежных лесов Кировской области : диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Охотин Николай Николаевич. – Йошкар-Ола : Марийский государственный технический университет, 2009. – 170 с.

Петров, Г. П. Опыт культуры дуба черешчатого в Ильменском заповеднике / Г. П. Петров // Труды Ильменского государственного заповедника. – Свердловск : УФАН СССР, 1961. – Т. 8. – С. 55-65.

Питикин, А. И. Особенности роста и текущий прирост ельников разной густоты в Закарпатье : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Питикин Анатолий Иванович. – Брянск, 1967. – 20 с.

Попов, В. Е. Динамика смешанных кедровников Лено-Ангарского плато / В. Е. Попов // Структура и рост древостоев Сибири. – Красноярск, 1993. – С. 147-161.

Погодина Г.С., Розов Н.Н. Почвы // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 167-210

Прокаев, И. О теоретических основах физико-географического районирования Урала / И. Прокаев // Известия Всесоюзного географического общества. – 1959. – № 2. – С. 115-125.

Прокудин, А. В. Продуктивность надземной фитомассы березняков Чулымо-Енисейской впадины : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Прокудин Александр Владимирович. – Красноярск, 1986. – 21 с.

Разин, Г. С. Изучение и моделирование хода роста древостоев (на примере ельников Пермской области) / Г. С. Разин. – Ленинград : ЛенНИИЛХ, 1977. –

43 с.

Разин, Г. С. Способ определения оптимальной текущей густоты древостоев при их целевом выращивании / Г. С. Разин // Лесной журнал. – 1981. – № 3. – С. 35-39.

Распопов, П. М. Динамика очагов массового размножения шелкопряда-монашенки и других вредителей в лесах северо-западной части Челябинской области / П. М. Распопов // Труды Ильменского государственного заповедника. – Свердловск : УФАН СССР, 1961. – Т. 8. – С. 70-80.

Рахманов, И. В. Структура фитомассы еловых древостоев в экотоне верхней границы леса в связи с глобальным потеплением климата (горный массив Ирмель, Южный Урал) / И. В. Рахманов, И. Г. Шевченко, А. А. Фастовец, З. Я. Нагимов // Материалы II Всероссийской научно-технической конференции студентов и аспирантов. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2006. – С. 74-75.

Рожков, Л. Н. Методические подходы расчета углеродных пулов в лесах Беларуси / Л. Н. Рожков // Труды БГТУ. Лесное хозяйство. – 2011. – № 1. – С. 62-70.

Розенберг, Г. С. Прогнозирование годичного прироста древесных растений методами самоорганизации / Г. С. Розенберг, П. А. Феклистов // Экология. – 1982. – № 4. – С. 43-51.

Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Минск : Высшэйшая школа, 1973. – 320 с.

Руссков, В. Г. Тенденции и периодичности роста деревьев сосны по высоте : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 06.03.02 / Руссков Виталий Георгиевич. – Красноярск, 2012. – 20 с.

Ряхин, В. А. Исследование состава и структуры смешанных древостоев сосняков брусничниковых центральных районов европейской части РСФСР : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Ряхин Владимир Алексеевич. – Москва, 1981. – 19

с.

Сальникова, И. С. Структура и динамика фитомассы древесного полога в сосняках Среднего Урала : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Сальникова Ирина Сергеевна. – Екатеринбург, 2005. – 23 с.

Свалов, Н. Н. Моделирование производительности древостоев и теория лесопользования : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Свалов Николай Николаевич. – Москва, 1975. – 50 с.

Семечкина, М. Г. Структура фитомассы сосняков / М. Г. Семечкина. – Новосибирск : Наука, 1978. – 165 с.

Сеннов, С. Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса / С. Н. Сеннов. – Санкт-Петербург, 1999. – 98 с.

Смертин, Н. Г. Таблицы хода роста сосновых древостоев Кировской области / Н. Г. Смертин // Материалы научно-технической конференции. – Ленинград, 1969. – С. 37-39.

Смирнов, В. В. Изменение сырораствующей органической массы в еловых и елово-лиственничных древостоях Средней тайги в связи с их возрастом / В. В. Смирнов // Лесохозяйственные мероприятия в связи с типами леса в северной части Вологодской области. – Москва, 1961. – Ч. 2. – С. 110-123.

Смирнов, В. В. Органическая масса в некоторых фитоценозах европейской части СССР / В. В. Смирнов. – Москва : Наука, 1971. – 362 с.

Смолоногов, Е. П. Особенности хода роста сосняков бассейна реки Конда / Е. П. Смолоногов // Леса Урала и хозяйства в них. – Свердловск, 1968. – Вып. 1. – С. 74-107.

Соколов, В. А. Динамика модальных кедровых и пихтовых насаждений Восточного Саяна / В. А. Соколов // Структура и рост древостоев Сибири. – Красноярск, 1993. – С. 126-147.

Соколов, В. А. Динамика южно-таежных лесов / В. А. Соколов, Л. А. Хиневич // Структура и динамика таежных лесов. – Новосибирск, 1994. – С.

146-157.

Справников, В. Г. Исследование параметров полноты древостоев лиственницы сибирской Средней Сибири : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Справников Владимир Геннадьевич. – Красноярск, 1990. – 21 с.

Стаканов, В. Д. Методика определения запасов фитомассы и углерода лесных сообществ / В. Д. Стаканов, В. А. Алексеев, И. А. Коротков, Б. Л. Климушин // Углерод в экосистемах лесов и болот. – Красноярск, 1994. – С. 48-69.

Сукачев, В. Н. К вопросу об изменении климата и растительности на севере Сибири в послетретичное время / В. Н. Сукачев // Метеорологический вестник. – 1922. – Т. 22, № 1/4. – С. 25-43.

Суртаев, Н. Х. Динамика таксационных показателей древостоев и биомасса их полога в пригородной зоне Красноярска / Н. Х. Суртаев, В. Г. Справников // Лесная таксация и лесоустройство : межвузовский сборник научных трудов. – Красноярск : КПИ, 1990. – С. 70-76.

Терехов, Г. Г. Формирование, рост и биопродуктивность опытных культур ели сибирской на Урале. Исследование системы связей и закономерностей / Г. Г. Терехов, В. А. Усольцев. – Екатеринбург : УрО РАН, 2008. – 214 с.

Тимофеев, В. П. Лесоводственное значение структуры лесных насаждений в повышении их продуктивности / В. П. Тимофеев // Труды института лесохозяйственных проблем и химии древесины. – Рига, 1961. – Т. 22. – С. 27-40.

Тимофеев, В. П. Особенности роста сосны различного происхождения в Лесной опытной даче Тимирязевской академии / В. П. Тимофеев // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 1973. – Вып. 2. – С. 130-136.

Токмурзин, Т. Х. Рекомендации по таксации надземной массы и освоению древесной зелени сосновых и еловых лесов Казахстана / Т. Х. Токмурзин, С. Б. Байзаков. – Алма-Ата, 1970. – 63 с.

Третьяков, Н. В. Методика учета среднего и текущего прироста древостоев

/ Н. В. Третьяков // Вопросы лесной таксации : сборник трудов ЦНИИЛХ. – Ленинград, 1937. – С. 3-18.

Тюрин, А. В. Нормальная производительность насаждений сосны, березы, осины, ели / А. В. Тюрин. – 2-е изд. – Москва ; Ленинград : Сельхозгиз, 1931. – 198 с.

Тябера, А. П. К вопросу моделирования хода роста древостоев / А. П. Тябера // Моделирование и контроль производительности древостоев : сборник научных трудов Литовской сельскохозяйственной академии. – Каунас, 1983. – С. 48-49.

Тябера, А. П. Моделирование производительности и товарности сосновых древостоев разной густоты в условиях Литовской ССР : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Тябера Антанас Пранович. – Брянск, 1980. – 20 с.

Уразов, П. Н. Состояние, рост и экологическая эффективность защитных лесных полос вдоль железных дорог Свердловской области (на примере линии Екатеринбург-Каменск-Уральский) : диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 4.1.6 / Уразов Павел Николаевич. – Екатеринбург, 2026. – 218 с.

Усольцев, В. А. Биомасса ассимиляционного аппарата лесов Евразии: коррекция методов эмпирического моделирования / В. А. Усольцев, В. Ф. Ковязин, И. С. Цепордей [и др.] // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2020. – № 232. – С. 50-78.

Усольцев, В. А. Методы таксации фитомассы деревьев : методические указания для студентов-дипломников специальности 1512 «Лесное хозяйство» / В. А. Усольцев, З. Я. Нагимов. – Свердловск : Уральский лесотехнический институт, 1988а. – 43 с.

Усольцев, В. А. Методы таксации фитомассы древостоев : методические указания для студентов-дипломников специальности 1512 / В. А. Усольцев, З. Я. Нагимов. – Свердловск : Уральский лесотехнический институт, 1988б. – 46 с.

Усольцев, В. А. Моделирование аддитивной структуры биомассы древостоев *Pinus L.* в климатических градиентах Евразии / В. А. Усольцев, И. С. Цепордей, А. А. Осмирко [и др.] // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2018. – № 225. – С. 127-139.

Усольцев, В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев / В. А. Усольцев. – Красноярск : Изд-во Красноярского университета, 1985. – 192 с.

Усольцев, В. А. Рост и структура фитомассы древостоев / В. А. Усольцев. – Новосибирск : Наука, 1988. – 253 с.

Усольцев, В. А. Текущее накопление углерода в лесах двух экорегионов России / В. А. Усольцев, В. Ф. Ковязин, И. С. Цепордей // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2021. – № 237. – С. 75-96.

Усов, С. В. Динамика и особенности таксации смешанных лиственных древостоев в Канской лесостепи : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 4.1.6 / Усов Сергей Витальевич. – Красноярск, 2024. – 20 с.

Успенский, В. В. Особенности роста, продуктивности и таксации культур / В. В. Успенский, В. К. Попов. – Москва : Лесная промышленность, 1974. – 128 с.

Уткин, А. И. Методика исследований первичной биологической продуктивности лесов / А. И. Уткин // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. – Москва, 1982. – С. 59-72.

Фастовец, А. А. Структура фитомассы ели в высокогорьях Южного Урала / А. А. Фастовец, П. А. Моисеев, И. Г. Шевченко // Социально-экономические проблемы лесного комплекса : материалы международной научно-технической конференции. – Екатеринбург : Уральский государственный лесотехнический университет, 2003. – С. 308-309.

Феклистов, П. А. Экологические закономерности роста северотаежных сосняков, как теоретическая основа повышения их продуктивности и рационального использования : автореферат диссертации на соискание ученой

степени доктора сельскохозяйственных наук / Феклистов Павел Александрович. – Екатеринбург, 1997. – 41 с.

Фомин, В. В. Климатогенная и антропогенная динамика древесной растительности в экстремальных условиях ее произрастания (на примере Урала) : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук : 03.02.08 / Фомин Валерий Владимирович. – Екатеринбург, 2011. – 40 с.

Фомин, В. В. Климатогенная и антропогенная пространственно-временная динамика древесной растительности во второй половине XX века / В. В. Фомин. – Екатеринбург : ИЭРиЖ УрО РАН, 2009. – 150 с.

Фирсова В.П. Почвы таежной зоны Урала и Зауралья. М.: Наука, 1977. 176 с.

Хантемиров, Р. М. Динамика древесной растительности и изменения климата на севере Западной Сибири : автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук / Хантемиров Рашит Минигаянович. – Екатеринбург, 2009. – 44 с.

Харук, В. И. Древесная растительность экотона лесотундры Западного Саяна и климатические тренды / В. И. Харук, К. Дж. Ренсон, С. Т. Им, М. М. Наурзбаев // Экология. – 2008. – № 1. – С. 10-15.

Цветаев, А. А. Горы Ирмель (Южный Урал) / А. А. Цветаев. – Уфа, 1960. – 83 с.

Целитан, И. А. Таксационно-экономическая оценка послепожарного формирования сосновых и лиственничных древостоев Красноярского края : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 06.03.02 / Целитан Ирина Анатольевна. – Красноярск, 2021. – 24 с.

Цепордей, И. С. Биологическая продуктивность двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели и биогеография : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук : 06.03.02 / Цепордей Иван Степанович. – Екатеринбург, 2019. – 20 с.

Чернышов, М. П. Таксационная структура, ход роста и комплексная продуктивность каштановых древостоев Черноморского побережья Кавказа (РСФСР) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Чернышов Михаил Павлович. – Брянск, 1980. – 20 с.

Шавнин, А. Г. Таксация насаждений по типам строения древостоев : учебное пособие / А. Г. Шавнин. – Свердловск : Уральский лесотехнический институт, 1990. – 104 с.

Шанин, С. С. Закономерности строения сосновых и лиственничных древостоев Сибири : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук : 06.03.02 / Шанин Серафим Степанович. – Красноярск, 1967. – 30 с.

Швиденко, А. З. Динамика лесов России в 1961–1993 годах и глобальный углеродный цикл / А. З. Швиденко, С. Нильссон // Лесная таксация и лесоустройство : межвузовский сборник научных трудов. – Красноярск, 1997. – С. 15-23.

Швиденко, А. З. Углеродный бюджет лесов России / А. З. Швиденко, Д. Г. Щепашенко // Сибирский лесной журнал. – 2014. – № 1. – С. 69-92.

Шевелев, С. Л. Таксация леса : курс лекций / С. Л. Шевелев, В. В. Кузьмичев. – Красноярск, 2003. – 248 с.

Шиятов, С. Г. Динамика верхней границы леса на восточном склоне Полярного Урала (бассейн реки Соби) : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Шиятов Степан Григорьевич. – Свердловск, 1964. – 25 с.

Шиятов, С. Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата / С. Г. Шиятов. – Екатеринбург, 2009. – 219 с.

Шиятов, С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С. Г. Шиятов. – Москва : Наука, 1986. – 136 с.

Шиятов, С. Г. Дендрохронология, ее принципы и методы / С. Г. Шиятов //

Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества. – 1973. – С. 53-81.

Шиятов, С. Г. Изменения климата и их влияние на горные экосистемы Национального парка «Таганай» за последние столетия / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа, П. А. Моисеев, М. Ю. Братухина // Влияние изменений климата на экосистемы. – Москва : Русский университет, 2001. – Разд. 2. – С. 16-31.

Шиятов, С. Г. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале / С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 11-22.

Шиятов, С. Г. Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания / С. Г. Шиятов // Флористические и геоботанические исследования на Урале. – Свердловск, 1983. – С. 76-109.

Шиятов, С. Г. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале / С. Г. Шиятов, М. М. Терентьев, В. В. Фомин // Экология. – 2005. – № 2. – С. 1-8.

Эйтинген, Г. Р. Избранные труды / Г. Р. Эйтинген. – Москва : Изд-во сельскохозяйственной литературы, 1962. – 500 с.

Юкнис, Р. Закономерности размещения деревьев в сосновых насаждениях / Р. Юкнис // Научные труды Литовской сельскохозяйственной академии. – Вильнюс, 1978. – Т. 24. – С. 18-27.

Яблоков, А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями / А. С. Яблоков. – Москва : Гослестехиздат, 1934. – 128 с.

Assmann, E. Waldertragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen / E. Assmann. – München ; Bonn ; Wien : BLW Verlagsgesellschaft, 1961. – 490 s.

Birdsey, R. A. Carbon Storage and Accumulation in United States Forest Ecosystems / R. A. Birdsey // USDA Forest Service. General Technical Report. – 1992. – Wo. 59. – 51 p.

Briffa, K. R. Fennoscandian summers from AD 500: temperature changes on

short and long timescales / K. R. Briffa, P. D. Jones, T. S. Bartholin [et al.] // *Climate Dynamics*. – 1992. – № 7. – P. 111-119.

Briffa, K. R. Unusual twentieth-century summer warmth in a 1,000-year temperature record from Siberia / K. R. Briffa, P. D. Jones, F. H. Schweingruber, S. G. Shiyatov, E. R. Cook // *Nature*. – 1995. – Vol. 376. – P. 156-159.

Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. III Mitteilung. Nadelmenge und Zuwachs bei Föhren und Fichten verschiedener Herkunft / H. Burger. – Zurich, 1937. – S. 101-114.

Burger, H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IX Mitteilung. Die Föhre / H. Burger. – Zurich, 1948. – S. 435-493.

Dale, V. H. The relationship between land-use change and climate change / V. H. Dale // *Ecological Applications*. – 1997. – Vol. 7, № 3. – P. 753-769.

Eguniobi, J. K. An evaluation of five methods for estimating biomass of an even-aged plantation of *Pinus caribaea* L. / J. K. Eguniobi // *Oecologia Plantarum*. – 1976. – Vol. 11. – P. 109-116.

Gorchakowsky, P. L. The upper forest limit in the mountains of the boreal zone of the USSR / P. L. Gorchakowsky, S. G. Shiyatov // *Arctic and Alpine Research*. – 1978. – № 10. – P. 349-363.

Hagedorn, F. Latitudinal decline in stand biomass and productivity at the elevational treeline in the Ural mountains despite a common thermal growth limit / F. Hagedorn, M. A. Dawes, M. O. Bubnov [et al.] // *Journal of Biogeography*. – 2020. – N 47. – P. 1827-1842.

Harsch, M. A. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming / M. A. Harsch, P. E. Hulme, M. S. McGlone, R. P. Duncan // *Ecology Letters*. – 2009. – Vol. 12. – P. 1040-1049.

Holtmeier, F. K. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales / F. K. Holtmeier, G. Broll // *Global Ecology and Biogeography*. – 2005. – Vol. 14. – P. 395-410.

Holtmeier, F. K. Treeline advance – driving processes and adverse factors / F.

K. Holtmeier, G. Broll // *Landscape Online*. – 2007. – Vol. 1. – P. 1-33.

Jacoby, G. C. Reconstructed summer degree days in central Alaska and North-Western Canada since 1524 / G. C. Jacoby, J. E. Cook, L. D. Ulan // *Quaternary Research*. – 1985. – № 23. – P. 18-26.

Kharuk, V. I. Forest-tundra ecotone response to climate change / V. I. Kharuk, S. G. Shiyatov, E. Kashishke [et al.] // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. – Санкт-Петербург : Гидрометеиздат, 2002. – Т. 18. – С. 234-260.

Körner, C. A reassessment of high elevation treeline positions and their explanation / C. Körner // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 115. – P. 445-459.

Körner, C. Carbon limitation in trees / C. Körner // *Journal of Ecology*. – 2003. – Vol. 91. – P. 4-17.

Kullman, L. 20th century climate warming and tree-limit rise in the Southern Scandes of Sweden / L. Kullman // *Ambio*. – 2001. – Vol. 30, № 2. – P. 72-80.

Kullman, L. Post-Little Ice Age tree line rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape ecological perspective / L. Kullman, L. Öberg // *Journal of Ecology*. – 2009. – Vol. 97. – P. 415-429.

Kullman, L. Recent reversal of Neoglacial climate cooling trend in the Swedish Scandes as evidenced by mountain birch tree-limit rise / L. Kullman // *Global and Planetary Change*. – 2003. – Vol. 36. – P. 77-88.

Kullman, L. Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: implications for tree line theory and climate change ecology / L. Kullman // *Journal of Ecology*. – 2007. – Vol. 95. – P. 41-52.

Kullman, L. Tree-limit stress and disturbance a 25-year survey of geocological change in the Scandes mountains of Sweden / L. Kullman // *Geografiska Annaler*. – 1997. – Vol. 79A. – P. 139-165.

Little, R. L. Regeneration of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) following fire: effects of climate and other factors / R. L. Little, D. L. Peterson, L. L. Conquest // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1994. – Vol. 24, № 5. – P. 934-944.

Moiseev, P. A. Changes in the Structure and Phytomass of Tree Stands at the

Upper Limit of Their Growth in the Southern Urals / P. A. Moiseev, M. O. Bubnov, N. M. Devi, Z. Ya. Nagimov // Russian Journal of Ecology. – 2016. – Vol. 47, № 3. – P. 163-172.

Shiyatov, S. G. Reconstruction of climate and the upper timberline dynamics since AD 745 by tree-ring data in the Polar Ural Mountains / S. G. Shiyatov // International conference on past, present and future climate : proceedings. – Helsinki, 1995. – P. 144-147.

Woodward, A. Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. / A. Woodward, E. G. Schreiner, D. G. Silsbee // Arctic and Alpine Research. – 1995. – № 27. – P. 217-225.