

Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации
Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»
Марийский государственный технический университет

Ю. П. Демаков, М. Г. Сафин, С. М. Швецов

**СОСНЯКИ СФАГНОВЫЕ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ:
СТРУКТУРА, РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ**

Йошкар-Ола
2012

УДК 581. 526.33 + 630*181 (470.343)

ББК 28.080.3

Д 30

Рецензенты:

Сирин А.А., доктор биологических наук (ИЛАН)

Хлюстов В.К., доктор сельскохозяйственных наук (РГАУ – МСХА)

Денисов С.А., доктор сельскохозяйственных наук (МарГТУ)

Рекомендовано к изданию научно-техническим советом государственного природного заповедника «Большая Кокшага»

Демаков Ю.П., Сафин М.Г., Швецов С.М.

Д 30 Сосняки сфагновые Марийского Полесья: структура, рост и продуктивность. Научное издание. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2012. – 275 с.

ISBN 5-8158-0279-4

Приведены результаты комплексной оценки лесорастительных условий сфагновых болот Марийского Полесья, особенностей структурной организации, производительности и динамики произрастающих на них древостоев и подпочвенной растительности.

Для научных работников, аспирантов и студентов в области лесоведения, болотоведения, биогеоэкологии и природопользования.

Табл. 126, рис. 152, библиографий 453 наименования.

ISBN 5-8158-0279-4

© МарГТУ, 2012

© Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, С.М. Швецов, 2012

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	5
Глава 1. Современное состояние вопроса	7
1.1. Основные свойства болот, их распространение, генезис и закономерности развития	7
1.2. Особенности болот как среды обитания фитоценозов	14
1.3. Структурная организация, продуктивность и динамика болотных фитоценозов	23
1.4. Проблема классификации болот и болотных фитоценозов	31
Глава 2. Природные условия района исследований, объекты и методика	42
2.1. Природные условия Республики Марий Эл и их роль в формировании болот	42
2.2. Объекты и методика исследований	52
Глава 3. Особенности болот Марийского Полесья как среды обитания фитоценозов	58
3.1. Закономерности изменчивости площади болот	58
3.2. Параметры торфяной залежи и их изменчивость	59
3.3. Изменчивость параметров состояния грунтовых вод	68
3.4. Нанорельеф поверхности верховых болот	87
Глава 4. Структура, продуктивность и динамика фитоценозов ...	92
4.1. Закономерности распределения древостоев по классам бонитета, полноте и породному составу.....	92
4.2. Возрастная структура древостоев	95
4.3. Морфоструктура древостоев и архитектоника деревьев	99
4.4. Закономерности роста и дифференциации деревьев по высоте	133
4.5. Закономерности радиального прироста и изменения диаметра деревьев с возрастом	152
4.6. Закономерности изменения запаса и фитомассы древостоя ...	161

4.7. Структура и продуктивность травяно-кустарничкового яруса	166
4.8. Структура и продуктивность мохового покрова	181
4.9. Распределение массы органического вещества между различными компонентами биогеоценозов верховых болот Марийского Полесья	194
4.10. Восстановление древостоя после природных и антропогенных нарушений	200
Глава 5. Закономерности распределения зольных элементов в биогеоценозах верховых болот Марийского Полесья	214
5.1. Закономерности распределения зольных элементов в торфе	214
5.2. Содержание зольных элементов в моховом и кустарничковом покрове	222
5.3. Зольные элементы в древесине и коре деревьев	225
5.4. Зольный состав сосновой хвои	237
Заключение	248
Библиографический список	249

ВВЕДЕНИЕ

Неотъемлемой частью ландшафтов всей бореальной зоны являются болота, играющие важную роль во многих природных процессах на локальном, региональном и глобальном уровнях (Кац, 1971; Боч, Мазинг, 1979). Особенно велика их роль в депонировании углерода (Вомперский, 1991, 1994; Боч и др., 1994; Ефремов и др., 1994; Никитин, Степанчик, 1999; Инишева, 2002; Кузнецов, 2006; Демаков, Сафин, 2007), мощные залежи торфа в которых являются прямым подтверждением данного положения. Несмотря на давний интерес исследователей к этим довольно специфичным экосистемам и огромный накопленный материал (Доктуровский, 1922; Сукачев, 1926; Кац, 1948; Пьявченко, 1963; Ниценко, 1967; Глебов, 1969; Богдановская-Гиенэф, 1969; Храмов, Валущкий, 1977; Елина, Кузнецов, 1977; Елина, Кузнецов, Максимов, 1984; Вомперский и др., 2005; Кузнецов, 2006), многие вопросы генезиса, структурной организации, продуктивности и динамики болотных фитоценозов, которые имеют сугубо региональный характер, раскрыты далеко не полностью. Особенно это относится к болотным биогеоценозам Республики Марий Эл, изученным пока крайне слабо.

Целью наших исследований являлась комплексная оценка лесорастительных условий сфагновых болот Марийского Полесья, выявление закономерностей структурной организации, продуктивности и динамики произрастающих на них фитоценозов. Для ее реализации были поставлены следующие задачи:

- 1) сформировать на основе таксационных описаний насаждений в типе лесорастительных условий (ТЛУ) А₅ электронную базу данных, отражающих основные параметры древостоя;
- 2) обследовать сфагновые болота Марийского Полесья и изучить особенности их лесорастительных условий;
- 3) провести на пробных площадях оценку структурной организации и продуктивности болотных фитоценозов;
- 4) проанализировать динамику текущего годовичного прироста деревьев, выявить определяющие ее факторы и подобрать математические уравнения, отражающие возрастные изменения таксационных параметров древостоя;
- 5) изучить особенности восстановления древостоя после природных и антропогенных нарушений;
- 6) оценить содержание зольных элементов в различных компонентах биогеоценозов верховых болот.

Научная новизна работы состоит в установлении пределов и закономерностей variability физических и химических параметров торфа и грунтовых вод на сфагновых болотах Марийского Полесья, а также структурной организации и продуктивности произрастающих на них древостоев и подпологовой растительности.

Практическое значение исследований заключается в разработке математических моделей, отражающих динамику таксационных параметров древостоя, а также в обосновании, исходя из variability оцененных показателей, необходимого объема выборки для достижения необходимой точности оценки биомассы подпологовой растительности. Полученные данные могут быть использованы при инвентаризации лесного фонда, ведении лесозокологического мониторинга и для оценки углеродного баланса.

Обоснованность выводов и достоверность результатов исследований обеспечивается большим объемом экспериментального материала, собранного и обработанного с использованием стандартных методов биогеоценологии, лесоведения и математической статистики.

Основные результаты исследований опубликованы в ряде научных изданий (Демаков, 1992, 200; Демаков, Кудрявцев, Полевщиков, 1995; Демаков, Полевщиков, 1997; Демаков, Сафин, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010; Демаков, Сафин, Бирюкова, Хренова, 2006; Демаков, Сафин, Богданов, 2010; Демаков, Сафин, Тишин, 2007; Сафин, 2009, 2010), а также доложены на региональных, всероссийских и международных научно-практических конференциях: «Проблемы экологии и природопользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов» (Йошкар-Ола, 2006), «Проблемы использования и воспроизводства лесных ресурсов (Казань, 2006), «Потенциалы России в глобальном мире: проблема адаптации и развития (Йошкар-Ола, 2006), «Дендроэкология и лесоведение» (Красноярск, 2007), «Роль особо охраняемых природных территорий в решении экологических проблем» (Йошкар-Ола, 2008), «Современные проблемы теории и практики лесного хозяйства» (Йошкар-Ола, 2008), «Международное сотрудничество в лесном секторе: баланс образования, науки и производства» (Йошкар-Ола, 2009), «Актуальные проблемы дендроэкологии и адаптации растений» (Уфа, 2009), «Лесные экосистемы в условиях изменяющегося климата: биологическая продуктивность, мониторинг и адаптационные технологии» (Йошкар-Ола, 2010), где получили положительную оценку. В данной книге мы попытались обобщить накопленный материал, выстроить его в стройную систему и дополнить новыми данными.

Глава 1

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

1.1. Основные свойства болот, их распространение, генезис и закономерности развития

Болото – это сложный природный объект, являющийся элементом географической оболочки Земли в бесконечном ее многообразии, который связан функционально и генетически с геологическим строением поверхности суши, рельефом, режимом и гидрохимическим составом стока вод, а также климатом (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). Специфические черты болот, выражающиеся в длительной аккумуляции энергии, вещества и информации в торфяной залежи, выделяют их среди других экосистем суши (Кац, 1948, 1971; Пьявченко, 1963; Ниценко, 1967; Боч, Мазинг, 1979). Скорость проходящих в болотных экосистемах процессов настолько медленна, что делает их практически невозобновимыми в масштабе нескольких человеческих поколений, поэтому они могут справедливо претендовать на особое место в стратегии природопользования.

В России исторически сложились различные взгляды исследователей на болота в зависимости от того, что они рассматривали: либо природное образование, либо источник какого-то ресурса, либо объект хозяйственной деятельности (Вомперский и др., 2005). В связи с этим возникали разногласия между отраслями, научными направлениями и школами. В настоящее время термином «болото» обозначается широкий класс природных образований, объединяемых общностью генезиса, количественных и качественных характеристик энерго- и массообмена, находящих отражение в ряде специфических внешних черт и ландшафтных признаков (Пьявченко, 1963; Ниценко, 1967). Большинство авторов считает, что к болотам относятся участки суши, характеризующиеся обильным застойным увлажнением верхних горизонтов почвы, наличием процесса торфообразования и специфической болотной растительностью, приспособленной к условиям избытка влаги, недостатка кислорода и питательных элементов. Мощность торфяной залежи, являющегося основным субстратом для произрастания специфической болотной растительности, составляет более 30 см, в результате чего живые корни основной массы растений не достигают минерального грунта (Бондаренко, Коваленко, 1974). Данный параметр, который является экологически обоснованным, нормативно закреплён в государственном

стандарте ГОСТ 19179-73. Концепция термина «болото» не содержит, однако, понятия о размерности этого природного объекта, что затрудняет организацию учета или ведения кадастра, поскольку объектом учета могут быть лишь определенные территориальные единицы (Торфяные болота России, 2001).

Россия занимает одно из первых мест в мире по площади заболоченных земель, которые занимают 3,69 млн. км² (21,6% территории), что составляет около 2/5 площади болот мира (Торфяные ресурсы мира, 1988; Новиков, Усова, 2000; Торфяные болота России, 2001; Вомперский и др., 2005). Наиболее заболочена территория Западно-Сибирского и Северо-Западного экономических районов (табл. 1.1). Большие площади болот имеются в Уральском, Центральном, Дальневосточном, Восточно-Сибирском районах. По многим биосферным функциям торфяные болота России имеют общемировое значение (Кац, 1971). Особенно велика роль болот в депонировании углекислоты и поддержании глобального углеродного баланса (Вомперский, 1994; Боч и др., 1994; Ефремов и др., 1994; Инишева, 2002; Демаков, Сафин, 2007). *Эта роль лесоболотных комплексов является малоизученной, требующей детального комплексного исследования.*

Таблица 1.1. - Торфяные ресурсы России (по Маркову и Хорошеву, 1975)

Экономический район	Площади болот и запасы торфа в них (всего / прогноз)	
	Площадь в границах промышленной залежи, млн. га	Запас торфа, млрд. т
Северный	10,5 / 7,7	33,6 / 23,9
Северо-Западный	2,0 / 0,6	6,9 / 1,9
Центральный	1,4 / 0,1	5,3 / 0,6
Волго-Вятский	0,7 / 0,1	2,1 / 0,3
Центрально-Черноземный	0,1 / 0,1	0,7 / 0,1
Поволжский	0,1 / 0,1	0,3 / 0,1
Уральский	2,9 / 1,3	10,9 / 5,2
Западно-Сибирский	36,9 / 32,3	119,3 / 105,7
Восточно-Сибирский	7,6 / 7,5	25,0 / 24,5
Дальневосточный	10,2 / 8,8	30,1 / 25,9
Калининградская область	0,1 / 0,1	0,7 / 0,1
Всего	72,1 / 58,7	234,9 / 188,3

Болота не только воздействуют на различные природные процессы, но и являются источником многих потребительских ресурсов, список которых, а также масштабы освоения, постоянно расширялись и изме-

нялись. Экологическое и социальное значение различных функций болот (регулирующие, ресурсные, информационные) непостоянно во времени и пространстве, что связано как с подходами к их оценке, так и с уровнем развития промышленности и энергетики (Торфяные болота России, 2001).

Хозяйственный и научный интерес к болотам в России имеет длительную историю. Так, первое упоминание о них, в связи с происходящими пожарами, датируется 1092 годом (Торфяные болота России, 2001). Становление научных представлений о болотах в российской науке происходило при рассмотрении их как специфических целостных природных объектов, что нашло отражение в работах Р.И. Аболина (1914, 1928) и развита в трудах В.С. Доктуровского (1922), В.Н. Сукачева (1926), А.Д. Дубаха (1936, 1945), Н.Я. Каца (1934, 1948, 1971), К.Е. Иванова (1948, 1957, 1972, 1973, 1975, 1980), М.П. Елпатьевского (1957), Н.И. Пьявченко (1945, 1963, 1967, 1972, 1973, 1975), В.В. Романова (1961, 1979), Е.А. Романовой (1961), А.А. Ниценко (1967, 1972), С.Э. Вомперского (1966, 1968, 1994), Л.П. Смоляка (1969), И.Д. Богдановской-Гиенэф (1969), Ф.З. Глебова (1969), А.А. Храмова и В.И. Валущкого (1977), А.К. Денисова (1978), М.С. Боч и В.В. Мазинга (1979), Кирюшкина В.Н. (1980), О.Л. Лисс и Н.А. Березиной (1976, 1978, 1981), В.Н. Олюнина (1977), А.А. Корепанова (1984), В.К. Бахнова (1986, 2006), О.Л. Кузнецова (1989, 2006) и многих других исследователей.

Образование болотных биогеоценозов является сложным, внутренне противоречивым процессом, происходящим на основе взаимодействия абиотических и биотических факторов (Пьявченко, 1972; Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). Пути образования болот можно свести к двум основным случаям (Сукачев, 1926; Пьявченко, 1963; Ниценко, 1967; Лисс, Астахова, 1982). В первом случае болота образуются на месте водоемов с открытой водной поверхностью. В зависимости от глубины водоемов и химического состава их воды зарастание их растительностью происходит двояко: либо путем образования сфагновых сплавин (когда вода бедна минеральными веществами), либо путем постепенного накопления сапропеля – продукта жизнедеятельности планктона, остатки которого падают на дно. По мере уменьшения глубины водоемы постепенно зарастают водно-болотной растительностью и начинался процесс отложения торфа. Мелководные водоемы зарастают водно-болотной растительностью и превращаются в торфяники, минуя стадию отложения сапропеля. В таких торфяниках под залежью торфа находятся озерные мергели, глины, пески. Во втором случае болота образуются

на суше в понижениях рельефа при избыточном увлажнении минеральных почв. При этом проникновение в почву кислорода воздуха резко уменьшается; вода, проходя через гумусовый горизонт почвы, полностью лишается растворенного кислорода. Возникший абсолютный анаэробнозис приводит к развитию восстановительных процессов и оглеению минеральных горизонтов, подавлению жизнедеятельности аэробных микроорганизмов-сапрофагов, разрушающих растительные остатки. В результате над поверхностью минеральной почвы начинается отложение торфа, представляющего собой полуразложившееся органическое вещество. В дальнейшем эти пути развития сближаются, и когда болото вполне сформировалось, то без исследования торфяной залежи не всегда можно сказать, каким путем оно образовалось. ***Современные крупные болота являются устойчивыми динамическими саморегулирующимися системами, обеспечивающими себе относительную независимость от влияния условий внешней среды.*** Степень устойчивости болот и их влияния на окружающую среду прямо пропорциональна их площади (Лисс, Березина, 1976, 1981).

Современные болотные БГЦ – результат длительной эволюции. По данным многих исследователей (Доктуровский, 1922; Нейштадт, 1957; Кац, 1971; Козловская, Медведева, Пьявченко, 1978; Лисс, Березина, 1976, 1981), возраст крупных болот, возникших в глубоких озерных котловинах на территории Европы, не превышает 12–15 тыс. лет, т.к. все они возникли после отступления ледника. За этот период времени на этой территории несколько раз происходили изменения климата, что не могло не вызывать глубоких изменений в растительном покрове вплоть до передвижения или даже преобразования растительных зон. Следует отметить, что гипотеза о послеледниковых изменениях климата целиком и полностью основана на пыльцевом и ботаническом анализе торфяных разрезов верховых болот. Между тем, если сравнить последовательность слоев на этих разрезах с современной последовательностью олиготрофных смен, выясняются, как считает С.М. Разумовский (1981), два важных обстоятельства:

- 1) за все время существования торфяников олиготрофная смена была вполне идентична современной и даже в основании разрезов не было найдено ни одного вида, который не встречался бы сейчас;
- 2) последовательность слоев подобна современной;
- 3) зная современную сукцессию, легко обнаружить, что «развитие» торфяников неоднократно прерывалось экзогенными факторами и снова начиналось с самых ранних стадий.

Не входя в обсуждение предполагаемых предыдущих климатических периодов, скажем только, что и представления о них основаны, по видимому, на ошибочной интерпретации тех же торфяных разрезов и в основном на изменениях в количестве содержащейся в торфе пыльцы тех или иных древесных пород. Так, преобладание пыльцы ивы рассматривается как признак холодного климата (арктическое время), сосны - теплого и сухого (бореальное время), дуба, ольхи и ели - влажного и теплого (атлантическое время) и т.п. Наиболее известен так называемый пограничный горизонт, датируемый приблизительно 500 г. до н.э. (Доктуровский, 1922; Нейштадт, 1957). На разрезах торфяников этот горизонт выглядит как слой торфа, отложенный последней сфагновой стадией олиготрофной сукцессии (*Sph. fuscum*) и содержащий остатки пней и стволов сосны - породы еще более зрелой стадии. Под ним последовательно залегает торф предыдущих стадий той же смены, а над ним та же смена начинается снова с самой первой стадии. Образование «пограничного горизонта» обычно связывают с особенно сухим и теплым (суббореальным) климатическим периодом, после которого якобы наступило влажное и холодное «субатлантическое» время. В действительности описанная стратиграфическая картина свидетельствует, по мнению С.М. Разумовского (1981), лишь об одном: около 500 года до н.э. болота, до того времени проходившие «нормальную» сукцессию, подверглись затоплению. Трудно сказать, чем оно было вызвано – действительно ли увеличением годовой суммы осадков или повышением базиса эрозии.

Существенно также, что в очень многих разрезах нижняя часть сложена не олиготрофными, а мезо- или евтрофными торфами. Это обстоятельство указывает на значительное уменьшение проточности, т.е. подпруживание водотоков, которое, вызвав топографическую смену, не могло не вызвать одновременного обводнения болота. Даже если пыльцевые спектры и отражают в какой-то мере действительные количественные соотношения пород, то эти данные, по мнению С.М. Разумовского (1981), **вовсе не дают права однозначно судить об изменениях климата**, поскольку эти изменения могут определяться стадиями **естественных сукцессий** болотных фитоценозов. Появление на торфяниках сосны и *Sphagnum fuscum* - обычное явление, неизбежное в ходе сукцессии при стабильном климате и стабильном же гидрологическом режиме. Нормальная длительность олиготрофной сукцессии значительно менее 12 тыс. лет и вероятно не превышает 1000 лет (Разумовский, 1981). Насколько же велик этот срок по сравнению с частотой климатических из-

менений, вызывающих разрушение или хотя бы перемещение самих сукцессионных систем, не вполне ясно?

Есть еще одно обстоятельство, не позволяющее отождествлять фактический возраст глубоких торфяников и длительность сукцессии. Давно замечено, что стадийное состояние верховых торфяников связано с их площадью (Разумовский, 1981). Если небольшие болота, как правило, облесены, то крупные массивы находятся в состоянии безлесного субклимакса, вызванного дефицитом семян сосны в центре массива и последующим экзогенным разрушением торфа. Такие торфяники стабилизировались на неопределенный срок и потому вообще не дают возможности судить о скорости сукцессии. О длительности подобного стабильного циклического состояния можно судить хотя бы по тому, что Н.Я. Кац (1934) обнаружил на одном из болот Ивановской области, где верхние 3 м залежи образовались именно в результате циклических смен.

Эндогенные циклические смены на моховых болотах описывались неоднократно. Ю.Д. Цинзерлинг (1938) и А.П. Шенников (1964) вообще рассматривают олиготрофное болото как комплекс сообществ, находящихся в состоянии бесконечной циклической смены. По достижении наиболее ксерофильной стадии – ассоциаций с господством *Sphagnum fuscum* – происходит (под влиянием внутренних причин) образование дистрофных водоемов, в которых смена начинается снова с наиболее гидрофильных сообществ. По Х. Штеффену (Steffen, 1931), С. Кульчиньскому (Kulczinski, 1939, 1940) и В. Павловскому (Pawlowski, 1959), на олиготрофных болотах Польши обычной формой развития является циклическая «регенерация»: по мере нарастания гидрофильного *Sphagnum cuspidatum* в мочажинах он сменяется *Sph. fuscum*; при этом ранее существовавшие кочки *Sph. fuscum* останавливаются в росте, а затем оказываются в положении мочажин; *Sph. fuscum* на них отмирает, сменяясь *Sph. cuspidatum*; и т.д. Общее нарастание поверхности болота, происходящее в результате множества таких мелких циклов, прекращается лишь тогда, когда общая крутизна склонов болота вызовет эрозию торфа. Образовавшиеся при этом водоемы заселит *Sph. cuspidatum*, и начнется новый большой цикл.

Болота, согласно современным представлениям (Лопатин, 1980; Бахнов, 1986, 2006; Герасименко, Ипатов, Салтыковская, 1998; Денисенков, 2000), в своем развитии проходят несколько стадий. По мере накопления торфа и благодаря его физическим свойствам рост болота в высоту постепенно замедляется. Поверхность его начинает сжиматься в

складки перпендикулярные основному направлению стока, в результате чего образуются гряды и мочажины, приводящие к развитию грядово-мочажинного комплекса. В дальнейшем гряды становятся более сухими, а мочажины наоборот более обводненными. Они могут превратиться в римпи (пятна голого торфа) или в озерки и тогда образуется грядово-озерковый комплекс. Далее вторичные озерки могут сливаться и образовывать более крупные вторичные озера. В результате естественного хода сукцессии биогеоценозов происходит увеличение обводнения болот и они вступают в свою завершающую фазу развития, называемую дистрофной. Что же будет происходить дальше с этими болотами? Основных версий может быть три: образование озера, обсыхание или вторичное заболачивание. Вернее всего цикл вновь повторится.

Совокупным результатом деятельности болотных фитоценозов и абиотических факторов среды является торф – специфический сложный природный материал, состоящий из разнообразных химических органических и неорганических компонентов. Накопление торфа – это современный этап образования бурого угля (Лисс, Астахова, 1982). Торф, таким образом, - незрелый уголь. В силу постоянного закрепления торфом подвижных биогенных элементов происходит постепенное отчуждение некоторой их доли из биологического круговорота, что в конечном итоге приводит к дефициту ряда компонентов питания даже у весьма нетребовательных сфагновых мхов. Следовательно, деградация сфагнового покрова на заключительных стадиях развития болот свидетельствует о том, что основной источник зольных элементов, определяющий сукцессии фитоценозов и обеспечивающий их потребность в питании, иссяк. Общий ход эволюции болот отображает рис. 1.1.



Рис. 1.1. Общее направление развития болот и темпы нарастания органического вещества на различных стадиях их развития

Далеко не все болота проходят полный цикл эволюции, представленный на данном рисунке. Они, в зависимости от физико-географических условий местности, могут развиваться по укороченным циклам, начинаясь с мезотрофной или же олиготрофной стадий. Общим направлением сукцессий является уменьшение видового разнообразия растительности и снижение интенсивности биотических процессов.

В северных районах европейской части России и в Западной Сибири болотообразовательный процесс прогрессирует (Лисс, Астахова, 1982; Герасименко, Ипатов, Салтыковская, 1998). Так, аэровизуальные наблюдения болотоведов в Карелии, проведенные в 1978 году, констатировали интенсивное наступление сфагновых болот на прилегающие суходольные леса, а наземные исследования показали, что в контактной зоне болота с лесом мощный кустарниково-сфагновый покров внедряется в лесные опушки на десятки метров, несмотря на приподнятость их над уровнем болота на полметра и более.

1.2. Особенности болот как среды обитания фитоценозов

Среда обитания болотных фитоценозов весьма специфична. Эту специфику определяет, прежде всего, субстрат, на котором произрастают растения - торф, который является одновременно и продуктом их жизнедеятельности. Он образуется в результате накопления полуразложившихся остатков болотной растительности при замедленной их гумификации и минерализации в условиях избыточного застойного увлажнения и недостатка кислорода, крайне беден доступными для растений элементами питания, обладает высокой гигроскопичностью, низкой теплопроводностью и рядом других сугубо специфичных физических и химических параметров.

Одно из первых упоминаний о торфе встречается еще у Плиния в 46 году до н.э. (Ниценко, 1967). Первое в России научно обоснованное представление о торфе высказал М.В. Ломоносов в 1763 г. в работе «Первые основания металлургии или рудных дел». В противовес мнению о природе торфа как «горючей» или «жирной земле», он доказывал, что «микроскопы ставят перед глазами, что турфовая материя есть весьма мягкий мох по своему строению и расположению» и «химические опыты показывают перегонкою из турфа те же произведения, как происходит из растений» (по Ниценко, 1967). Сведения же об использовании торфа связаны с именем Петра I, по поручению которого голландский мастер фон Армус начал опыты по его добыванию и сжига-

нию. Петру I принадлежит первое распоряжение об «отыскании» торфяных залежей – указ от 1697 года (Ниценко, 1967).

Научные представления о свойствах торфа и болотных почв нашли отражение в работах Н.Я. Каца (1934), Н.И. Пьявченко (1945, 1963), А.А. Роде (1947), В.Р. Вильямса (1949), И.Н. Скрынниковой (1954), А.А. Гребенщиковой (1956), Л.В. Пигулевской и В.Е. Раковского (1957), В.В. Романова (1961), М.Н. Никонова (1967), С.Э. Вомперского (1968), К.К. Павловой (1969), В.А. Ковды (1973), Н.Ф. Бондаренко и Н.П. Коваленко (1974), И.И. Лиштвана (1975), С.Н. Тюремнова (1976), И.П. Герасимова (1976), Л.Н. Александровой (1980), С.В. Баденковой, О.П. Добродеева, Т.Г. Суховой (1982), Н.А. Караваевой (1982), В.К. Бахнова (1986, 2006), О.П. Добродеева (1990), Е.Г. Нечаевой (1992), Д.И. Московченко (2006) и многих других исследователей. Ими установлено, что торф представляет собой систему, состоящую из органической, минеральной частей и воды. Торф, по сути, – природный слабокислый полифункциональный ионообменник, состоящий из разнообразных химических компонентов органической и неорганической природы. В него входят гидрофильные (целлюлоза, гимицеллюлозы, гуминовые соединения и др.), гидрофобные (битумы, воск) вещества, а также минеральные включения различной степени дисперсности. Органическую часть торфа определяет его флористический состав, вычисляемый по содержанию в нем остатков отдельных видов растений, сохранивших анатомическое строение. Флористический состав – один из основных показателей, определяющих качество торфа, его лесорастительные и агрохимические свойства.

Другой не менее важной характеристикой торфа является степень его разложения, которая представляет собой процентное отношение разложившейся части торфа, т.е. растительных остатков, утративших клеточное строение, ко всей массе торфа (Тюремнов, 1976). Степень разложения торфа, которая зависит от видового состава фитоценозов, химического состава грунтовых вод, влажности и температуры среды, косвенно свидетельствует о степени насыщенности органогенного субстрата биогенными элементами (Бондаренко, Коваленко, 1974; Лиштван, Король, 1975). Со степенью разложения и флористическим составом торфа тесно связаны его влагоёмкость, зольность и объемная масса. Наличие этой связи позволило исследователям вывести уравнения регрессии для определения объемной массы по показателям зольности (Нестеренко, 1979) и степени разложения торфа (Лопатин, Пятецкий, 1977). Со степенью разложения торфа связано также количество гумусовых веществ в нем (Бахнов, 1986, 2006). С повышением степени разложения

торфа в нем увеличивается содержание гумусовых веществ. Гумификация в верховых торфах идет с преобладанием фульвокислот, а в низинных - гуминовых кислот.

Многие химические элементы, особенно металлы, способны образовывать с органическим веществом довольно прочные соединения, которые, в зависимости от условий среды, могут мигрировать или же находиться в неподвижном состоянии (Манская и др., 1960; Дроздова, 1963). Так, в частности, Н.Ф. Кунунниковой (1971) показано, что торф способен поглощать из раствора 50-75% марганца и кобальта, 87-98% меди от их исходного количества. Причем в процессе десорбции в водную вытяжку переходит только кобальт, да и то в очень небольшом количестве (4%). Медь, внесенная в торф в виде водного раствора из расчета 500 мг/кг, очень быстро и прочно фиксируется им (Бахнов, 1986). Торфяные почвы проявляют высокую поглощательную способность в отношении фосфат-ионов (Дудинец, 1973; Лапа, 1976). Решающая роль в связывании ионов принадлежит гуминовым кислотам (Белькевич, Чистова, 1957; Буркат, 1960; Салаи, 1964).

В силу постоянного закрепления торфом подвижных биогенных элементов происходит постепенное отчуждение некоторой доли их из биологического круговорота, что в конечном итоге приводит к дефициту ряда компонентов питания даже у весьма нетребовательных сфагновых мхов. На изменение минерального питания растения реагируют снижением продукционного процесса, что, в свою очередь, ведет к сокращению темпов торфонакопления и расхода влаги на транспирацию (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). В силу этих обстоятельств, обусловленных естественным ходом развития биогеоценоза, на поверхности болот постепенно накапливается «свободная» влага, которая перераспределяется по микропонижениям.

Торфяные залежи характеризуются чередованием пластов торфа различного флористического состава, степени разложения и содержания химических элементов (табл. 1.2), что связывают обычно с пожарами и изменениями климата (Бахнов, 1986, 2006). Одной из причин образования прослоек внутри торфяного пласта являются сукцессии фитоценозов (Разумовский, 1981). Проведенный нами кластерный анализ показал, что прослойки торфа объединяются между собой по структуре химических элементов в определенные группы (рис. 1.2), как и химические элементы друг с другом (рис. 1.3). Это объединение не случайно, а определяется, на наш взгляд, действием механизмов самоорганизации болотных экосистем.

Таблица 1.2. Распределение биогенных элементов в органогенном профиле болотных почв (по В.К. Бахнову, 1986)

Глубина, см	Содержание химических элементов, мг/дм ³							
	K	Ca	Mg	Fe	Na	Mn	Cu	Zn
0-10	69	93	34	84	15	7,5	0,27	1,3
10-20	57	88	39	99	17	5,1	0,20	1,1
20-30	50	144	43	155	11	5,0	0,28	1,4
30-40	22	72	27	40	8	1,0	0,03	0,4
40-60	18	56	22	28	11	0,3	0,03	0,4
80-100	13	67	17	28	8	0,5	0,07	0,4
160-180	16	100	25	39	14	1,0	0,11	0,5
200-220	12	121	30	38	12	1,1	0,15	0,6
300-320	47	132	38	65	50	1,2	0,56	0,5
420-440	22	196	42	95	17	2,1	0,70	0,6
460-480	15	448	70	59	7	2,3	0,25	0,4
500-520	17	532	71	60	8	2,7	0,41	0,4
540-560	20	589	110	75	26	3,6	0,29	0,5
560-580	32	666	104	87	31	3,5	0,42	0,7
580-600	28	1498	104	177	15	12,0	0,40	1,1

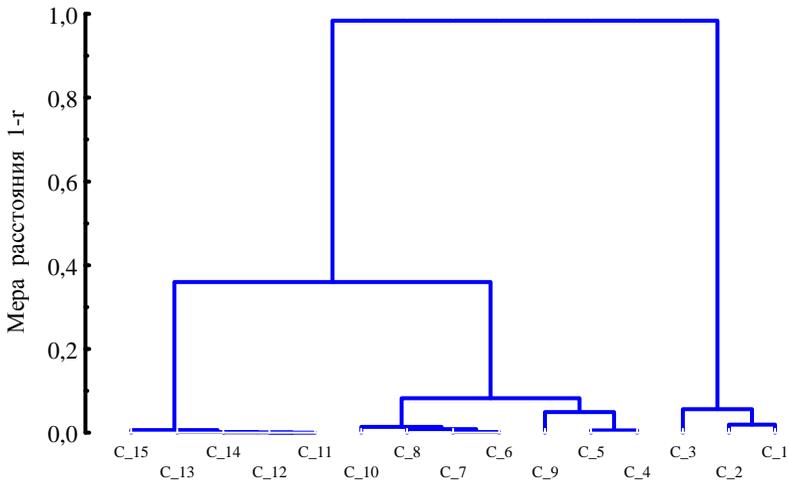


Рис. 1.2. Дендрограмма сходства слоев торфяной залежи по содержанию в них химических элементов

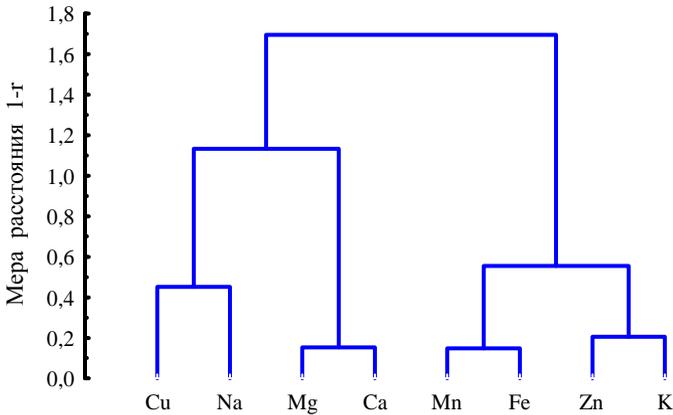


Рис. 1.3. Дендрограмма сходства характера изменения содержания химических элементов в торфе с глубиной залежи

Влияние на растительность оказывает не весь слой торфяной залежи, а только определенная ее часть, которую можно назвать торфяной почвой. Определение понятия «болотная почва» впервые дано И.Н. Скрынниковой (1954). Она понимала под ней верхний, часто маломощный горизонт торфа до глубины распространения корней растений и наиболее низкого уровня залегания грунтовых вод, в котором происходят активные процессы преобразования мертвого органического вещества под действием атмосферного кислорода, микроорганизмов и корневых выделений (экзаметаболитов) растений. Данное определение болотной почвы тождественно понятию «деятельный слой торфяной залежи», в котором наиболее активно протекают процессы газо-, влаго- и теплообмена с окружающей средой и в первую очередь с атмосферой (Иванов, 1948, 1957; Лопатин, 1949; Романов, 1961). Слои торфяной залежи, залегающие глубже, не оказывают заметного влияния на развитие растительности, т.к. биогенные вещества здесь законсервированы в торфе и практически недоступны ей. Однако неправильно думать, что нижние слои торфа являются совершенно инертными и неизменными, т.к. в них также протекают процессы преобразования органического вещества, хотя скорость их здесь намного ниже, чем в деятельном слое (Пигулевская, Раковский, 1957).

Значительно большее влияние на болотные фитоценозы оказывает не торф, который крайне беден доступными для растений элементами питания, а химический состав грунтовых вод (Бахнов, 1986, 2006; Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). Болотную воду следует рассматривать

как вытяжку, в которую из торфа переходят элементы, находящиеся в наиболее подвижном состоянии и хорошо доступные растениям (Воронков, Соколова, 1949; Воронков, 1951; Цыганенко, 1962; Тюремнов, Ларгина, 1966, 1968; Калужный, 1972; Калужный, Левандовская, 1974, 1977). Для болотных вод характерно высокое содержание органических веществ, главным образом фульвокислот, количество которых связано со степенью разложения торфа. Основными компонентами минерального состава болотной воды являются кальций, магний, натрий, калий, гидрокарбонаты, карбонаты, сульфаты и хлориды, а во взвесах преобладают кремний (в водах верховых болот разрушается даже кварц!) и алюминий.

Степень минерализации воды верховых болот зависит не столько от химического состава торфа, который является мощным геохимическим барьером, оказывающим большое влияние на миграцию зольных элементов, сколько от характера подстилающих грунтов и химического состава подземных вод (Богдановская-Гиенэф, 1969; Бахнов, 1986, 2006; Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). На формирование химического состава воды болот оказывает влияние как количество выпадающих осадков, так и их химический состав (Бахнов, 1986; Черняев, Черняева, Еремеева, 1989), зависящий от содержания атмосферных аэрозолей (Пьявченко, 1959; Дроздова, 1964; Черняева, 1978; Глухова, 1986), основную которых составляет космическая пыль (Голенецкий, Малахов, Степанок, 1983). Атмосферные осадки и аэрозоли, которые нестабильны как по количеству, так и по составу, являются одними из основных источников поступления на верховые болота многих элементов питания растений. А.М. Черняев, Л.Е. Черняева и М.Н. Еремеева (1989), сравнив результаты химических анализов атмосферных осадков и болотных вод, пришли к выводу о том, что минерализация болотных вод выше, чем минерализация атмосферных осадков, а колебания минерализации болотных вод больше, чем изменение минерализации атмосферных осадков. Объясняется это тем, что минерализация болотных вод определяется не только атмосферными осадками, но и целым рядом других факторов. Минерализация воды болот зависит, в частности, от их площади, глубины и положения в рельефе.

Вода, содержащаяся в торфянике, представляет собой не мертвое, неподвижное тело, а циркулирует в нем, являясь мощным средоформирующим фактором (Богдановская-Гиенэф, 1969; Сирин, 1989, 1999). Движение воды внутри торфяной залежи замедленно в силу большой водоудерживающей способности и слабой фильтрации торфа (Доктуровский, 1922; Сукачев, 1926). Скорость фильтрации воды определяется

главным образом степенью разложения торфа, составляя в нижних слоях 0,18 см/час. Активный водообмен наблюдается лишь в деятельном слое, мощность которого в различных болотных биогеоценозах неодинакова, достигая по одним данным 95 см (Иванов, 1957; Болота Западной Сибири ..., 1976), а по другим (Сирин, 1993, 1999) – более одного метра, превышая слой сезонных флуктуаций уровня грунтовых вод (УГВ) более чем в два раза.

Водный режим болот складывается из многих параметров, обладающих не только сезонной, но и многолетней изменчивостью. К ним относятся глубина стояния воды, количество и состав растворенных солей, кислотность, содержание кислорода (Иванов, 1957; Романов, 1961; Богдановская-Гиенэф, 1969; Ниценко, 1972; Боч, 1972; Черняева, 1978; Корепанов, 1984; Бахнов, 1986, 2006; Черняев, Черняева, Еремеева, 1989; Демаков, 1992, 2002; Демаков, Сафин, 2006, 2009; Демаков, Сафин, Богданов, 2010). Установлено, что УГВ наиболее высок весной сразу же после схода снежного покрова. В течение лета он постепенно опускается, достигая минимума в августе-сентябре. Поднятия УГВ приводит к ухудшению условий аэрации почвы в корнеобитаемом слое (Крамер, Козловский, 1963; Веретенников, 1968; Долгушин, 1973; Русаленко, 1983), ослаблению и даже отмиранию древостоев в пониженных элементах рельефа. Это явление, известно среди лесоводов как «вымочка» древостоев. Оно является одним из наиболее ярких проявлений природных климатических циклов, часто отмечаемое исследователями во влажные их фазы во многих частях лесной и лесостепной зон Евразии, приводящее к гибели лесов на значительных площадях (Арефьева, Кеммерих, 1951; Никольский, 1951; Пьявченко, Кошечев, 1955; Denyer, Riley, 1964; Bumbieris, 1976; Ушаков, 1978; Абашкин, 1982; Рожков, Козак, 1989) и способствующее образованию очагов массового размножения ксилофильных насекомых, (Маслов, Кутеев, Прибылова, 1973; Кривошеина, 1987; Демаков, 1992, 2000, 2005; Маслов, Петерсон, 1999), усиливающих отрицательное влияние на насаждения действия избыточного увлажнения.

Минерализация болотных вод наименьшая в паводковый период, а затем она в течение лета постепенно нарастает (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). Осенью следует некоторое ее снижение за счет разбавления болотных вод атмосферными осадками, а также ослабления процессов разложения торфа. Далее минерализация вновь нарастает вследствие начинающегося процесса вымораживания. Наибольшая минерализация наблюдается в период максимальной глубины промерзания болот. Общая тенденция увеличения минерализации в зимние месяцы и

резкого уменьшения в поводочный период сохраняется почти во все годы, хотя в некоторых случаях замечены отклонения. В период вегетации формирование химического состава болотных вод происходит под влиянием двух факторов: активизации биологических процессов, вследствие которых болотные растения потребляют значительную часть минеральных компонентов из болотной воды, и процесса испарения, повышающего концентрацию ионов в растворе. Последний усиливается еще и тем, что выше уровня болотных вод происходит интенсивный распад органических веществ. Освободившиеся минеральные компоненты остаются в порах торфа, а выпадающие атмосферные осадки при инфильтрации вымывают их, увеличивая тем самым количественное содержание ионов в болотных водах (Калюжный, 1972; Калюжный, Левандовская, 1974, 1977). Установлено, что минерализация болотных вод изменяется в многолетнем плане в очень больших пределах: на верховых болотах – от 9,8 до 146,3 мг/л, низинных – от 25,8 до 2350,8 мг/л.

Содержание в воде растворенных органических веществ также подвержено сезонным изменениям. Наименьшее значение бихроматной окисляемости, свидетельствующей о комплексном содержании органических веществ, характерно для весеннего периода. Летом, когда происходит интенсификация биохимических процессов, способствующих переводу органического вещества в растворимые формы и высвобождению катионов металлов из органо-минеральных комплексов, окисляемость возрастает (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). Осенью водорастворимые органические вещества выносятся с дождевыми водами за пределы болота. Органические вещества содержат в своем составе органические кислоты, поэтому между окисляемостью и водородным показателем существует определенная зависимость: рН уменьшается с увеличением окисляемости. Особенно четко эта зависимость выражена для вод болот верхового типа.

Установлено (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989), что на основе общей минерализации и ионного состава (HCO_3 , SO_4 , Cl) вод выделяются закономерности пространственного распределения болот. Так, вода верховых болот Северного Урала в подавляющем большинстве случаев сульфатно-хлоридная. В южном направлении наблюдается постепенное, но четко выраженное относительное увеличение содержания хлора, что на крайнем юге иногда приводит к хлоридно-сульфатному или даже хлоридному составу воды. Использовать для выявления закономерностей пространственного распределения болот катионы не целесообразно, т.к. они формируются за счет поступления элементов из подсти-

лающих горных пород, имеющих весьма разнообразный геохимический состав.

Большое влияние на формирование и развитие фитоценозов оказывает микрорельеф (Раменский, 1938), который на болотах довольно хорошо выражен (Иванов, 1957; Вомперский, 1966, 1968; Блинцов, Ипатьев, 1974), образуясь за счет неравномерного нарастания болотной растительности, приствольных возвышений, неровностей поверхности почвы от ветровала, заросших разлагающихся пней, колод, а также от неравномерной осадки торфа. Экологическое значение микрорельефа для произрастания болотных фитоценозов изучено пока крайне слабо. Установлено, к примеру, что микроповышениям, размер которых по вертикали достигает 20-40 см, а занимаемая площадь - 50%, свойственен довольно благоприятный для развития древесных растений режим аэрации, влажности и температуры, вследствие чего они более насыщены их корнями, чем микрозападинки (Вомперский, 1966, 1968). Лесоводственное значение микроповышений возрастает от бедных почв к богатым. В условиях избытка влаги микроповышения часто являются единственным местом, где приживается самосев древесных пород. Наибольшее значение для древесных пород микроповышения имеют весной и в начале лета. Микрозападинки, будучи пересыщенными водой в течение большей части вегетационного периода, совершенно не осваиваются активными сосущими корнями растений, а лишь «прошиты» проводящими корнями, которые ветвятся в основном вокруг кочек (рис. 1.4).



Рис. 1.4. Концентрация корней подростка сосны на кочках (по С.Э. Вомперскому, 1966)

Микрорельеф поверхности болот оказывает значительное влияние и на структуру подполюговых фитоценозов (Waddington, Roulet, 1996; Trumbore et al., 1999; Malmer, Wallen, 1999; Belyea, Clymo, 2001; Moore et al., 2002; Nungesser, 2003), особенно мохового покрова, вызывая образование их комплексности и неравномерности плотности размещения растений (Разумовский, 1981). Так, к примеру, распространение *Sphagnum magellanicum* на верховом болоте локализовано в основном очень мелкими микроповышениями (Смоляницкий, 1971, 1977). Существенно различается и строение растений, произрастающих на различных элементах микрорельефа: в мочажинках преобладают густоветвистые формы, а на кочках – редковетвистые.

Успешному выживанию растений на болотах в условиях недостатка питательных веществ и кислорода, а также высокой кислотности среды способствуют их консортивные связи с грибами-микоризообразователями (Баландина, Мусина, 1990; Крылова, Прокошева, 1995).

1.3. Структурная организация, продуктивность и динамика болотных фитоценозов

Основными проблемными вопросами изучения болотных биогеоценозов, как считает Н.И. Пьявченко (1972, 1973), являются: 1) закономерности структурной организации; 2) динамика; 3) биологическая продуктивность и материально-энергетический баланс; 4) типология и классификация; 5) районирование. Изучение структурной организации и продуктивности болотных фитоценозов, имеющее большое значение для практического использования ресурсов болот и познания их генезиса и эволюции, представляет собой комплексную задачу, составляющую предмет различных научных дисциплин (ботаники, биогеоценологии, экологии, лесоведения и лесной таксации), которая сегодня окончательно не решена. Сведения о флоре и растительности болот России нашли отражение в работах В.С. Доктуровского (1922), Д.А. Герасимова (1923), В.Н. Сукачева (1926), Ю.Д. Цинзерлинг (1938), Н.Я. Каца (1948), В.Д. Лопатина (1949), М.М. Даниловой (1964), Г.Г. Яснопольской (1965), С.Н. Тюремнова и И.Ф. Ларгина (1968), Ф.З. Глебова (1969), А.А. Генкеля (1974), Р.Н. Алексеевой (1974, 1988, 2010), Л.П. Рысина (1975), А.А. Храмова и В.И. Валуцкого (1977), М.С. Боч с соавторами (1979, 1993), О.Л. Лисс и В.Г. Астаховой (1982), С.Г. Самбук (1991), О.В. Галаниной (2004), И.В. Благовещенского (2006), О.Л. Кузнецова (1989, 2006), Н.Н. Гончаровой (2007) и многих других исследователей. Ими установлено, что растительность болот, благодаря их специфиче-

ским экологическим условиям, весьма оригинальна, довольно разнообразна и имеет большие региональные особенности, связанные с физико-географическими условиями. Флора включает многие хозяйственно ценные и редкие виды растений. Детального изучения флоры и растительности болот Республики Марий Эл не проводилось.

Внимание к проблеме первичной продуктивности биогеоценозов суши стало особенно пристальным во второй половине XX века (Усольцев, 1998, 2001), что связано с острой потребностью в оптимизации природопользования и расширенном воспроизводстве всех видов природных ресурсов, в первую очередь возобновимых. В настоящее время акцент сместился в сторону оценки роли лесных и болотных экосистем в глобальном углеродном балансе (Исаев и др. 1993; Ефремов, Ефремова, Мелентьева, 1994; Боч и др., 1994; Вомперский, 1994; Уткин, 1995; Моисеев и др., 2000, 2004; Уткин и др. 2001; Инишева, Головацкая, 2002; Курбанов, 2002; Углерод ..., 1994, 2005; Замолодчиков и др., 2005). Алгоритм решения этой задачи представляет собой следующую последовательность действий по количественной оценке:

- 1) характера распределения органического вещества между различными компонентами экосистемы, что дает представление об их роли в накоплении и трансформации углерода;
- 2) чистой первичной продукции фитоценоза и характера распределения её по видам растений и их органам;
- 3) видового состава и численности организмов-потребителей и величины изъятия ими первичной продукции фитоценоза;
- 4) годового отпада фитомассы и величины её потоков по видам консументов и редуцентов;
- 5) интенсивности выделения CO_2 в атмосферу гетеротрофами;
- 6) биомассы отпада консументов и редуцентов;
- 7) выноса органического вещества из экосистемы грунтовыми водами.

Практическая реализация данного алгоритма сопряжена, однако, с массой трудностей методического и технического характера, преодоление которых может составить самостоятельную и весьма важную задачу (Демаков, Сафин, 2007). Дело в том, что в потоки углерода в экосистеме вовлечены многие биотические и абиотические компоненты, оказывающие значительное влияние на эффективность его депонирования, которая зависит также и от антропогенной деятельности, естественных изменений климата и природных катастроф, что может быть отображено в виде блок-схемы (рис. 1.5).

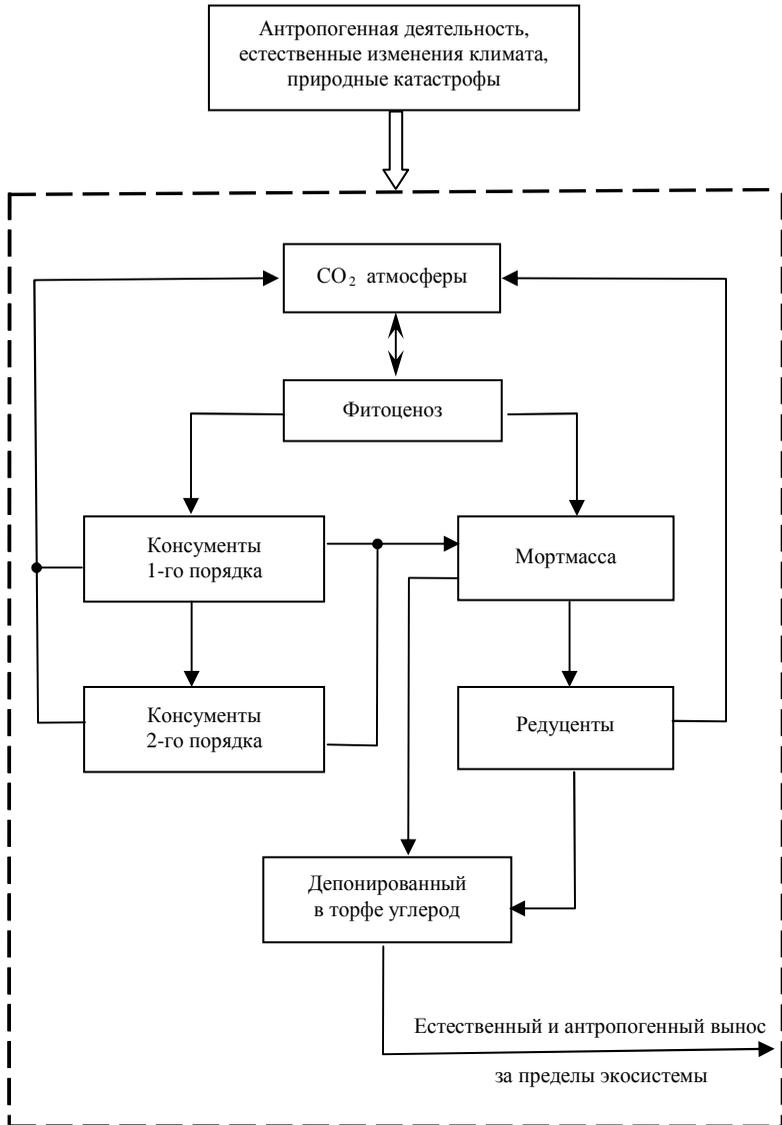


Рис. 1.5. Блок-схема потоков углерода в болотных экосистемах

Органическую массу древостоя вначале измеряли только в единицах объема. В связи с этим рядом авторов были составлены таблицы объемов стволовой древесины и хода роста древостоев. Одним из первых был Варгас де Бедемар (1850). В настоящее время такие таблицы имеются почти по всем древесным породам и регионам России (Усольцев, 2001, 2002, 2003, 2007). Данные о фитомассе крон, хвои и корней деревьев встречаются уже в начале XX столетия в работах М.К. Турского и М.М. Орлова (Усольцев, 1998, 2001). Запасы фитомассы древостоев в разных регионах нашей страны и за рубежом, преследуя самые различные цели, изучали многие исследователи (Челядинова, 1941; Поздняков, 1967, 1975; Базилевич, Дроздов, Родин, 1968; Габеев, 1968, 1976, 1990; Поздняков и др., 1969; Молчанов, 1971; Протопопов, 1971; Смирнов, 1971; Казимиров, Морозова, 1973; Кучко, 1975; Ваганов, Кочаев, Ватковский, 1976; Казимиров и др., 1977, 1978; Семечкина, 1978; Кулагина, 1978; Рождественский, 1979; Гордина, 1979; Лащинский, 1981; Уткин, 1981; Оськина, 1982; Успенский, 1983; Базилевич, 1993; Хлюстов, 1993; Аткин, 1994; Курбанов, 1994; Лебков, Каплина, 1997; Зиганшин, 1999). Полученные результаты обобщены в ряде крупных сводок (Родин, Базилевич, 1965; Уткин, 1975; Ватковский, 1976; Усольцев, 2001, 2003, 2007). Накопленные наукой данные стали надежной основой не только для анализа биологической продуктивности лесов (Биологическая продуктивность ... , 1982; Уткин и др., 1988; Продукционный ..., 2009), но и углеродного цикла (Уткин, 1995; Уткин и др., 2001).

При определении запасов фитомассы лесов важно оценить точность ее учета и выбрать соответствующую математическую обработку эмпирических данных. Обзор работ, посвященных этой проблеме, обобщен А.И. Уткиным (1970, 1975, 1981) и И.В. Кармановой (1976).

В современный период объем публикаций, посвященных изучению биологической продуктивности фитоценозов, в том числе и болотных, огромен и его трудно охватить полностью. Это обогатило науку новой информацией и оригинальными методическими подходами (Уткин, Замолодчиков, Коровин, 1997; Замолодчиков и др., 1998; 2005; Замолодчиков, Уткин, 2000), но в то же время усугубило неоднозначность и противоречивость результатов и предложений, т.к. данные о фитомассе получены различными методами представителями разных отраслей лесной науки и каждого исследователя интересовала обычно лишь часть комплекса морфоструктурных и биопродукционных показателей лесной экосистемы. По одним из них информация чересчур детализирована, а по другим, что встречается гораздо чаще, отсутствует. Например, как отмечает В.А. Усольцев (2001, 2007), лесных таксаторов обычно не ин-

тересует масса корней, а также фитомасса нижних ярусов биогеоценоза. Лесоведы, исследуя биопродуктивность нижних ярусов, обычно не выделяют надземную и подземную части, редко приводят ее полную структуру с разделением на подрост, подлесок и напочвенный покров. Лесные физиологи учитывают чаще всего только массу хвои без ствола и скелета кроны. Редко оценивается масса генеративных органов. В большинстве работ потеряна главная цель исследований – познание закономерностей функционирования и динамики фитоценозов. Оценка фитомассы в ряде случаев представляет собой фетиш.

В настоящее время имеется обширная база данных, характеризующих первичную биологическую продуктивность болот различных типов (Базилевич, 1967, 1993; Пьявченко, 1967; Вомперский, 1968; Молчанов, Полякова, 1974; Глебов, Толейко, 1975; Медведева, Егорова, Антипин, 1977; Храмов, Валуцкий, 1977; Козловская, Медведева, Пьявченко, 1978; Вомперский, Иванов, 1978, 1982; Елина, Кузнецов, Максимов, 1984; Валетов, Кудин, Смоляк, 1985; Усольцев, 2002; Демаков, Сафин, 2006, 2008; Ефимова, 2007). Обобщенные результаты указанных работ показывают зависимость продуктивности болотных фитоценозов от типа болота и соответствующего каждому типу богатства минерального питания растительности. Установлено, что в заболоченных лесах основную массу органического вещества продуцирует древостой, но масса живого напочвенного покрова, особенно мхов, значительно выше, чем в насаждениях на минеральных почвах. С повышением степени заболоченности доля напочвенного покрова возрастает, и роль эдификатора в фитоценозе переходит к сфагновым мхам. В годичном приросте фитомассы лесных болот сфагновые мхи доминируют только в верховом типе, тогда как в низинном и переходном преобладает прирост древесного яруса и на втором месте стоит масса трав и частично кустарничков.

При оценке структурной организации и биологической продуктивности болотных фитоценозов нельзя обойти стороной вопрос о размерной и возрастной структуре древостоев, отражающей закономерности распределения фитомассы и ее накопления. Этому вопросу посвящены исследования Г.Е. Комина (1963, 1967, 1982), С.Э. Вомперского и А.И. Иванова (1978), В.С. Ивковича (1986), Н.Н. Соколова (1988), В.И. Лешок и С.А. Дырenkова (1988), Ю.П. Демакова с соавторами (1997, 2006, 2009). Установлено, что характерной чертой болотных древостоев является сложность их вертикальной структуры и разновозрастность, хотя распределение деревьев по высоте и диаметру в большинстве случаев одномодально. С улучшением условий местопроизрастания (снижение УГВ, повышение степени разложения и зольности торфа) продолжи-

тельность жизни деревьев сосны и коэффициент вариации их возраста увеличиваются.

Оценка первичной биологической продукции древостоев невозможна без выявления особенностей роста деревьев и динамики их радиального годичного прироста. Рост - это не только физиологический, но и информационный процесс (Фрей, 1978), в ходе которого дерево осуществляет свою жизнедеятельность исключительно на основе сигналов внешней среды. Полученная им информация не исчезает при этом бесследно, а постоянно накапливается в различных структурных элементах (ячейках памяти). В качестве основной характеристики при изучении динамики роста деревьев используется доступный и хорошо изученный анатомический признак - ширина годичного кольца, которое состоит из слоев ранней и поздней древесины. Возможность использовать данные по приросту деревьев в качестве показателей изменчивости природных условий и антропогенных воздействий привела к выделению научного направления, получившего название «дендроиндикация» (Яценко-Хмелевский, Лайранд, 1978; Ловелиус, 1979). Познание процесса роста деревьев, выделяющихся среди растений особым долголетием, интересно также и тем, что позволяет ретроспективно восстановить и проанализировать динамику взаимодействия сил в системе «организм - среда» на очень большом временном отрезке, глубже понять механизмы саморегуляции биологических систем, изученные пока крайне слабо.

Эта проблема является одной из центральных в лесоведении, т.к. все исследования сводятся, по сути, к ней, позволяя успешнее решить задачи рационального использования ресурсов леса и эффективного управления их продуктивностью. Кривые динамики таксационных параметров древостоев во времени и созданные на их основе математические модели - важнейшие лесоводственные нормативы, позволяющие оценивать текущее состояние насаждений и корректировать ход их развития в нужном для человека направлении (Алексеев, 1988; Демаков, 2000).

Вопросам прироста древесных растений в различных регионах России и стран СНГ посвящено очень много публикаций (Рубцов, Ильин, 1956; Рудаков, 1958; Шулман, 1958; Галазий, 1959, 1967; Костин, 1961, 1965; Вихров, Колчин, 1967; Комин, 1967, 1968, 1970; 1973, 1974; 1990; Тарасов, 1968; Гортинский, 1969, 1970; Шиятов, 1973, 1981, 1986; Молчанов, 1970, 1976; Розанов, 1972; Битвинскас, 1974, 1981; Полозова, Шиятов, 1975; Лисеев, 1975; Колчин, Черных, 1977; Мелехов, 1979; Черкашин, 1979; Ловелиус, 1979; Полюшкин, 1979, 1983; Евдокимов, 1980; Стравинскене, 1981; Гортинский и др., 1981, 1986; Феклистов, Евдокимов, 1983; Феклистов, Барзут, 1985; Шиятов, Комин, 1986; Шиятов,

Мазепа, 1986; Бузыкин, Дашковская, Хлебопрос, 1986; Бузыкин, Дашковская, Черкашин, 1986; Малоквасов, 1986; Карпавичнос, 1986; Сабиров, 1986; Шиятов, Комин, 1986; Шиятов, Мазепа, 1986; Оленин, Мазепа, 1988; Ваганов, Качаев, 1992; Хлюстов, 1993; Ваганов, Шиятов, Мазепа, 1996; Демитрова, 2000; Демаков, 2001; Андреев и др., 2001; Демаков, Козлова, Медведкова, 2002; Бенькова, Тарасова, 2004; Зуев, Бондаренко, 2004; Магда, Ваганов, 2006; Тишин, 2006). Изучением радиального годичного прироста заболоченных древостоев занимались Г.Е. Комин (1963, 1966, 1971, 1973, 1974), С.М. Оленин (1974, 1976, 1977), Ф.З. Глебов и А.И. Погодина (1972); Ф.З. Глебов и В.И. Литвиненко (1976), Е.А. Ваганов и А.В. Качаев, 1992; Ю.П. Демаков и А.В. Полевщиков (1997), Ю.П. Демаков и И.А. Козлова (2004), Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин и Д.В. Тишин (2007).

Накопленные наукой данные свидетельствуют о том, что только в экстремальных условиях произрастания, где число лимитирующих факторов снижается до минимума, связь между колебаниями условий среды и вариациями показателей годичного прироста деревьев прослеживается довольно четко. Чем больше степень отклонения экологических условий от оптимального, тем меньше ширина годичных колец, причем уменьшение ее происходит при изменении факторов среды как в сторону их недостатка влаги, так и избытка. Этим объясняется в определенной мере одинаковая ширина годичных колец в совершенно разные по погодным условиям годы. В оптимальных условиях произрастания эта связь становится гораздо слабее и изменчивость годичного прироста деревьев вызывается в основном внутриценотическими факторами. У каждого дерева наблюдается при этом своя оригинальная ритмика колебаний прироста, имеющая стохастический характер как во времени, так и в пространстве (Демаков, 2000; Демаков, Исаев, 2009). На прирост деревьев, кроме климатических факторов, оказывают существенное влияние стихийные бедствия (ветровалы, лесные пожары, массовые размножения вредных насекомых) и лесохозяйственная деятельность человека.

Весьма важным вопросом, требующим разрешения при оценке болот в депонировании углерода, является *вопрос о скорости накопления органического вещества в торфяниках*. Этот вопрос имеет давнюю историю и до сих пор окончательно не решен в виду большой его сложности (Tolonen, Turunen, 1995; Ohlson, Okland, 1998; Вомперский и др., 2006). По В.С. Доктуровскому (1922), средняя скорость торфонакопления на Кольском полуострове составляет 2 мм в год. Он же приводит для одного из болот Рязанской Мещеры среднюю величину 10,6 мм (!), указывая, однако, что кочки прирастают всего на 3,2 мм, а мочажины -

на 25,3 мм. Для одного из австрийских болот (датированного по погребенной в нем римской дороге) В.С. Доктуровский приводит скорость 0,7 мм в год. Согласно исследований, проведенных А.Д. Дубахом (1925, 1936), В.Н. Сукачевым (1926), Н.И. Пьявченко (1983), М. Ohlson и R. Okland (1998), годичный прирост торфа и сфагнома, определенный по роснянке и по глубине погребенной шейки корня деревьев сосны, колеблется в различных районах Европейской части России и в Финляндии в больших пределах и не превышает соответственно 0,35...1,35 см и 0,35...5,4 см. В работе А.А. Гребенщиковой (1956) показано, что по мере увеличения гидрофильности мхов их годичный линейный прирост возрастает от 0,6 до 5,2 см.

В связи с развитием радиоуглеродного датирования абсолютного возраста торфяников и их отдельных слоев стало возможным точное определение прироста торфяных залежей в целом и по отдельным периодам голоцена. Так, годичный прирост торфяников Карелии в голоцене (Елина, 1981) составлял в среднем 0,7...0,8 мм, при этом наибольший прирост (1,0...1,2 мм) характерен для атлантического времени (5...8 тыс. лет назад) и наименьший (0,5...0,6 мм) для суббореального (2,5...5 тыс лет назад). По данным Н.И. Пьявченко, Г.А Елиной, В.Н. Чачхиани (1976) он составил 0,45 мм в год. По данным Э. Ильвеса и др. (1974), годичный прирост торфа для торфяников Эстонии колебался в голоцене от 0,1 до 1,9 мм и составил в среднем около 0,4 мм, что близко к величинам, приведенным другими авторами (Лисс, Березина, 1978). Абсолютный возраст торфа на территории Западной Сибири в районе Сибирских Увалов (природный парк Нумто) на глубине всего 25 см составил, по данным Д.В. Московченко (2006), 5540 ± 50 лет, а на глубине 57-60 см - 7830 ± 85 лет, т.е. скорость торфонакопления составляла всего 0,05-0,08 мм в год.

Величина фитомассы у мхов определяется не только площадью проективного покрытия, которая приближается к 100%, но также и плотностью дернины (число стеблей на 1 дм^2) и данной живой части особей. Различия этих параметров, особенно плотности, могут достигать у разных видов мхов значительной величины, что обусловлено особенностями гидрологического режима болот и колебаниями погодных условий (Грабовик, 2001). Многолетние последствия показали, что колебания линейного прироста мхов достигают значительные величины. Так, в разные по условиям увлажнения годы величина прироста *Sph. fuscum* изменялась от 2 до 15 мм, *Sph. fallax* – от 22 до 89 мм, а *Sph. pupillosum* – от 2 до 20 мм. Годичная продукция *Sph. fuscum* изменялась от 0,4 до 2,14 г/дм² год (0,4...2,14 т/га, год), *Sph. fallax* – от 2,54 до 4,3 г/дм², а

Sph. papillosum – от 0,1 до 3,0 г/дм². Линейный прирост *Sph. balticum* – от 8 до 65 мм/год. Продуктивность соответственно от 1,01 до 5, 8 г/дм² и 4,5 до 7,7 г/дм².

Торфонакопление, как считает Н.И. Пьявченко (1983), процесс неэкономный, происходящий с потерей 60...80% первоначальной массы органического вещества и заключенной в нем энергии за счет выноса из болота диспергированных растительных остатков, растворов гуминовых кислот и органоминеральных элементов текучей водой. Это происходит главным образом в процессе оторфовывания растительных остатков в самом верхнем торфогенном горизонте. С увеличением глубины и повышением степени разложения торфа водопроницаемость торфяной залежи уменьшается и процесс оторфовывания затихает. Разумеется, интенсивность выноса зависит от типа болотного массива, его обводненности и проточности, химических особенностей болотной среды и подвижности гуминовых веществ. По данным Л.С. Козловской, В.М. Медведевой и Н.И. Пьявченко (1978), вынос растворенного гумусового материала из неосушенного переходного болота в южной Карелии составил 40 кг/га в год. Из осушенного болота вынос растворенной органики составляет 400 и взвешенных веществ 600 кг/га в год (Лавров, 1980).

1.4. Проблема классификации болот и болотных фитоценозов

Важным этапом проведения исследований является классификация изученных объектов. Болота, как было отмечено в предыдущих разделах, являются сложными природными объектами, обладающие большим числом признаков: размером, формой рельефа поверхности, характером водного питания, условиями залегания на местности, характером происхождения, мощностью торфяной залежи, средним уровнем залегания грунтовых вод, их химическим составом, структурой фитоценоза и т.д. Каждый из многочисленных признаков может быть положен в основу классификации, что значительно усложняет задачу (Ниценко, 1972; Пьявченко, 1972; Мазинг, 1974).

Болота, согласно Немецкой Гумусовой комиссии, было предложено разделять на *плоские* и *возвышенные* (Вебер, 1908). Плоские болота имеют ровную или слабовогнутую поверхность и располагаются в понижениях. Их воды богаты питательными веществами. Они подразделяются на низинные и переходные. На низинных болотах в растительном покрове сфагнумы почти отсутствуют, а на переходных их участие значительно. Возвышенные болота имеют выпуклую поверхность, вода очень бедна питательными веществами, в растительном покрове господствуют сфагновые мхи.

В российской науке болота с давних пор принято подразделять, исходя из условий водного питания, на *верховые* (атмосферного питания), *низинные* и *переходные* (грунтового питания), а исходя из растительности – на *олиготрофные, мезотрофные и евтрофные* (Доктуровский, 1922; Сукачев, 1926; Пьявченко, 1963; Ниценко, 1967). Эти понятия широко используются также и в современном болотоведении, однако вопрос о их четких определениях и разграничениях типов болот относится до сих пор к числу окончательно не решенных (Ниценко, 1972). В связи с этим необходимо, прежде всего, обсудить аспекты и границы применения данных понятий с позиций биогеоценологии к различным объектам болотоведения – *типу водного питания болот, торфу, торфяной залежи, растительности и, наконец, к болотным массивам в целом.*

Классификация болот и болотных биогеоценозов базируется в настоящее время в основном типе водного питания болот, определяющего степень богатства вод минеральными веществами. Тип водного питания, как принято считать (Ниценко, 1963, 1972), обуславливает характер и состав фитоценоза, тип торфа, степень его разложения, кислотность и богатство зольными элементами. Тип водного питания, таким образом, представляет собой как бы паспорт болота, характеризующий его настоящее и указывающий на будущее (Пьявченко, 1972). Утверждение о ведущей роли поступающей в болота воды в процессе их формирования основано на различии степени минерализации и химического состава наличных грунтовых вод. Малое количество элементов питания, свойственное верховым болотам, объясняют формированием их гидрологического режима исключительно атмосферными осадками. Напротив, высокую минерализацию вод низинных болот считают результатом обводнения их жесткими грунтовыми водами.

Традиционные представления о том, что верховыми являются болота исключительно атмосферного питания, а низинными – грунтового, находят возражения и среди некоторых известных болотоведов (Ниценко, 1967, 1972; Богдановская-Гиенэф, 1969). Есть сведения о том, что на территории Западной Сибири значительные по площади массивы верховых болот обводняются грунтовыми водами, а низинные, наоборот, атмосферными осадками (Рассказов и др., 1969). А.А. Ниценко (1967, 1972) предложил отказаться от подразделения болот по типам водного питания, а минеральный состав их вод не связывать с типом вод, питающих болото, т.к. воды, поступающие на болота и циркулирующие в торфяной залежи, имеют в итоге атмосферное происхождение.

Богатство вод, питающих болото и определяющих их трофность, определяется не только их природой (грунтовые или атмосферные). Грун-

товые воды также неоднородны по химическому составу и зависят от состава и свойств геологических отложений. Степень богатства воды, питающей болота различна, что приводит к значительному разнообразию болотных БГЦ. Так, в классификации Н.И. Пьявченко (1963) только в евтрофном ряду содержится **16 типов леса**, различающихся по породному составу и производительности древостоев, травяно-моховому покрову, гидрологическим условиям и свойствам грунтовых вод. Очевидно, как писал А.А. Ниценко (1972), *следует говорить не о грунтовом питании и противоположном ему атмосферном, а о грунтовых водах разного химизма, в различной степени связанных с системой грунтовых вод окружающих суходолов, по-разному затрагивающих в своей циркуляции толщу минерального дна.*

Поверхностный сток действительно не оказывает существенного влияния на формирование минерального состава болотных вод, так как на облесенных водосборах он крайне мал (табл. 1.3) и большинство лесных биогеоценозов функционирует с ничтожными потерями биодоступных химических элементов, которые практически не выносятся за пределы корнеобитаемого слоя почвы - ризосферы (Фокин и др., 1979; Бахнов, 1986). Следует также отметить, что в ряде случаев сток грунтовых вод не всегда направлен в сторону болот и в ряде случаев он имеет противоположное направление, т.е. обратно уклону поверхности (Орловский, 1945; Роде, 1950). По мере усиления заболачивания усиливается процесс перемещения грунтовых вод от нижних к верхним частям катены (Караваева, 1982). Отрицательное влияние на подвижность некоторых химических элементов (Mg, Co, B, Zn) оказывает также высокое содержание в почвах лесной зоны Fe и Al, которые связывают их в виде различных соединений (Хмелинин, 1981).

Таблица 1.3 – Зависимость коэффициента поверхностного стока и выноса им биогенных элементов от уровня лесистости водосборов (по Ю.Д. Матухно, 1980)

Значения показателей в зависимости от степени облесенности водосборов, %						
0	6	8	30	45	64	100
Коэффициент поверхностного стока						
0,50	0,29	0,19	0,20	0,11	0,10	0,0
Вынос азота, кг/га						
1,284	0,932	0,241	0,342	0,195	0,171	0,0
Вынос фосфора, кг/га						
0,120	0,126	0,037	0,047	0,022	0,014	0,0
Вынос калия, кг/га						
2,905	2,905	0,476	0,648	0,433	0,353	0,0

Ивонна Донатовна Богдановская-Гиенэф (1969) утверждала, что главным фактором заболачивания является водная система местности, в том числе и грунтовые воды. Она писала: «Считать, что глубокие грунтовые воды верхового болота не связаны с его поверхностными слоями и не влияют на торфяной слой, нет никакого основания. Взаимодействие между глубокими слоями грунтовых вод и поверхностными их слоями не менее интенсивно, чем на минеральных грунтах. Не только современные берега являются питающими; из прежних берегов, ныне погребенных под торфом, также могут выклиниваться грунтовые воды» (1969, с. 13-14).

Иной точки зрения придерживались Б.С. Маслов (1967) и В.А. Чесноков (1978), которые утверждали, что роль грунтовых вод в питании болот является незначительной, так как скорость их движения крайне мала. В глинах, по данным В.А. Ковды (1973), она составляет не более 1 м/год, в суглинках – 1 м/сут., в песках – 2-5 м/сут. О слабом перемещении грунтовых вод в болотах свидетельствует, в частности, пестрота их химического состава как в горизонтальном, так и вертикальном направлениях (Бахнов, 1986).

Рассмотрение роли грунтовых вод в снабжении болотных фитоценозов элементами питания будет неполным без учета огромного влияния формировавшейся в течение тысячелетий торфяной залежи, которая служит одновременно мощным аккумулятором многих минеральных и органических веществ, а также геохимическим барьером и физическим препятствием на пути их движения к корнеобитаемому слою.

Концепция атмосферного питания верховых болот минеральными элементами является среди болотоведов наиболее распространенной. Так, Н.И. Пьявченко и З.А. Сибирева (1959) установили, что на поверхность болот ежегодно выпадет вместе с осадками 106-164 кг пыли и 8-11 кг общего азота в переводе на 1 га. Валовое поступление многих химических элементов превышало их потребление растительностью верхового болота. Исключением являлся только фосфор, потребление которого превышало выпадение. Последующие исследования (Пьявченко, 1976), проведенные на болотах Вологодской и Томской областей, показали, что аэральные поступления достигают 277-327 кг/га. В результате многолетних наблюдений в Московской области (Шатилов и др., 1977) установлено, что с осадками ежегодно выпадает от 60 до 470 кг/га химических элементов и соединений, в том числе: SO_4 - 106,5; Cl - 26,5; HCO_3 - 24,9; Mg - 17; Ca - 12,2; Na - 5,3; K - 5,0; N - 9,4 и P - 0,3 кг/га. В Эстонии, по данным Т.Е. Саарман (1979), с атмосферными

осадками поступает в почву ежегодно S - 11,6 кг/га, Ca - 5,8; Mg - 3,4; азота - 2,8; Cl - 2,5; K - 2,0; Fe - 0,7 и P - 0,094 кг/га (в общей сложности 28,9 кг/га). Исследования Т.В. Глуховой (1986), проведенные в Калининской области на Западно-Двинском стационаре ИЛ РАН, показали, что в болота с осадками поступало ежегодно 42,2 кг/га элементов минерального питания (K - 2,6; Na - 2,5; кальция - 4,4; NH₄ - 3,3; HCO₃ - 10,2; SO₄ - 13,1; NO₃ - 4,7; Cl - 1,4), а выносилось с дренажным стоком всего 5,4 кг/га. Минерализация атмосферных осадков в зоне распространения верховых болот на территории европейской части России изменяется от 10 до 25 мг/л, достигая в ряде случаев 100 мг/л (Дроздова и др., 1964; Тюремнов, Ларгина, 1968; Шварцев, 1978). Отмечается неуклонное увеличение в современный период насыщенности атмосферных осадков многими химическими элементами, что является следствием антропогенной деятельности. Химический состав атмосферных осадков определяют: 1) ветровой вынос в атмосферу пылевых частиц, 2) поступление в воздух солей с поверхности морей и океанов, 3) вулканическая деятельность, 4) техногенная деятельность.

По поводу роли атмосферной пыли в обеспечении растительности элементами питания имеются и другие данные. Так, рядом исследователей (Глебов, Толейко, 1975; Морозова, 1978) было установлено, что аэральные поступления S, Ca, Mg, Fe и Si превышают ежегодное их потребление фитоценозами, а поступления же N, K и особенно P, наоборот, недостаточны для удовлетворения потребностей растений.

В.К. Бахнов (1986), основываясь на результатах изучения элементного химического состава основных компонентов болотных биогеоценозов Западной Сибири, а также на анализе литературных сведений, пришел к заключению, что основным источником зольных элементов для болотных фитоценозов служит минеральная почва (минеральный субстрат), предшествовавшая торфонакоплению, а движение химических элементов в процессе развития болот происходит в основном биотическим путем.

Идея о том, что почва, предшествующая заболачиванию, является основным источником зольного питания растительности высказывалась исследователями неоднократно. Так, В.Р. Вильямс (1949) считал причиной образования болот недостаток в почве зольных элементов, а дальнейший процесс заболачивания как следствие саморазвития почв и растительности. Обилие воды в болоте – результат жизнедеятельности растений и присутствия органического вещества - торфа, обладающего высокой влагоемкостью. Эти причины заболачивания хотя и не являются

ведущими в любых условиях, но в лесной зоне, как показали исследования А.А. Роде (1947) и А.А. Немчинова (1957), они действительно способствуют образованию болот. Г.Г. Яснопольская (1965), изучая растительность и торфяную залежь Васюганского болота, указала, что комплексность растительного его покрова отражает особенности минерального субстрата, предшествовавшего заболачиванию. На зависимость содержания некоторых биофильных элементов в торфяной залежи от их концентрации в минеральном субстрате обращали внимание и другие исследователи (Манская и др., 1960; Дроздова, 1963; Вашкевич, 1978). Не отрицали влияния минерального субстрата ложа болота на развитие растительности и классики болотоведения (Доктуровский, 1922; Сукачев, 1926; Ниценко, 1967), однако они считали, что это влияние проявляется лишь в самый начальный период жизни биогеоценозов.

Концепция преимущественно атмосферного питания верховых болот минеральными элементами несостоятельна и потому, что фитоценозы в этих условиях, несмотря на постоянные азральные поступления, неуклонно эволюционируют, достигая в конечном итоге дистрофной стадии (Лопатин, 1980), характеризующейся снижением их продуктивности и прекращением процесса торфообразования.

Торф принято разделять на три типа: низинный, переходный, верховой. Эти типы делятся в свою очередь на подтипы: лесной, лесотопяной, топяной. Подтипы подразделяются на группы. В лесном подтипе одна древесная группа; в лесотопяном – древесно-травяная и древесно-моховая; в топяном – травяная, травяно-моховая и моховая (Никонов, 1967; Промышленная классификация ..., 1969; Пьявченко, 1972; Лиштван, Король, 1975; Тюремнов, 1976). Граница между этими таксономическими единицами производится по зольности, кислотности и флористическому составу торфа. Принято считать, что верховой торф имеет зольность менее 4%, переходный – от 4 до 6-7%, низинный – свыше этого. Понятия «верховой», «переходный», «низинный» означают «малозольный», «среднезольный», «высокозольный». Более объективными критериями служит величина рН солевой вытяжки, общее содержание СаО и степень насыщенности кальцием и магнием. По величине рН торф можно разделить, как считает Н.И. Пьявченко (1963, 1972), на верховой дистрофный (В₁), верховой (В₂), верховой, близкий к переходному (В₃), переходный, близкий к верховому (П₁), переходный (П₂), переходный, близкий к низинному (П₃) и низинный. Эти типы торфа конечно различаются между собой по содержанию золы и агрохимическим свойствам, однако характеризуются довольно большим размахом значе-

ний показателей. Так, зольность торфов верхового типа колеблется от 0,6 до 5,5%, а в отдельных случаях и выше. Колебания показателя рН составляют обычно от 2,8 до 3,6. Критерием разграничения торфов, как считает А.А. Ниценко (1972), бесспорно должен остаться химизм, однако здесь вряд ли можно ограничиваться лишь суммарной зольностью, а необходимо также принимать во внимание: 1) содержание щелочно-земельных и полуторных окислов; 2) кислотность; 3) насыщенность основаниями.

Что же касается индикаторной роли флористического состава торфа, то здесь явно требуется уточнение. Во-первых, эта роль регионально меняется (Ниценко, 1972). Сейчас известно уже много случаев, когда вид торфа, считающийся в средней полосе России верховым, на севере оказывается низинным. Так, торфа Северо-Запада страны богаче кальцием, чем такие же торфа в средней полосе, а подобные им торфа в тундре содержат еще меньше кальция и магния (Боч, 1972). Противники установления типа торфа по флористическому составу утверждают, что масса растительных остатков, составляющих торф, есть не более как безличный «скелет», играющий роль губки, в которой циркулируют растворы разного химизма. Подтверждением этому является большая изменчивость химического состава верхнего слоя торфяной залежи, варьирующего в зависимости от сезона года и погодных условий. Следует также отметить, что содержание золы, кислотность и химический состав торфов в пределах одного и того же типа довольно слабо коррелирует с их ботаническим составом вследствие широкой экологической валентности многих растений-торфообразователей (Пьявченко, 1963, 1972).

Торфяные залежи принято разделять на четыре типа: низинные, переходные, верховые и смешанные. Низинный тип – залежи полностью сложены низинными торфами или перекрыты переходными торфами, но не более чем на 1/2 общей глубины залежи, либо перекрыты верховым, но не более чем на 0,5 м. Переходный тип – сложен полностью или более чем на 1/2 переходными торфами, или перекрыты верховыми торфами, но не более чем на 0,5 м. Верховой тип – полностью сложен верховым торфом или таким, где пласт верховых торфов составляет не менее 1/2 общей глубины залежи (Никонов, 1967; Промышленная классификация ..., 1969; Лиштван, Король, 1975; Тюремнов, 1976). В природе, однако, редко встречаются в чистом виде низинные, переходные или верховые торфяные залежи, так как они часто неоднородны по своей структуре и характеризуются чередованием пластов торфа различного

флористического состава, степени разложения и содержания химических элементов (рис. 1.6), что связывают как с пожарами и изменениями климата, так и сукцессиями фитоценозов (Богдановская-Гиенэф, 1969; Бахнов, 1986).

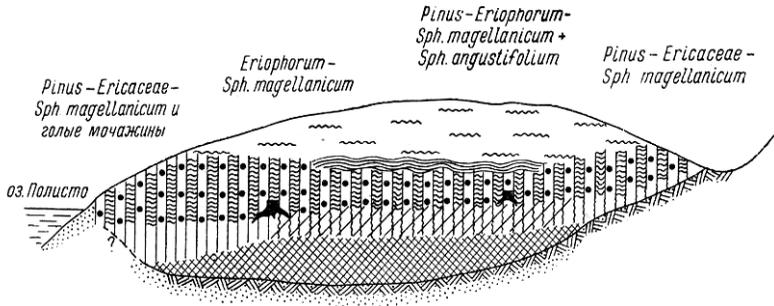


Рис. 1.6. Стратиграфический профиль верхового болота (по Богдановской-Гиенэф, 1969)

По структуре фитоценозов болота делятся, как было отмечено в начале раздела, на евтрофные, мезотрофные и олиготрофные. Дополнительно выделяют еще мезоолиготрофные и гетеротрофные болота (Денисенков, 2000). В качестве основного критерия отнесения болота к тому или иному типу используется степень обеспеченности растительности элементами минерального питания. Вопрос, по сути дела, сводится опять к оценке эдафических условий биотопа, о трудностях и неопределенностях которой шла речь выше. Существуют ли реально виды и ассоциации, встречающиеся только в определенных границах химизма среды? А.А. Ниценко (1972) считает, что вряд ли, так как каждый вид изменяет свое обилие и облик по градиенту любого фактора среды не дискретно, а континуально. При этом часто отмечается эффект взаимодействия и взаимозамещения факторов. Так, к примеру, вид и даже ассоциация может не встречаться при содержании минеральных веществ ниже определенного предела при застойном увлажнении, но далеко переходить за этот рубеж при увеличении снабжения кислородом (хорошо известно, что в ложбинах стока на верховых болотах появляется мезотрофная растительность, хотя никакого возрастания минерализации здесь нет). Встает, естественно, вопрос о том, насколько доказана корреляция между распространением видов и условиями среды точными

измерениями и статистической проверкой. В большинстве случаев, как утверждает А.А. Ниценко (1972), этого нет. Для построения классификации болот по растительному покрову необходимо отражать, по мнению Н.И. Пьявченко (1972), не только присутствие определенных видов растений, но и количественные показатели (проективное покрытие, численность, биомассу), а также глубину распространения корней, вертикальную и горизонтальную структуру фитоценозов.

Болотные фитоценозы классифицируют чаще всего по видовому составу самой растительности (Аболин, 1914, 1928; Сукачев, 1926; Цинзерлинг, 1938; Боч, Мазинг, 1979; Благовещенский, 2006; Кузнецов, 2006, 2007; Гончарова, 2007), выделяя типы, классы и подклассы формаций, субассоциации и ассоциации. При этом используется либо доминантный, либо эколого-фитоценотический подходы. В первом случае таксономические единицы растительности выделяют по доминантам растительного покрова болот, а во втором по «верным» видам (Боч, Смагин, 1993). Каждый из подходов, имея свои достоинства и недостатки, не учитывает флуктуаций фитоценозов в результате изменения гидротермических условий, возникающих под действием колебаний климата (Благовещенский, 2006). Эти подходы не учитывают также определенную инерционность растительности в ходе сукцессий, поскольку смена растительного покрова всегда запаздывает по отношению к изменению условий среды: растения, характеризующие новую стадию развития болота, появляются позднее, в то время как многие виды растительности, в том числе и доминанты, сохраняются от предшествующей стадии (Лопатин, 1972).

Затрудняет классификацию болотных фитоценозов и наличие их комплексности, обусловленной характером микро- и нанорельефа поверхности, приводящего к неоднородности (гетерогенности) гидротермического режима. Комплексность растительного покрова болот – одна из наиболее ярких особенностей его структуры (рис. 1.7). К вопросу о структуре болотных комплексов, их происхождении, классификации исследователи обращаются в своих трудах постоянно (Богдановская-Гиенэф, 1936; Цинзерлинг, 1938; Пьявченко, 1953; Лопатин, 1958; Ниценко, 1960, 1964; Мазинг, 1960, 1969; Кузнецов, 1989, 2006; Денисенков, 2000; Гончарова, 2007). Наиболее детальная морфологическая классификация болотных комплексов была разработана А.А. Ниценко (1960). Комплексность растительного покрова болот возникает в результате того, что многие болота представляют собой сложную систему, формирующуюся в процессе исторического развития нескольких про-

стых болотных массивов, образовавшихся в разных впадинах и какое-то время существовавших самостоятельно, но затем слившихся в единый, но неоднородный массив. Комплексность растительности связана также с элементами микрорельефа и, следовательно, с характером увлажнения поверхности.

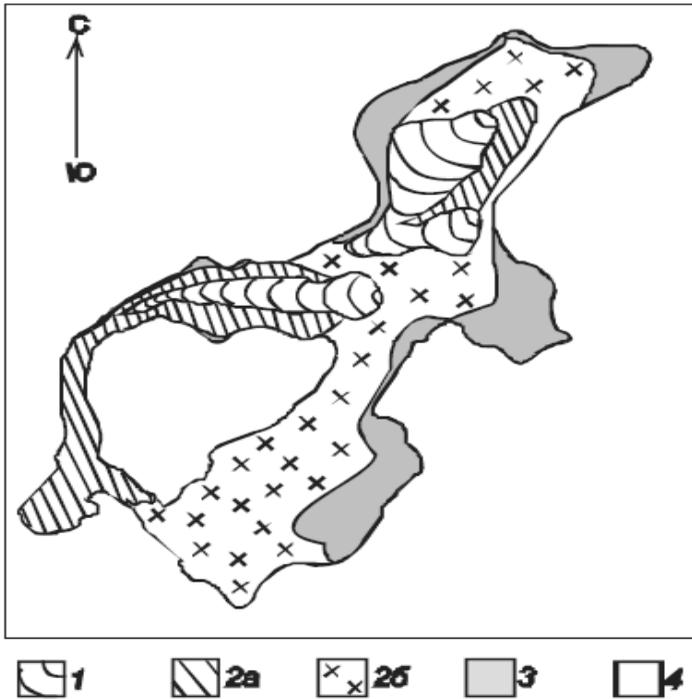


Рис. 1.7. Схема болота Луннюр (по Гончаровой, 2007): 1 – олигомезо-мезоевтрофные грядово-мочажинные комплексы; 2a – олигомезотрофные кочковато-топяные безлесные (зачаточные грядово-мочажинные) комплексы; 2б – олигомезотрофные кочковато-топяные комплексы облесенные сосной; 3 – мозаичные (кочковатые) мезоевтрофные сообщества; 4 – лесная растительность по возвышенностям.

Какие признаки следует использовать для классификации болотных массивов? Тип ландшафта, положение в рельефе местности, водное питание болота, характер его поверхности, торфяную залежь или растительность? Вопрос остается открытым, так как все эти признаки далеко не всегда связаны между собой и не остаются постоянными во времени.

При описании и классификации болот целесообразно, на наш взгляд, использовать весь комплекс их геоморфологических, гидрологических, биоценологических и сукцессионных признаков, что даст возможность наиболее полно учитывать все стороны, этих весьма специфичных и сложных природных образований.

Подводя итог обзору литературы, можно сделать вывод о том, что степень изученности болот как сложных природных объектов довольно высокая, однако остается ряд спорных и невыясненных вопросов. Перечислим наиболее важные на наш взгляд задачи:

1) каковы экологические функции болот на локальном, региональном и международном уровнях?

2) какова степень устойчивости болот на природные изменения состояния окружающей среды и антропогенные воздействия?

3) в каком направлении изменяется заболоченность конкретной территории?

4) как связаны между собой различные параметры болот (геоморфологические, ландшафтные, гидрологические, химические и фитоценологические)?

5) какова динамика химического состава грунтовых вод на болотах и какие факторы ее определяют?

6) каковы закономерности структурной организации, динамики и биологической продуктивности болотных фитоценозов в различных ландшафтах и географических зонах?

7) какие признаки использовать при классификации болот (положение в рельефе, состав подстилающих грунтов, характер водного питания и химизм грунтовых вод, растительность, стадию сукцессии)?

Далеко не все из перечисленных задач могут быть решены в ближайшее время из-за ограниченности трудовых и финансовых ресурсов. Мы в рамках своей работы сосредоточили внимание только на некоторых из них. Остальные задачи ждут своих пытливых и подготовленных исследователей.

Глава 2

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

2.1. Природные условия Марий Эл и их роль в формировании болот

Республика Марий Эл, площадь которой составляет 23,2 тыс. км² (Агроклиматические ресурсы ..., 1972), расположена на востоке европейской части России в среднем течении р. Волги, которая делит ее на две неравных части – Левобережье, или Заволжье, и Правобережье (Предволжье). Географический центр республики находится в точке с координатами 48° восточной долготы и 57° северной широты. Территория Марий Эл вытянута в широтном направлении: расстояние от крайней западной до крайней восточной точки составляет 275 км, а от крайней северной до крайней южной - 150 км. На севере и северо-востоке республика граничит с Кировской областью, на юго-востоке с республикой Татарстан, на юге – с Чувашской республикой, на западе – с Нижегородской областью.

Республика входит в состав Приволжского федерального округа. Она разделена на 14 административных районов, в состав которых входит 167 сельских советов. Имеется 4 города и 19 поселков городского типа. На территории Марий Эл проживает 711,5 тыс. человек, в том числе городское население составляет 449,1 тыс. человек, сельское – 262,4 (36,9%).

Большая часть территории Марий Эл относится к Ветлужско-Унженской провинции лесной зоны Русской равнины (Мильков, 1964; Физико-географическое районирование СССР, 1968). По характеру поверхности ее территория может быть разделена на три части: район высокого правобережья Волги на юго-западе, возвышенную холмистую равнину на северо-востоке и песчаную низменность, занимающую значительную часть площади на западе и в центре (Агроклиматические ресурсы ... , 1972).

Правобережная часть Республики является краем Чувашского овражного плато, круто обрывающегося к долине Волги, которое является частью Приволжской возвышенности. Абсолютные высоты местности составляют 150...190 м. Плато расчленено поймами рек Сумки, Большой и малой Юнги и др., а также густой сетью оврагов и балок.

Наиболее сложным является рельеф возвышенной холмистой равнины, которую с севера на юг пересекает Марийско-Вятский увал (максимальные высоты местности достигают здесь 260-275 м над уровнем моря), представляющий собой антиклинальные поднятия своеобразной формы, простирающиеся в меридиональном направлении на 130 км. Ширина вала колеблется от 20 до 40 км. Западные склоны Марийско-Вятского увала образуют Оршано-Кокшагскую равнину с волнистым рельефом и широкими речными долинами (абсолютные отметки высот колеблются в пределах 125...175 м). Восточные склоны увала образуют Мари-Турекское возвышенное плато с плоскими водоразделами и разветвленными речными долинами (абсолютные отметки высот составляют 150...175 м). К югу Марийско-Вятский увал понижается и переходит в ряд отдельных возвышенностей: Моркинскую, Кленовогорскую, Сотнурскую и др. В северном направлении Марийско-Вятский вал уходит за пределы республики, а в южном – часто пересекается долинами рек, чередующимися обособленными куполообразными вершинами возвышенностей.

К западу Марийско-Вятского увала широкой полосой вдоль левого берега Волги тянется Марийская песчаная низменность (Марийское Полесье), уступом переходящая в ее долину. В связи с тем, что основными объектами наших исследований являлись болота Марийского Полесья, характеристике этого геоморфологического района следует уделить особое внимание. Рельеф поверхности Полесья слабоволнистый, в котором невысокие дюны чередуются с овальными низинами, нередко заболоченными. Абсолютные высоты не превышают здесь 60...100 м. В тектоническом отношении территория Полесья расположена на восточной окраине Русской платформы в пределах Волго-Уральской антеклизы и Чебоксарского прогиба (Васильева, 1979). На кристаллическом фундаменте данного участка в течение длительного времени сформировалась мощная толща осадочных дочетвертичных и четвертичных отложений. Дочетвертичные отложения представлены верхнетатарским подъярусом верхнепермской системы. Литологический состав пород характеризуется переслаиванием песков и песчаников, глин и алевролитов, мергелей и известняков. Поверхность дочетвертичных отложений изрезана эрозийными процессами, поэтому мощность горизонтов часто не выдержана. Понижения заполнены, в основном, четвертичными отложениями, которые отличаются большим разнообразием состава, мощности, условий залегания и происхождения. Они представлены комплексом флювиогляциальных, аллювиально-флювиогляциальных, аллювиальных, аллювиально-делювиальных, озерных и болотных образований, состоя-

щих из песков, суглинков, глин, песчаников (иногда с гравием и галькой), мергелей и торфа. Древние нижне- и среднечетвертичные аллювиальные отложения, сформированные речными потоками, перекрыты более поздними аллювиальными отложениями, слагающими пойму и надпойменные террасы долин рек. Имеют распространение отложения торфа на болотах разных типов, а также отложения донного ила в озерах.

На территории Полесья преобладают аккумулятивные формы рельефа, т.е. созданные в результате накопления вещества. Они представлены речными долинами и озерно-ледниковыми (зандровыми) равнинами. Глубина эрозионного расчленения составляет 25-50 м. Слабая расчлененность территории обуславливает близкое залегание к поверхности грунтовых вод и развитие процесса заболачивания. Овражно-балочная сеть ограничена и представлена в основном ложбинами, через которые происходит сток поверхностных вод в озера, болота, ручьи и реки. В целом рельеф территории Полесья отличается определенной консервативностью.

Залегание зеркала грунтовых вод на территории Полесья определяется в основном характером рельефа. В целом уровень грунтовых вод снижается от водоразделов к руслам водотоков. Местами воды выходят на поверхность, что приводит к заболачиванию территорий. Питание грунтовых вод происходит за счет инфильтрации атмосферных осадков. Кроме того, их горизонт связан с речными водами, которые питают его в период паводков и дренируют в межень. Незначительное подпитывание на локальных площадях осуществляется за счет нижележащих горизонтов подземных вод. По химическому составу подземные воды аллювиального горизонта пресные с минерализацией 100-400 мг/л, гидрокарбонатные магниевые-кальциевые. Железо встречается эпизодически в закисной форме. Реакция воды нейтральная. Водовмещающими породами для первого от поверхности горизонта служат аллювиальные, аллювиально-флювиогляциальные и флювиогляциальные четвертичные отложения (кварцевые пески). Гидродинамическую автономность от подземных вод обеспечивают водонепроницаемые глинисто-алевролитовые породы верхнетатарских отложений.

Основными ландшафтами Полесья являются дюнно-бугристые и пологоволнистые зандровые равнины, покрытые в основном сосняками и березняками, а также пойменные урочища, занятые вдоль крупных рек (Большая Кокшага и Б. Кундыш) дубово-липовыми насаждениями, а вдоль малых рек и ручьев - березовыми или черноольховыми с небольшой примесью ели. В обширных понижениях рельефа на водоразделах

и в притеррасной части пойм рек распространены болота, заросшие безрезняками и черноольшанниками. Верховые болота Полесья заняты сосняками сфагновыми. Имеются также и приозерные ландшафты, часть из которых довольно своеобразна.

По территории республики протекает 476 рек. Их общая длина превышает 7 тыс. километров. Преобладающая часть рек относится к бассейну Волги и лишь небольшая часть – к бассейна Вятки. Густота речной сети в разных районах неодинакова. Для всех рек характерно смешанное питание с резким преобладанием снегового над дождевым, и особенно грунтовым. Значительный разлив рек наблюдается весной и частично осенью за счет увеличения дождевых осадков. Основными водными артериями республики являются Волга и ее левый приток Ветлуга, которые протекают по юго-западной части республики (первая на расстоянии 155 км, вторая – 94 км). Навигация по рекам Волга и Ветлуга продолжается в пределах республики более 195 дней. На территории Марий Эл находится также большое количество озер, которые по происхождению разделяются на пойменные и карстовые.

Преобладающими почвами на территории Марий Эл являются дерново-подзолистые, имеющие различный механический состав: в западных, центральных и южных районах левобережья - песчаные и супесчаные, в северных, северо-восточных и восточных районах и правобережье - легко- и среднесуглинистые (Смирнов, 1968). Под влиянием лугово-болотной растительности в условиях избыточного увлажнения образовались болотные почвы, среди которых наиболее распространены торфяные и торфяно-глеевые. В поймах рек, густота сети которых составляет 0,36 км/км², развиты аллювиальные почвы. В северо-восточных и восточных районах пятнами встречаются перегноино-карбонатные тяжело-суглинистые почвы, а на юге правобережья - серые лесные суглинистые. Большинство почв республики пригодны для развития сельского хозяйства и лесоразведения.

Климат Марий Эл, расположенной в умеренном климатическом поясе атлантико-континентальной области юго-западной подобласти (Борисов, 1967; Алисов, 1969), умеренно-континентальный, характеризующийся сравнительно жарким летом и морозной зимой с устойчивым снежным покровом, толщина которого достигает в лесу 60-80 см (Колобов, 1968; Агроклиматические ресурсы... , 1972). Приход солнечной радиации составляет 80...90 Ккал/см²/год или 330..380 кДж/см²/год. Средняя годовая температура воздуха изменяется от 2,1...2,3 °С в восточной половине республики до 3,3 °С на юго-западе. Самым теплым месяцем является июль ($t_{cp.} = +18,2...18,9$ °С), а самым холодным - январь ($t_{cp.} = -$

12,4...13,2° С). Абсолютный годовой минимум составляет -52°, а абсолютный максимум - +38° С. Средняя продолжительность теплого периода года (температура воздуха выше 0°С) равна 200-208 дням, а сумма положительных температур выше 10°С составляет 1900-2200°.

По увлажнению территория республики относится к незначительно засушливой подзоне засушливой зоны, характеризуясь неустойчивым режимом увлажнения: отмечаются годы с достаточным, иногда избыточным увлажнением, а иногда засушливые (условия избыточного увлажнения бывают около 5 раз в столетие, а вероятность засушливых условий составляет 30...40%). Гидротермический коэффициент, изменяющийся по годам от 0,3 до 2,7 единиц, составляет в среднем 1,1...1,2 (Колобов, 1968; Агроклиматические ресурсы... , 1972). Атмосферные осадки выпадают в течение года неравномерно - наибольшее их количество приходится на лето. За год в среднем выпадает 475...550 мм осадков, из которых 335...385 мм приходится на теплый период (апрель-октябрь). Самое большое количество осадков отмечается обычно в июле - до 60...70 мм. Летом дожди выпадают преимущественно в виде кратковременных интенсивных ливней, при которых осадки не успевают полностью впитаться в почву. Общее число дней с осадками различной интенсивности за период май-сентябрь колеблется от 75 до 80.

Режим ветра мало изменяется по территории Марий Эл. В теплый период года преобладают северо-западные, западные и северные ветры, а в холодный - южные, юго-западные и юго-восточные. Вторжение холодных воздушных масс из полярного бассейна с северными, северо-западными и северо-восточными ветрами вызывает резкое падение температуры воздуха, сопровождающееся весной и осенью заморозками. Нередко на территорию Республики вторгаются сухие континентальные воздушные массы с юго-востока. Весной и летом это приводит к засухе, а зимой вызывает оттепели. При прохождении циклонов с юга, юго-запада и юго-востока в холодный период наблюдаются метели, а иногда - сильные бураны. Скорость ветра в теплый период года составляет в среднем 3...4,5 м/с, а в холодный - 4...5,5 м/с. Сильный ветер со скоростью 15 м/с и более отмечается от 1 до 5 раз в месяц. Один раз в год отмечаются ветры со скоростью 22 м/с., а один раз в 20 лет - со скоростью 27 м/с.

Территория Марий Эл расположена на стыке двух природных зон: лесной и лесостепной (Агроклиматические ресурсы ..., 1972). С учетом тепло- и влагообеспеченности она разделена на три агроклиматических района. На территории республики выделены, кроме того, три геолого-геоморфологических области (Добрынин, 1933; Севостьянова, 2000) и

два флористических района (Абрамов, 2000). Левобережье, согласно лесорастительному районированию (Курнаев, 1973), относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов, а правобережье - к подзоне широколиственных лесов. Леса Марий Эл делятся, согласно А.Р. Чистякову и А.К. Денисову (1959), на шесть лесорастительных районов (рис. 2.1):

- 1) сосновые леса Заволжской песчаной низменной равнины;
- 2) елово-лиственные леса Оршано-Кокшагской волнистой равнины;
- 3) хвойно-широколиственные леса южной части Марийско-Вятского увала на суглинистых почвах разной степени оподзоленности, подстилаемых пермскими красноцветными глинами;
- 4) елово-пихтовые леса возвышенной части Марийско-Вятского увала, представляющие собой отдельные небольшие урочища, отдаленные друг от друга на значительные расстояния сельскохозяйственными землями;
- 5) широколиственные леса Волжского нагорного правобережья;
- 6) лиственные леса пойм реки Волги и ее притоков: Ветлуги, Илети, Большой Кокшаги, Малой Кокшаги, Рутки.



Рис. 2.1. Лесорастительные районы Марий Эл (по Чистякову и Денисову, 1959).

Лесами, сосредоточенными в основном в Марийском Полесье, занято, 1082,1 тыс. га (46,6% территории Республики). По хозяйственному и средоохранному значению они делятся на две группы (первую и вторую). Пространственное их распределение крайне неравномерное: леси-

стость районов изменяется от 10 до 80% (Смыков, 2008). Доминируют в них сосняки (преимущественно средневозрастные), занимающие 39,8% всей лесопокрытой площади и представленные, главным образом, брусничниковыми, лишайниковыми и черничниковыми типами леса (42, 20 и 15% соответственно). Довольно распространены также сосняки сфагновые (10%). Значительные площади заняты производными березняками (35,3% площади лесов). За ними следуют ельники (10,7%), липняки (5,3%), осинники (5,0%), ольшанники (2,7%), дубравы (0,8%) и прочие.

Пространственная, видовая (породная) и возрастная структура лесов, которая довольно разнообразна, сформировалась под большим влиянием как хозяйственной деятельности человека, так и природных факторов, среди которых особая роль принадлежит пожарам, отмечавшимся в прошлом на территории республики неоднократно (Денисов, 1979) и охватывавшим огромные площади во время сильнейших засух. В отдельные же периоды, в связи с неустойчивым режимом увлажнения территории и близким залеганием грунтовых вод, в котловинах рельефа и других местах естественного заболачивания происходили «вымочки» древостоев (Демаков, 1992, 2000, 2002, 2005).

На территории Республики Марий Эл, по данным А.В. Кусакина (2000), находится 372 болота общей площадью 98236 га и запасом торфа 197,681 млн. тонн. Наибольшую долю как по площади, так и запасу торфа занимают в республике низинные болота (табл. 2.1). Доля переходных, а особенно смешанных болот, очень мала. По площади основная часть болот республики не превышает 10 га (табл. 2.2). Основная площадь торфяных месторождений сосредоточена на болотах размером более 100 га. Количество же таких болот в республике составляет всего лишь 23,4%.

Таблица 2.1 - Распределение болот Марий Эл по их типам (по А.В. Кусакину, 2000)

Параметр	Единица измерения	Значение параметров болот по их типам				
		Верховые	Переходные	Низинные	Смешанные	В целом
Площадь	га	39022,2	4026,9	54959,0	896,4	98904,5
	%	39,5	4,1	55,6	0,9	100,0
Запас	тыс. м ³	424429,0	18166,0	620563,0	3625,0	1066783,0
	%	39,8	1,7	58,2	0,3	100,0
	тыс. т*	44310,6	2164,8	82457,4	466,8	129399,6
	%	34,2	1,7	63,7	0,4	100,0

Примечание: * - в абсолютно сухой массе.

Таблица 2.2. - Распределение болот по их площади (по А.В. Кусакину, 2000)

Группа площади, га	Количество болот		Площадь в границе промышленной глубины торфяной залежи		Запас торфа при 40%-ной влажности	
	шт.	%	га	%	тыс. т	%
1-10	159	42,7	724	1,3	1640	0,9
11-50	105	28,3	2680	4,9	7895	4,0
51-100	21	5,6	1510	2,9	4595	2,3
101-300	44	11,8	6836	12,6	19807	10,1
301-500	16	4,3	6283	11,6	21603	11,0
501-1000	13	3,5	8172	15,0	26863	13,7
1001-10000	13	3,5	19753	36,4	820465	41,4
Более 10000	1	0,3	8291	15,3	33232	16,6
Всего:	372	100	54249	100	197681	100

Исходя из мощности болот, их типа, условий торфонакопления, степени заторфованности и особенностей торфяных залежей территория республики разделена на три района (рис. 2.2).

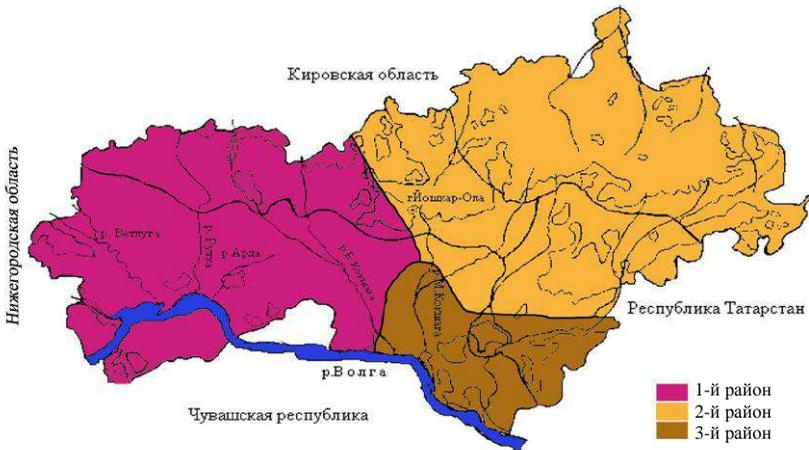


Рис. 2.2. Схема болотного районирования Республики Марий Эл (по А.В. Кусакину, 2000)

Первый район занимает территорию в 10,89 тыс. км² и включает в себя Юринский, Килемарский, Горномарийский, большую часть Медведевского и Звениговского административных районов. Здесь выявлено и учтено 188 торфяных болот общей площадью 40,5 тыс. га и запаса

сом торфа 139,1 млн.тонн (70,5% общего его запаса по республике). Заболоченность этого района самая высокая и составляет 3,71%. Преобладают верховые и комплексные болота. Крупнейшие болота приурочены к очень слабо дренированному участку песчаной равнины между реками Рутка и Б. Кокшага, являющемуся самой заболоченной частью территории республики. Основными очагами заболачивания в этом районе являлись остатки широкой водной сети приледниковых и послеледниковых потоков Рисского и Вюрмского оледенений, а также проточных и полупроточных озер (История ..., 1989). О водном происхождении многих болот свидетельствуют довольно часто встречающиеся отложения сапропеля, слой которого достигает 1 м, остаточные озера, а также заболочивающиеся озера с наличием сфагновых сплавин (рис. 2.3).



Рис. 2.3. Озеро Кошеер, зарастающее с берегов сфагновой сплавинной (государственный природный заповедник «Большая Кокшага»)

Не меньшее значение на характер развития болот оказал исходный рельеф местности: большое количество песчаных дюн, то более высоких, то частью сглаженных, обусловили изрезанность конфигурации торфяных месторождений и расчлененность их на большое количество участков. Характерную картину этого дает рельеф дна почти любого торфяного болота Марийской низменности, представляющий непре-

рывное чередование отдельных котловин глубиной от 2-3 до 5-7 м, шириной от нескольких десятков метров до 1-3 км. Болота чередуются с песчаными гривами, поднимающимися над поверхностью торфяной залежи на 3-5 м. В силу этого даже большие по площади торфяники не образуют сплошного массива, а всегда разделяются на ряд участков, часто представляющих собой разные стадии развития болот. Многие болота имеют в плане довольно сложную форму, связанную с особенностями строения поверхности, и часто входят в состав специфических дюнно-болотно-озерных комплексов (рис. 2.4), характеризующихся пестротой ландшафта. Формирование данных комплексов связано, как показали расчеты, со спокойным характером рельефа территории (рис. 2.5) и обилием замкнутых котловин, не имеющих стока. Климаксной стадией эволюции территории Марийского Полесья являются, скорее всего, грядово-мочажинные комплексы.



Рис. 2.4. Космоснимок фрагмента лесо-болотно-озерных комплексов Марийского Полесья (черным цветом выделены озера, бледно-зеленым – верховые болота, зеленым – леса)

Второй район располагается в северо-восточной части республики и охватывает Оршанский, Ново-Торьяльский, Оршанский, Сернурский, Советский, Куженерский, Параньгинский, Мари-Турекский и часть Медведевского, Звениговского и Моркинского районов. Здесь выявлено 108 торфоболот общей площадью 18,5 тыс. га и запасами торфа 44 млн. тонн. Заболоченность района составляет 0,96%. Преобладают болота низинного типа.

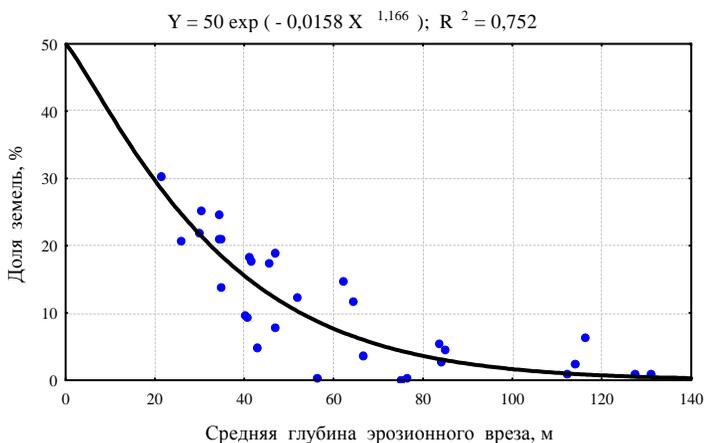


Рис. 2.5. Зависимость степени заболоченности территорий укрупненных бассейновых систем Республики Марий Эл от характера рельефа местности

Третий район занимает юго-восточную часть песчаной равнины левобережья Волги и бассейна реки Иеть в среднем и нижнем ее течении. Он охватывает Волжский, часть Звениговского и Моркинского районов. Это район малых карстовых торфяных болот, характерной чертой которых является их большая глубина, малые размеры и слабая степень разложения торфа. Всего здесь выявлено 76 болот общей площадью 4,05 тыс. га и запасом торфа 14,6 млн. тонн. Заболоченность района составляет 2,33%.

Болота отмеченных районов обладают специфическими признаками, имеют различное экологическое и хозяйственное значение, а также генезис и скорость сукцессионных процессов, в связи с чем находятся на разных стадиях развития.

2.2. Объекты и методика исследований

Методологической основой исследований явились общие экологические законы (Реймерс, 1994) и системный подход (Берталанфи, 1969; Джефферс, 1981; Аверьянов, 1985), рассматривающий все объекты и явления материального мира во всеобщей связи и взаимодействии друг с другом, постоянном самодвижении и саморазвитии, вызываемом внутренними противоречиями и происходящем в виде скачков, знаменующих переход количественных изменений в качественные.

Объектом исследования явились девять болот Марийского Полесья, расположенных на территории Пригородного и Волжского лесничеств, а также Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». При сборе полевого материала, который проведен в период с 2005 по 2009 гг., использовался маршрутно-ключевой метод, предусматривающий рекогносцировочное обследование насаждений, которым были охвачены наиболее крупные болота. В наиболее типичных (ключевых) участках заложено семь постоянных и 19 временных пробных площадей размером от 0,2 до 0,5 га в зависимости от однородности, возраста и густоты древостоя (рис. 2.6, 2.7 и 2.8). Все работы по программе, изложенной во Введении, проведены по общепринятым в биогеоценологии и болотоведении методам (Основы лесной ..., 1964; Анучин, 1971; Дылис, 1978; Денисенков, 2000; Методы изучения ..., 2002).

На каждой пробной площади, которая была инструментально привязана к квартальной сети лесничества, проводили количественную оценку состояния древостоя, подроста, травяно-кустарничкового и мохового ярусов. При учете деревьев отмечали их положение в ценозе, онтогенетическое состояние, жизнеспособность, а также наличие повреждений и фаутов. Дополнительно на каждой пробной площади у 20-30 деревьев измеряли их морфометрические показатели (общую высоту, длину окружности ствола у корневой шейки и на высоте 1,3 м, протяженность грубой коры, начало живой кроны и ее диаметр в двух перпендикулярных направлениях – С-Ю и В-З) с целью оценки их взаимосвязанности.



Рис. 2.6. Общий вид фитоценоза на болоте «Илюшкино»



Рис. 2.7. Общий вид фитоценоза на болоте «Изи Куп»



Рис. 2.8. Общий вид постпирогенного фитоценоза на болоте «Тетеркино»

Оценку состояния подроста под пологом старовозрастных древостоев проводили на трех учетных лентах шириной 5 м, располагающихся по короткой стороне пробной площади (обычно 40-50 м) параллельно и на равном удалении друг другу. Ленту разбивали на площадки размером 5x5 м. У подроста измеряли диаметр у шейки корня, высоту, начало живой кроны, ее диаметр, среднюю длину хвои второго года, прирост верхушечного побега последнего и предыдущего года, диаметр побегов по-

следнего и предыдущего года, число боковых веток последней мутовки, число верхушечных почек, а также отмечали жизненное состояние, наличие повреждений и болезней. Всего заложено 125 площадок и измерено 1650 деревьев.

На каждой пробной площади был проведен анализ хода роста у 10...15 деревьев (в высоту у 185 деревьев в возрасте 15-70 лет и в толщину у 220 деревьев в возрасте от 40 лет до 290 лет). Ход роста в высоту оценен путем замера годичного прироста центрального побега, а по диаметру – ширины годичных колец на кервах, взятых возрастным буром Пресслера и измеренных с использованием микроскопа МБС-10 с погрешностью $\pm 0,05$ мм.

Описание подполовой растительности проведено глазомерно с привлечением специалистов-ботаников: доц. МарГУ, к.б.н. М.В. Бекмансурова и старшего научного сотрудника ГПЗ «Большая Кокшага» Г.А. Богданова, за что выражаем им искреннюю благодарность.

На четырех пробных площадях детально оценена надземная масса кустарничков, трав и мхов с разделением на отдельные фракции (ствол, стебли, ассимиляционные органы). Для оценки структуры и запасов фитомассы кустарничкового покрова на каждой пробной площади закладывали по 15 площадок размером 1x1 м, на которых проводили срезку всех побегов. Учет проводили в середине июля в период максимального развития фитомассы. Свежие укосы доводили до воздушно-сухого состояния, сортировали по фракциям и взвешивали. Из каждой фракции брали в трехкратной повторности образцы навесок, которые высушивали до абсолютно сухого состояния и снова взвешивали. Для определения видовой структуры и плотности стеблестоя мхов на каждой пробной площади закладывали 15 площадок размером 10x10 см. Для оценки фитомассы брали образцы мхов различных видов в количестве 50 экземпляров, обрезали у них отмершие части, доводили до абсолютно сухой массы и взвешивали. На 14 пробных площадях провели замеры толщины мохового покрова над корневыми шейками деревьев. На всех пробных площадях оценили фитомассу древостоя через запас стволовой древесины путем использования конверсионно-объемных коэффициентов (Замолодчиков и др., 1998, 2000).

На пробных площадях проводили оценку лесорастительных условий болот, которая включала в себя:

1) замер с помощью металлического прута мощности торфяного пласта по ходовым линиям с расположением пикетов через 20 м (длина ходовых линий составила в общей сложности 10990 м);

2) измерение в весенний, летний и осенний периоды температуры почвы на глубине 20, 40, 60, 80 и 100 см при помощи электронного термомуфта;

3) слежение за сезонной и многолетней динамикой УГВ;

4) определение физико-химических свойств грунтовых вод;

5) измерение параметров нанорельефа.

Оценка физико-химических свойств грунтовых вод проведена по 17 параметрам в аккредитованной лаборатории ГУП ТЦ «Маргеомониторинг». Для этой цели в 10 различных биотопах, расположенных в пределах пяти лесоболотных массивах и представляющих собой различные сукцессионные стадии сосняков сфагновых, нами было отобрано 50 проб воды и шесть проб снега. Вода для проведения анализа была взята в октябре 2006 г., а также в мае, июле и октябре 2007 и в январе 2009 года. Пробы снега взяты в марте 2007 года.

Оценка параметров нанорельефа проведена на 17 пробных площадях путем нивелирования с помощью строительного уровня и реек с одновременным измерением расстояния до поверхности почвы через каждые 20 см (три хода по 10 м на пробной площади, а в общей сложности 510 м). Дополнительно на каждой пробной площади было заложено по пять площадок размером 5х5 м, на которых подсчитано количество кочек и бугорков, определены их размеры по высоте, длине и ширине. На этих же площадках определено распределение подроста по формам нанорельефа.

На ряде пробных площадей была проведена оценка содержания зольных элементов в торфе, а также в хвое, древесине и коре деревьев. Образцы торфа для проведения химического анализа брали в почвенных разрезах послойно через каждые 10 см, а образцы древесины - со спилов разных деревьев, сделанных как на уровне пня, так и в пределах всего ствола с шагом 1 м. Образцы древесины, которые были представлены не только спилами, но и кернами, разделяли, кроме того, на слои по 20-летиям. Образцы хвои брали с боковых побегов верхней части кроны, укладывали в полиэтиленовые мешки и этикетировали. Одновременно вели ведомость учета биометрических показателей деревьев. Сразу же после возвращения из леса или же на следующий день проводили ошипывание хвои с побегов, взвешивание образцов на электрон-

ных весах с погрешностью ± 1 мг (исходная масса образцов изменялась от 9 до 30 г), измерение длины у 15 средних по размеру хвоинок. После проведения необходимых измерений все образцы высушивали до абсолютно сухого состояния при температуре 110°C , измельчали и сжигали в муфельной печи при температуре 450°C . Содержание элементов в золе определяли в химической лаборатории МарГТУ на атомно-абсорбционном спектрометре AAnalyst 400. Подготовку образцов к анализу и сам анализ проводили по типовым методикам (Методика ..., 2007; Методы ..., 1974). Для пересчета содержания элемента в сухом образце использовали формулу $C_3 = C_P \times V_P \times M_3 / M_H \times M_C$, где C_3 – содержание элемента в сухом образце, мг/кг; C_P – концентрация элемента в растворе, мг/л; V_P – объем раствора, в котором была растворена зола (50 мл для Ca, K, Mg, Mn, Zn, Fe, Cu и 25 мл для Pb, Ni, Cd и Co); M_3 – масса золы, г; M_H – масса навески, г; M_C – масса высушенного образца, г. Химический анализ проведен ст. лаборантом кафедры химии С.М. Швецовым.

Дополнительно для оценки параметров торфяных болот (площади, физических и химических параметров торфяной залежи) использовали материалы торфяного кадастра Республики Марий Эл (Составление и издание кадастров ..., 2000). Для оценки породной и возрастной структуры древостоев, а также познания закономерностей изменения во времени их таксационных параметров использовали выборку из таксационных описаний болотных биогеоценозов 36 лесничеств, расположенных в пределах Марийской низменности в ТЛУ А₅ (4529 выделов общей площадью 30789 га).

Цифровой материал обработан на компьютере с использованием стандартных программ и методов математической статистики (Дрейпер, Смит, 1973; Кендалл, Стьюарт, 1976; Лакин, 1980; Аффифи, Эйзен, 1982; Факторный ..., 1989), позволивших провести корреляционный, регрессионный и кластерный анализ.

Глава 3

ОСОБЕННОСТИ БОЛОТ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ

Особенности среды обитания болотных фитоценозов, как было отмечено в главе 1, характеризуют такие параметры как площадь болот, мощность торфяного пласта, его физико-химические параметры, уровень грунтовых вод и их состав, а также нанорельеф поверхности. Рассмотрим закономерности изменчивости этих параметров на болотах Марийского Полесья.

3.1. Закономерности изменчивости площади болот

Одним из важнейших параметров болот, характеризующих особенности формирования и развития на них фитоценозов, является их площадь. Чем больше площадь болотного массива, тем большее влияние он оказывает на окружающую среду, становясь, в свою очередь, менее зависимым от ее состояния (Лисс, Березина, 1976, 1981). Фитоценозы на крупных болотных массивах более сукцессионно устойчивы, чем на мелких. Площадь болотного массива определяет и его хозяйственное значение. В связи с этим знание закономерностей распределения площади болотных массивов на определенной территории имеет большое научное и практическое значение.

Площадь болот Марийского Полесья варьирует в очень больших пределах - от 2,4 до 9502 га (табл. 3.1). Особенно велика изменчивость площади верховых болот. Меньше всего изменяется площадь переходных болот. Верховые болота характеризуются не только наибольшей изменчивостью площади, но и наибольшей средней ее величиной, составляющей 402,3 га. Наименьшую же среднюю площадь имеют переходные болота. Наиболее крупным является гетеротрофный Шамьяро-Куплонгский болотный массив (9502 га), а чисто олиготрофным – Лешачье болото (1597 га). Половина числа болот имеет площадь до 100 га, однако основная доля общей площади приходится на крупные болотные массивы (табл. 3.2). Каждому типу болот присущ свой сугубо специфический характер распределения объектов по их площади, который существенно отличается от нормального (гауссовского), характеризуясь большой асимметрией, а особенно эксцессом. Интегральную плотность распределения (частоту встречаемости) числа болот от их площади аппроксимируют следующие эмпирические функции:

- по верховым болотам $Y=100 \cdot \{1 - \exp[-(S/0,0017)^{0,142}]\}^{38,29}$; $R^2=0,976$;

- по переходным болотам $Y=100 \cdot \{1 - \exp[-(S/0,007)^{0,18}]\}^{42,75}$; $R^2=0,982$;
 - по низинным болотам $Y=100 \cdot \{1 - \exp[-(S/0,0274)^{0,175}]\}^{27,81}$; $R^2=0,993$;
 где Y – интегральная плотность распределения числа болот, %; S - площадь болота, га.

Таблица 3.1 – Статистические показатели площади болот различного типа

Тип болот	Значения статистических показателей площади болот, га						
	$M_x \pm m_x$	Max	Min	Размах	S_x	A	E
Верховые	402,3±122,4	9502,0	2,5	9499,5	1205,9	5,47	35,88
Переходные	79,0±26,2	1150,0	2,4	1147,6	187,0	4,45	22,64
Низинные	246,5±36,8	4083,0	2,7	4080,3	549,3	3,83	16,99

Таблица 3.2 – Распределения болот Марийского Полесья по их площади

Площадь болота, га	Доля болот по их числу и площади, %					
	Верховые		Низинные		Переходные	
	по числу	по площади	по числу	по площади	по числу	по площади
до 10 га	26,8	0,4	14,8	0,3	33,3	2,3
11-100	43,3	3,5	51,1	7,6	49,0	19,3
101-500	14,4	8,4	21,5	20,1	13,7	34,9
501-1500	9,3	22,8	8,1	28,0	3,9	43,5
1501-5000	5,2	40,5	4,5	44,0	0,0	0,0
более 5000	1,0	24,4	0,0	0,0	0,0	0,0
Итого	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

3.2. Параметры торфяной залежи и их изменчивость

К числу параметров, характеризующих торфяную залежь, относятся ее мощность (глубина торфяного слоя), плотность (объемная масса), степень разложения, зольность, кислотность, содержание химических элементов и соединений. Рассмотрим закономерности изменчивости данных параметров на болотах Марийского Полесья.

Одним из важнейших параметров болот, характеризующих особенности их как среды обитания фитоценозов и объектов хозяйственного использования, является мощность торфяного пласта. Анализ материала показал, что значения данного параметра болот Марийского Полесья изменяются в очень больших пределах (табл. 3.3), что свидетельствует

как о разном их возрасте, так и о разных путях и темпах развития. Особенно велика изменчивость мощности торфяного пласта верховых болот, достигающего иногда 17,8 м (Балкино болото, расположенное в Юринском районе). Болота данного типа характеризуются не только наибольшей изменчивостью показателя, но и наибольшей средней ее величиной, составляющей 1,51 м. Наименьшая мощность торфяного пласта, как и наименьшая его изменчивость, присуща переходным болотам.

Таблица 3.3 – Статистические показатели мощности торфяного пласта на болотах Республики Марий Эл

Тип болот	Значения статистических показателей						
	$M_x \pm m_x$	Max	Min	S_x	V	A	E
Средняя мощность торфяного пласта, м							
Верховые	1,59±0,10	8,72	0,70	1,00	62,9	4,13	24,67
Переходные	1,08±0,05	2,12	0,66	0,33	30,6	1,27	1,26
Низинные	1,37±0,04	3,40	0,49	0,54	39,4	0,94	0,73
Максимальная мощность торфяного пласта, м							
Верховые	3,69±0,28	17,8	1,00	2,91	78,9	2,31	6,62
Переходные	2,10±0,13	5,4	0,80	0,93	44,3	1,65	3,77
Низинные	3,14±0,13	14,0	0,80	1,98	63,1	1,47	3,98

Каждому типу болот присущ свой сугубо специфический характер распределения объектов по мощности торфяного пласта, который существенно отличается от нормального (гауссовского), характеризуясь, как и в отношении площади болот, большой величиной коэффициентов асимметрии и эксцесса. Интегральную плотность распределения (частоту встречаемости) числа болот от мощности торфяного пласта аппроксимируют следующие эмпирические функции:

$$\text{ - по верховым: } Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-2,334 \cdot (X - 0,6)^{0,663}]\}^{3,442}; R^2 = 0,996;$$

$$\text{ - по низинным: } Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-1,886 \cdot (X - 0,4)^{1,054}]\}^{3,078}; R^2 = 0,998;$$

где Y – интегральная плотность распределения числа болот, %;
 X – средняя мощность торфяного пласта, м.

Основная доля верховых и низинных болот, как свидетельствуют расчеты, имеет мощность торфяного пласта не более 2 м (рис. 3.1). Чаще всего встречаются болота с мощностью торфяного пласта около 1,5 м. Связь между максимальным и средним значениями мощности торфяного пласта не строго функциональная, что связано со сложностями

рельефа ложа болота (рис. 3.2), но довольно тесная, описываемая следующими уравнениями регрессии:

- для верховых болот $Y = 0,74 \cdot X^{0,538}$; $R^2 = 0,546$;

- для низинных болот $Y = 0,81 \cdot X^{0,500}$; $R^2 = 0,658$;

где Y – средняя мощность торфяного пласта на болоте, м; X – максимальная мощность торфяного пласта на этом же болоте, м.

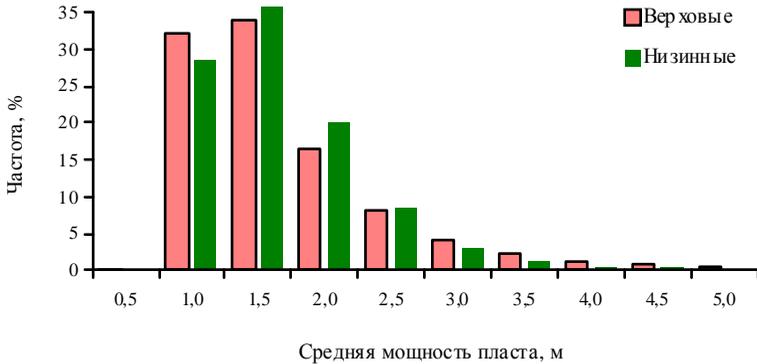


Рис. 3.1. Частотное распределение средней мощности торфяного пласта на болотах Республики Марий Эл.



Рис. 3.2. Профиль торфяной залежи на верховом болоте «Илюшкино»

Связь между значениями мощности торфяного пласта и площадью верховых болот практически отсутствует ($r = -0,15$), а низинных умеренная прямая (рис. 3.3), что указывает на разную информативную значимость этих показателей в оценке экологических условий данных биогеоценозов.

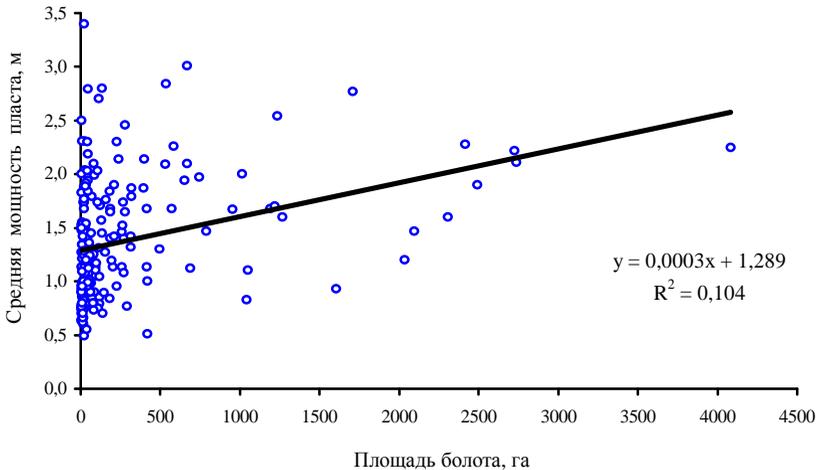


Рис. 3.3. Связь между средней мощностью торфяного пласта и площадью низинных болот Республики Марий Эл

Вторым по важности показателем торфяного пласта, характеризующим его лесорастительные свойства, является плотность (объемная масса). Значения данного параметра изменяются в гораздо меньших пределах, чем предыдущих показателей, но все же довольно значительно (табл. 3.4). Вариабельность значений данного параметра свидетельствует не только о различиях лесорастительных условий болот, но и о разных путях и темпах их развития. Каждому типу болот присущ свой глубоко специфический характер распределения объектов по плотности торфа (рис. 3.4), который практически не отличается от нормального (гауссовского). Средняя плотность торфа наиболее велика на низинных болотах, но между различными типами болот отмечается значительное перекрытие, свидетельствующее о том, что данный показатель не является достаточно надежным диагностическим признаком режима водного питания болот. Связь между значениями плотности и мощности торфяного пласта на верховых болотах умеренная обратная (рис. 3.5), а на ни-

зинных отсутствует ($r = 0,003$), что указывает на разную информативную значимость этих показателей.

Таблица 3.4 – Статистические показатели плотности абсолютно сухого торфа на болотах Республики Марий Эл

Тип болот	Значения статистических показателей плотности, $\text{кг}/\text{м}^3$						
	$M_x \pm m_x$	Max	Min	S_x	V	A	E
Верховые	$105,0 \pm 2,10$	158	50	21,7	20,6	-0,257	1,019
Переходные	$115,3 \pm 2,95$	150	55	18,0	15,6	-1,252	2,313
Низинные	$134,3 \pm 1,39$	221	72	20,7	15,4	0,812	1,712

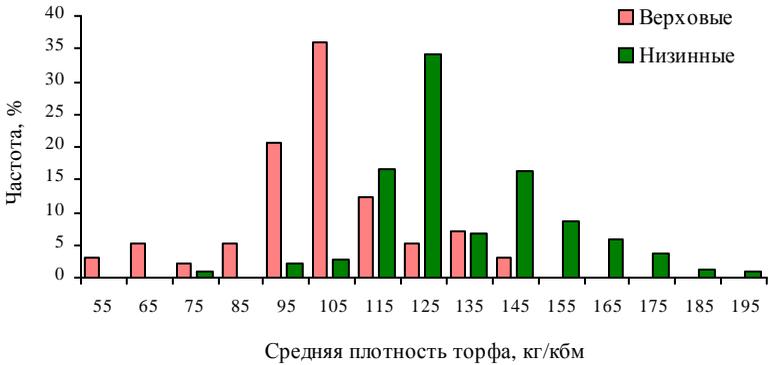


Рис.

3.4. Частотное распределение плотности торфа на верховых и низинных болотах

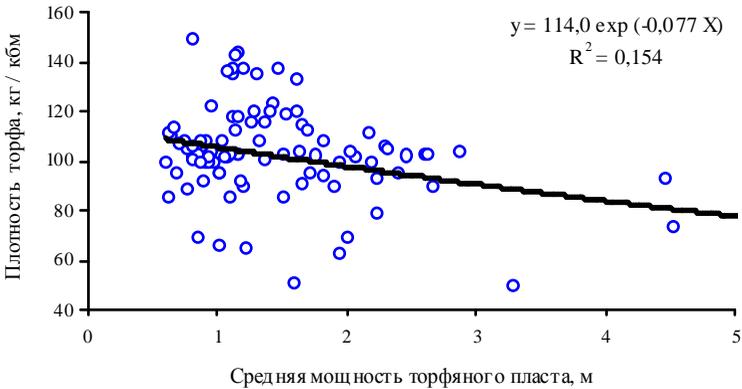


Рис. 3.5. Связь между плотностью и средней мощностью торфяного пласта

Степень изменчивости других показателей состояния торфа на болотах Республики Марий Эл также довольно высока (табл. 3.5), что свидетельствует о неоднородности лесорастительных условий даже в пределах одного их типа. Одним из показателей состояния лесорастительных условий болот, наиболее тесно связанных с плотностью торфа, является степень его разложения (табл. 3.6, рис. 3.6), определяющая насыщенность субстрата доступными для растений элементами минерального питания (Лиштван, Король, 1975). Степень разложения торфа зависит, в свою очередь, от содержания в нем окиси кальция (рис. 3.7), тормозящего этот процесс в результате снижения кислотности среды (в кислой среде процесс разложения идет быстрее). Снижению кислотности торфа способствует также содержание в нем соединений железа (рис. 3.8), на преобразование которых расходуется часть органических кис-лот. Кислотность же торфа обусловлена в значительной степени деятельностью фитоценоза, корневые выделения (экзаметаболиты) которого, выполняющие те же функции, что и желудочный сок у животных, способствуют разложению органических соединений и минеральных веществ, переводя их в доступную для растений форму (Прокушкин, 1986). ***Чем труднее растениям извлекать из торфа питательные вещества, тем больше они выделяют экзаметаболитов и тем кислее становится среда.*** Многие химические элементы, особенно металлы, способны образовывать с органическим веществом довольно прочные соединения, которые, в зависимости от условий среды, могут мигрировать или же находиться в неподвижном состоянии (Бахнов, 1986). Решающая роль в связывании ионов принадлежит гуминовым кислотам. При увеличении значения pH раствора усиливается комплексообразование металлов с органическими кислотами и их гидролиз (Черняев, 1989).

Таблица 3.5 - Статистические показатели параметров торфа верховых болот Республики Марий Эл

Параметр	Един. измер.	Значения статистических показателей				
		$M_x \pm m_x$	Min	Max	S_x	V
Степень разложения	%	$39,2 \pm 1,36$	5,00	70,0	13,9	35,4
Зольность	%	$4,53 \pm 0,15$	0,70	17,1	1,49	32,9
Кислотность	pH	$3,33 \pm 0,07$	1,90	5,50	0,73	21,9
Содержание CaO	%	$0,67 \pm 0,07$	0,12	1,98	0,51	76,6
Содержание азота	%	$1,60 \pm 0,08$	0,33	2,84	0,64	39,8
Содержание сульфатов	%	$0,17 \pm 0,03$	0,03	0,79	0,15	87,9
Содержание P ₂ O ₅	%	$0,10 \pm 0,01$	0,02	0,32	0,07	67,6
Содержание F ₂ O ₃	%	$0,34 \pm 0,04$	0,05	1,76	0,32	94,4

Таблица 3.6 – Связь между параметрами торфяной залежи на болотах Марий Эл

Параметр	Значение коэффициента корреляции между параметрами*						
	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₅	X ₆	X ₇
Плотность торфа - X ₁	1,00						
Степень разложения - X ₂	0,67	1,00					
Зольность торфа - X ₃	0,06	0,26	1,00				
Значение pH - X ₄	-0,31	-0,31	-0,12	1,00			
Содержание CaO - X ₅	-0,50	-0,53	-0,17	0,62	1,00		
Содержание азота - X ₆	0,05	0,09	0,27	0,24	-0,01	1,00	
Содержание P ₂ O ₅ - X ₇	-0,40	-0,35	0,27	0,30	0,07	0,31	1,00
Содержание F ₂ O ₃ - X ₈	-0,34	-0,36	0,04	0,66	0,53	0,12	0,28

* **Примечание:** жирным шрифтом выделены значения, достоверные при P = 0,95

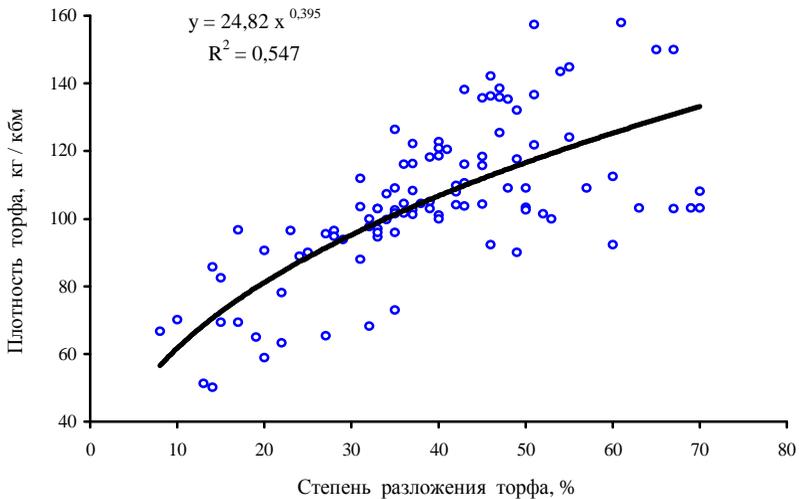


Рис. 3.6. Связь между плотностью и степенью разложения торфа на верховых болотах Республики Марий Эл

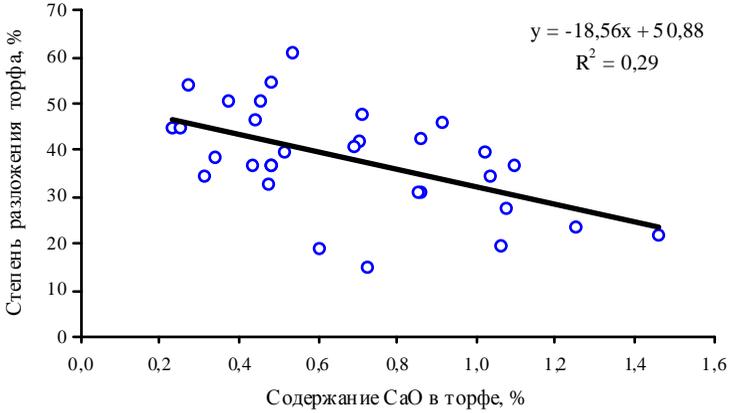


Рис. 3.7. Связь между степенью разложения торфа и содержанием в нем СаО на болотах Республики Марий Эл

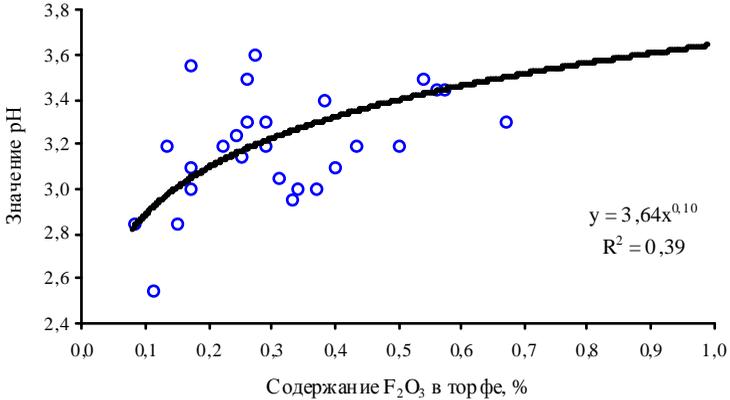


Рис. 3.8. Связь между кислотностью торфа и содержанием в нем F_2O_3 на болотах Республики Марий Эл

По значениям параметров состояния торфяной залежи часть верхних болот Марийской низменности являются скорее мезоолиготрофными, чем олиготрофными (табл. 3.7), однако следует принимать во внимание тот факт, что одинаковые виды торфа в разных регионах отлича-

ются по химизму. Так, торфа Северо-Запада богаче кальцием, чем такие же торфа в средней полосе России, а в тундре содержат еще меньше кальция и магния (Боч, 1972). Эти различия связаны с особенностями климата региона, подстилающих грунтов, химизма грунтовых вод и структуры фитоценозов, во многом определяющих свойства формируемой ими торфяной залежи. Второй момент, который следует принимать во внимание, - наличие во многих болотах различных слоев торфа, соответствующих разным стадиям сукцессий фитоценозов и торфонакопления. Так, характерной особенностью стратиграфии торфяных залежей олиготрофных болот Марийского Полесья является наличие слоев торфа малой степени разложения, имеющих, как правило, мощность не более полуметра (Составление и издание ..., 2000), соответствующих периодам безлесия и высокой увлажненности, связанным, на наш взгляд, с климатогенными «вымочками». Современные верховые болота Марийского Полесья имеют три типа строения торфяных залежей: 1) залежь почти целиком сложена вариантами сосново-пушицево-сфагнового торфа высокой степени разложения и малой зольности; 2) мощная толща верхового пушицево-сфагнового торфа подстилается еще более мощным слоем переходного осоково-сфагнового или шейхцериево-осокового торфа; 3) маломощные залежи верхового типа подстилаются слоями переходного или даже низинного торфа. Каждый слой торфа обладает, естественно, сугубо специфическими свойствами.

Таблица 3.7 - Параметры различных типов торфа (по Лиштвану и Королю, 1975)

Тип торфа	Значение параметров торфа				
	pH (KCl)	Степень разложения, %	Зольность, %	CaO, %	Азот общий, %
Верховой	2,8-4,4	10-55	1,9-3,8	0,4-0,9	1,3-1,9
Переходный	3,2-5,3	10-55	2,9-8,2	1,1-2,5	2,0-2,4
Низинный	4,8-7,4	18-47	4,4-11,0	1,3-3,8	2,0-3,0

Происхождение прослоек в торфе исследователи (Бахнов, 1986) связывают обычно с двумя причинами: пожарами и изменениями климата. После пожаров поверхность болота обогащается зольными элементами, создаются условия для поселения видов растений, более требовательных к режиму минерального питания, ускоряется и углубляется процесс разложения мертвых органических остатков. Подъем уровня грунтовых вод приводит к снижению продуктивности фитоценозов и степени раз-

ложения торфа. Следует отметить, что развитие растительности зависит в основном от свойств верхнего корнено насыщенного слоя торфа толщиной 50-70 см, называемого «деятельным горизонтом» (Пьявченко, 1963; Ниценко, 1967; Бахнов, 1986). Слои торфа, залегающие глубже, не оказывают заметного влияния на развитие растительности, так как биогенные вещества здесь законсервированы в торфе и практически недоступны ей.

Одним из основных факторов, влияющих на процесс разложения торфа, является дефицит биогенных элементов, поставщиком которых является фитоценоз. Чем разнообразнее в видовом отношении болотный фитоценоз, тем активнее разлагается его отпад (Бахнов, 1986). В силу постоянного закрепления торфом подвижных биогенных элементов происходит постепенное отчуждение некоторой их доли из биологического круговорота, что в конечном итоге приводит к дефициту ряда компонентов питания даже у весьма нетребовательных сфагновых мхов, снижению продукционного процесса, сокращению темпов торфонакопления и расхода влаги на транспирацию.

3.3. Изменчивость параметров состояния грунтовых вод

Значительно большее влияние на структуру и развитие болотных фитоценозов оказывает не торф, который крайне беден доступными для растений элементами питания, а химический состав грунтовых вод (Бахнов, 1986). Болотную воду следует рассматривать как вытяжку, в которую из торфа переходят элементы, находящиеся в наиболее подвижном состоянии и хорошо доступные растениям. Для болотных вод характерно высокое содержание органических веществ, главным образом фульвокислот, комплексные соединения которых ответственны за миграцию многих неорганических компонентов (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989). Количество гумусовых веществ в болотных водах связано со степенью разложения торфа.

Анализ исходного материала показал, что наиболее распространенным химическим элементом в болотных водах Марийского Полесья, крайне необходимым для питания растений, является калий, концентрация которого изменяется от 0,21 до 118,7 мг/дм³ (табл. 3.8), что значительно превышает его содержание в водах Западно-Сибирских болот (Бахнов, 1986). Довольно много в водах кальция, концентрация которого превышает уровень олиготрофных болот других регионов (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989), а также различных соединений азота, магния и железа (концентрация последних выходит за зону оптимума существ-

ования растений и оказывает на них негативное воздействие). Не вполне благоприятна для растений существующая концентрация марганца, хлоридов и сульфатов, а концентрация фосфатов, наоборот, недостаточна для их нормального роста.

Таблица 3.8 - Значения химических показателей состояния грунтовых вод на верховых болотах Марийского Полесья

Показатель	Ед. измер.	Статистики показателей			
		$M_x \pm m_x$	Min	Max	V, %
1. Кислотность	pH	3,78 ± 0,03	3,35	4,48	6,3
2. БПК ₅	мг/дм ³	10,1 ± 0,82	4,14	25,9	44,3
3. ХПК	то же	382 ± 27,2	115,5	1080	50,3
4. Азот аммонийный	— — —	6,5 ± 0,57	0,10	15,70	62,1
5. Нитраты	— — —	17,5 ± 1,49	0,29	37,80	60,3
6. Нитриты	— — —	0,04 ± 0,005	0,01	0,137	61,2
7. Хлориды	— — —	23,7 ± 3,6	1,20	88,6	107,8
8. Фосфаты	— — —	0,20 ± 0,03	0,00	0,83	95,7
9. Сульфаты	— — —	19,0 ± 2,58	0,45	52,0	74,3
10. Кальций	— — —	23,0 ± 1,20	10,1	39,3	36,8
11. Калий	— — —	38,1 ± 4,30	0,21	118,7	79,8
12. Магний	— — —	10,1 ± 1,23	1,22	35,6	86,0
13. Железо	— — —	8,2 ± 0,36	2,81	14,6	31,3
14. Марганец	— — —	0,25 ± 0,03	0,001	0,96	88,1
15. Сухой остаток	— — —	59,9 ± 4,6	21,0	158,0	54,5
16. Гидрокарбонаты	$\frac{\text{МГ-ЭКВ.}}{\text{дм}^3}$	1,94 ± 0,16	0,75	5,12	59,5
17. Жесткость	$\frac{\text{МГ-ЭКВ.}}{\text{дм}^3}$	1,98 ± 0,12	1,00	4,50	43,9

Все показатели состояния грунтовых вод на верховых болотах, также как параметры торфа, имеют значительную изменчивость. Наиболее значительно изменяется содержание в болотных водах хлоридов, фосфатов, марганца, магния, калия и сульфатов ($V = 74,3...107,8\%$). Менее всего изменяется показатель кислотности среды ($V = 6,3\%$). Коэффициент вариации остальных показателей изменяется в пределах от 30 до 62%. Наибольший вклад в изменчивость значений показателей вносит в основном фактор времени (табл. 3.9), что связано с протеканием в почвенном растворе биологических и химических процессов, а также с использованием питательных веществ растительностью. Наиболее значительно изменяется во времени концентрация азота аммонийного, хлоридов, гидрокарбонатов и нитратов. Максимум значений первого показателя

теля отмечается осенью (табл. 3.10), второго – летом, третьего – осенью, четвертого – зимой. Минимум содержания азота аммонийного и гидрокарбонатов приходится на зиму, а хлоридов и нитратов – на осень. Значения рН наиболее высоки весной в период максимального разбавления грунтовых вод снеговыми. В этот период понижено содержание сухого остатка, а также концентрация железа, калия и фосфатов. Концентрация же сульфатов, кальция, марганца и растворимых органических веществ, оцененных через индекс БПК₅, наоборот, весной максимальна. Летом отмечается максимум концентрации хлоридов, фосфатов и железа, осенью – азота аммонийного, калия, магния, гидрокарбонатов и сухого остатка. Жесткость грунтовых вод в этот период максимальна. Зимой наиболее велико значение ХПК и высока концентрация в воде нитратов и нитритов. Достоверность изменения показателей во времени подтверждают значения критерия Фишера, а различия между биотопами большинства показателей являются недостоверными.

Таблица 3.9 - Результаты дисперсионного анализа изменчивости значений химических показателей состояния грунтовых вод на верховых болотах Марий Эл

Показатель	Значения критерия Фишера и ПСВ воздействующих факторов			
	Условия биотопа ($F_{\text{крит.}} = 2,15$)		Сезон года ($F_{\text{крит.}} = 2,63$)	
	$F_{\text{факт.}}$	ПСВ, %	$F_{\text{факт.}}$	ПСВ, %
Кислотность	5,67	25,4	28,57	56,8
БПК ₅	1,65	26,6	4,63	24,9
ХПК	4,35	38,8	6,46	25,6
Азот аммонийный	3,29	8,5	70,24	81,1
Нитраты	0,89	5,6	24,50	69,0
Нитриты	0,46	6,6	5,63	35,9
Хлориды	1,01	4,2	42,31	79,0
Фосфаты	1,04	11,4	9,21	44,8
Сульфаты	2,71	21,1	13,72	47,6
Кальций	1,32	10,9	15,25	56,0
Калий	1,76	15,7	19,29	57,5
Магний	2,30	17,9	14,75	51,0
Железо	3,71	32,8	8,13	31,9
Марганец	0,28	3,2	10,12	51,3
Сухой остаток	2,81	13,8	30,55	66,6
Гидрокарбонаты	1,35	6,7	33,37	73,5
Жесткость	1,73	8,2	34,43	72,8

Примечание: ПСВ – показатель силы влияния фактора, оцениваемый как отношение факториальной дисперсии к общей дисперсии значений показателя.

Таблица 3.10 - Значения химических показателей состояния грунтовых вод на верховых болотах Марийского Полесья в разные сезоны года

Показатель	Ед. измер.	Значения показателей в разные сезоны, $M_x \pm m_x$			
		Весна	Лето	Осень	Зима
Кислотность	pH	4,13 ± 0,07	3,66 ± 0,06	3,68 ± 0,03	3,77 ± 0,03
БПК ₅	мг/дм ³	13,46 ± 1,59	8,87 ± 0,73	7,55 ± 0,58	10,54 ± 1,76
ХПК	то же	369 ± 40,6	265 ± 37,6	368 ± 27,2	538 ± 97,8
Азот аммонийный	—	5,68 ± 0,45	6,70 ± 0,59	8,54 ± 0,82	0,48 ± 0,11
Нитраты	—	15,69 ± 1,87	2,17 ± 0,32	20,73 ± 1,61	28,31 ± 2,10
Нитриты		0,03 ± 0,006	0,05 ± 0,005	0,02 ± 0,003	0,06 ± 0,011
Хлориды	—	18,61 ± 2,12	67,7 ± 7,71	9,86 ± 1,83	12,22 ± 0,97
Фосфаты	—	0,08 ± 0,012	0,41 ± 0,08	0,11 ± 0,02	0,20 ± 0,06
Сульфаты	—	31,8 ± 4,92	24,7 ± 3,65	8,80 ± 1,88	10,8 ± 2,14
Кальций	—	25,0 ± 2,29	17,3 ± 1,95	24,7 ± 2,25	23,6 ± 2,00
Калий	—	7,22 ± 2,22	47,5 ± 6,42	68,9 ± 10,74	28,9 ± 3,05
Магний	—	6,78 ± 1,58	9,88 ± 2,61	15,34 ± 2,14	3,29 ± 0,44
Железо	—	6,17 ± 0,79	10,50 ± 0,55	8,51 ± 0,51	7,53 ± 0,68
Марганец	—	0,50 ± 0,08	0,25 ± 0,03	0,16 ± 0,05	0,20 ± 0,02
Сухой остаток	—	36,9 ± 3,66	38,5 ± 2,46	86,9 ± 7,85	50,4 ± 4,30
Гидрокарбонаты	$\frac{\text{МГ-ЭКВ.}}{\text{дм}^3}$	2,03 ± 0,06	2,00 ± 0,10	2,76 ± 0,32	1,96 ± 0,12
Жесткость	$\frac{\text{МГ-ЭКВ.}}{\text{дм}^3}$	1,81 ± 0,11	1,67 ± 0,17	2,49 ± 0,25	1,45 ± 0,10

Часть параметров состояния болотных вод довольно тесно коррелирует между собой (табл. 3.11), что обусловлено как их функциональными связями, так и протеканием в почвенном растворе химических процессов. Наиболее тесные связи отмечаются между жесткостью воды и концентрацией в ней магния (рис. 3.9), содержанием гидрокарбонатов и калия (рис. 3.10), содержанием сульфатов и индексом БПК₅ (рис. 3.11), концентрацией нитратов и хлоридов (рис. 3.12), калия и марганца (рис. 3.13), кислотностью болотных вод и содержанием в них железа (рис. 3.14). Довольно тесно связан между собой еще целый ряд показателей, что аппроксимируют следующие уравнения регрессии:

- индекс pH (X) и содержание калия (Y, мг/л):

$$Y = 54,5 \cdot \exp[-5,963 \cdot (X - 3,3)^{3,763}] + 5,0; R^2 = 0,32;$$

- индекс pH (X) и содержание сухого остатка (Y, мг/л):

$$Y = 162,2 \cdot \exp[-2,471 \cdot (X - 3,3)^{0,681}] + 17,8; R^2 = 0,40;$$

Таблица 3.11 – Связь между химическими параметрами грунтовых вод на верховых болотах Марийского Полесья

Номер признака	Значения коэффициентов корреляции между признаками (N = 50)															
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11	№ 12	№ 13	№ 14	№ 15	№ 16
№ 1	1,00															
№ 2	-0,32	1,00														
№ 3	-0,26	0,23	1,00													
№ 4	-0,30	0,06	-0,19	1,00												
№ 5	-0,05	0,12	0,44	-0,26	1,00											
№ 6	-0,10	-0,17	0,37	-0,37	-0,01	1,00										
№ 7	-0,24	-0,13	-0,21	0,11	-0,66	0,13	1,00									
№ 8	-0,30	-0,22	0,02	0,19	-0,29	0,06	0,58	1,00								
№ 9	-0,31	0,84	0,31	0,18	0,07	-0,13	0,03	-0,08	1,00							
№ 10	-0,08	0,40	0,14	-0,25	0,39	-0,09	-0,15	-0,40	0,45	1,00						
№ 11	-0,54	-0,35	-0,12	0,47	-0,09	-0,09	0,19	0,35	-0,34	-0,34	1,00					
№ 12	-0,31	0,64	-0,03	0,28	-0,14	-0,28	-0,02	-0,08	0,55	0,12	-0,06	1,00				
№ 13	-0,53	0,11	0,21	0,39	-0,25	0,09	0,42	0,50	0,20	-0,30	0,30	0,20	1,00			
№ 14	0,42	0,25	-0,01	-0,27	-0,19	-0,25	0,11	-0,12	0,33	0,18	-0,54	0,19	-0,26	1,00		
№ 15	-0,56	0,68	0,29	0,25	0,41	-0,24	-0,30	-0,26	0,69	0,41	0,33	0,59	0,20	-0,07	1,00	
№ 16	-0,14	-0,14	-0,14	0,47	0,16	-0,20	-0,33	-0,03	-0,27	-0,29	0,78	-0,06	0,01	-0,49	0,14	1,00
№ 17	-0,29	0,71	0,04	0,11	0,08	-0,28	-0,09	-0,26	0,66	0,58	-0,37	0,88	0,02	0,19	0,68	-0,19

Примечание: номера признаков соответствуют данным таблицы 3.8; жирным шрифтом выделены наиболее высокие значения; достоверными при P = 0,95 являются значения коэффициентов корреляции более 0,21.

- жесткость воды (X, мг·эquiv./л) и индекс БПК₅ (Y, мг/л):
 $Y = 2,865 \cdot \exp(0,774 \cdot X)$; $R^2 = 0,62$;
- содержание сухого остатка (X, мг/л) и индекс БПК₅ (Y, мг/л):
 $Y = 4,895 \cdot \exp(0,0167 \cdot X)$; $R^2 = 0,40$;
- содержание магния (X, мг/л) и индекс БПК₅ (Y, мг/л):
 $Y = 6,882 \cdot \exp(0,0649 \cdot X)$; $R^2 = 0,44$;
- содержание сухого остатка (X, мг/л) и сульфатов (Y, мг/л):
 $Y = 0,000264 \cdot (X - 18)^{2,587} + 16,6$; $R^2 = 0,62$;
- содержание сухого остатка (X, мг/л) и магния (Y, мг/л):
 $Y = 0,158 \cdot X + 0,656$; $R^2 = 0,35$;
- содержание сухого остатка (X, мг/л) и жесткость воды (Y, мг·эquiv./л):
 $Y = 0,00112 \cdot (X - 18)^{1,565} + 1,5$; $R^2 = 0,49$;
- жесткость воды (X, мг·эquiv./л) и содержание сульфатов (Y, мг/л):
 $Y = 6,75 \cdot X^{1,510}$; $R^2 = 0,44$;
- жесткость воды (X, мг·эquiv./л) и содержание кальция (Y, мг/л):
 $Y = 15,77 \cdot X^{0,509}$; $R^2 = 0,39$;
- содержание сульфатов (X, мг/л) и магния (Y, мг/л):
 $Y = 0,172 \cdot X + 5,41$; $R^2 = 0,30$;
- содержание фосфатов (X, мг/л) и хлоридов (Y, мг/л):
 $Y = 77,43 \cdot X + 9,89$; $R^2 = 0,33$;
- содержание фосфатов (X, мг/л) и железа (Y, мг/л):
 $Y = 6,83 \cdot X + 7,03$; $R^2 = 0,25$.

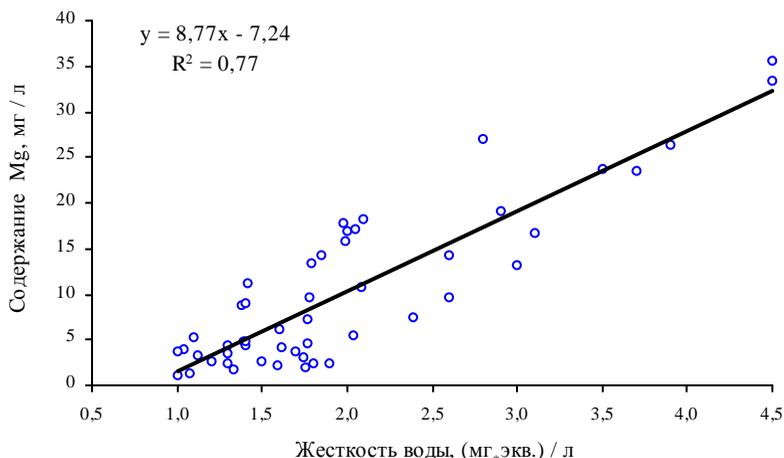


Рис. 3.9. Связь между жесткостью болотных вод и содержанием в них магния

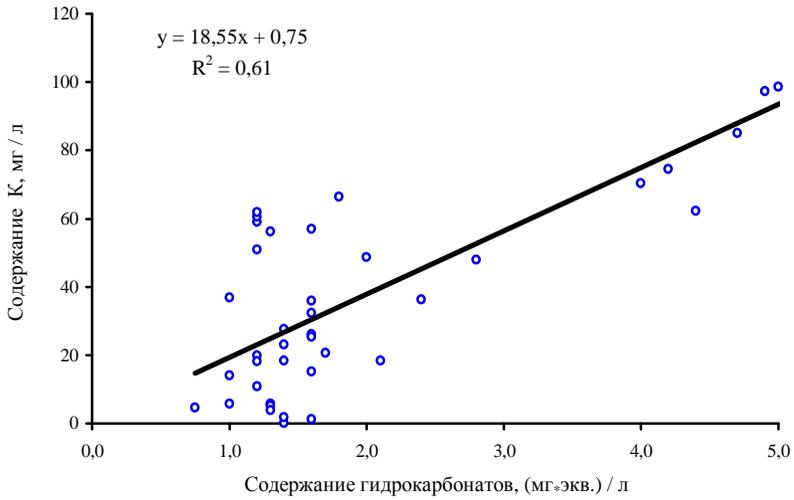


Рис. 3.10. Связь между содержанием в болотных водах гидрокарбонатов и калия

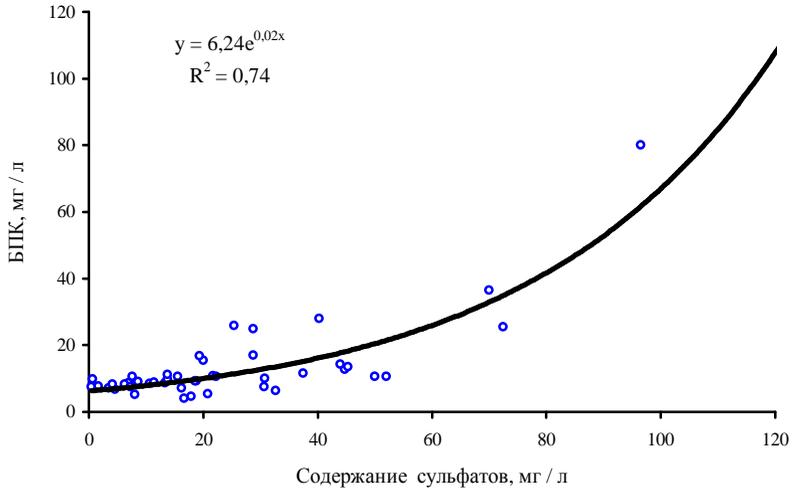


Рис. 3.11. Связь между содержанием в болотных водах сульфатов и индексом БПК₅

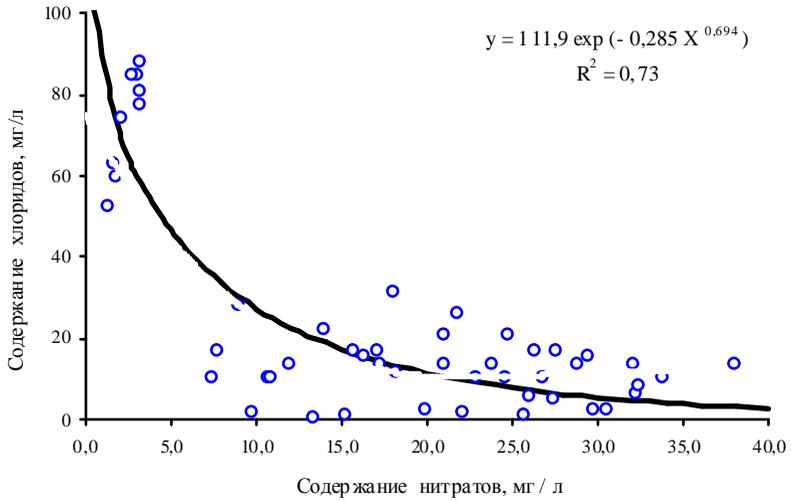


Рис. 3.12. Связь между содержанием в болотных водах нитратов и хлоридов

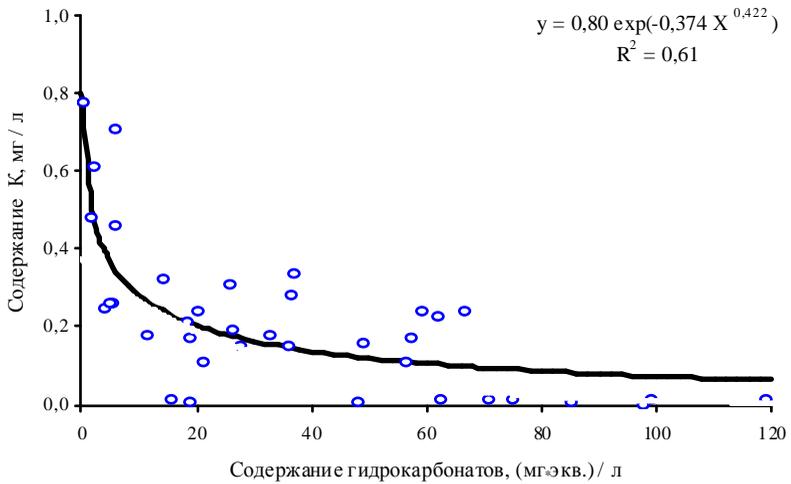


Рис. 3.13. Связь между содержанием в болотных водах калия и марганца

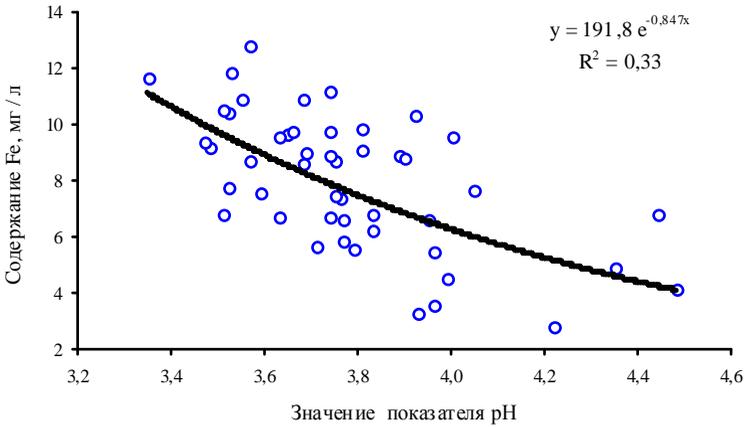


Рис. 3.14. Связь между кислотностью болотных вод и содержанием в них железа

Связь между значениями рН и содержанием в воде кальция полностью отсутствует, что опровергает сложившееся мнение о ведущей роли этого элемента в регуляции кислотности среды (Бахнов, 1986; Черняев, Черняева, Еремеева, 1989), которую определяют, на наш взгляд, корневые выделения (экзаметаболиты), выполняющие те же функции, что и желудочный сок у животных, способствуя разложению органических соединений и минеральных веществ, переводя их в доступную для растений форму (Прокушкин, Каверзина, 1986). **Чем труднее растениям извлекать из торфа и водного раствора питательные вещества, тем больше они выделяют экзаметаболитов и тем кислее становится среда.** Кислотность среды (Y) зависит, как показали расчеты, в основном от трех параметров: содержания в воде сухого остатка (X_1), калия (X_2) и железа (X_3). Чем выше концентрация в воде этих компонент, тем ниже значение рН, т.е. кислее среда. Совместное действие этих параметров, определяющее 62,5% исходной дисперсии значений рН, аппроксимируется следующим мультипликативным уравнением множественной регрессии:

$$Y = 1,90 \cdot [1 / (0,03 \cdot X_1 + 1)] \cdot [1 / (0,01 \cdot X_2 + 1)] \cdot [1 / (0,03 \cdot X_3 + 1)] + 3,3$$

Все показатели состояния грунтовых вод на верховых болотах Марийского Полесья объединяются между собой в три разных по объему кластера (рис. 3.15). Наиболее представительным является первый кластер, в который входит 11 показателей. Его основу составляют показатели кислотности и жесткости воды, к которым последовательно при-

мыкают показатели содержания кальция, железа, сухого остатка, биологического потребления кислорода, сульфатов, химического потребления кислорода, нитратов, нитритов и марганца. Во второй кластер входит четыре показателя (азот аммонийный, магний, калий и гидрокарбонаты), а в третий, который наиболее удален от остальных кластеров, всего два (хлориды и фосфаты).

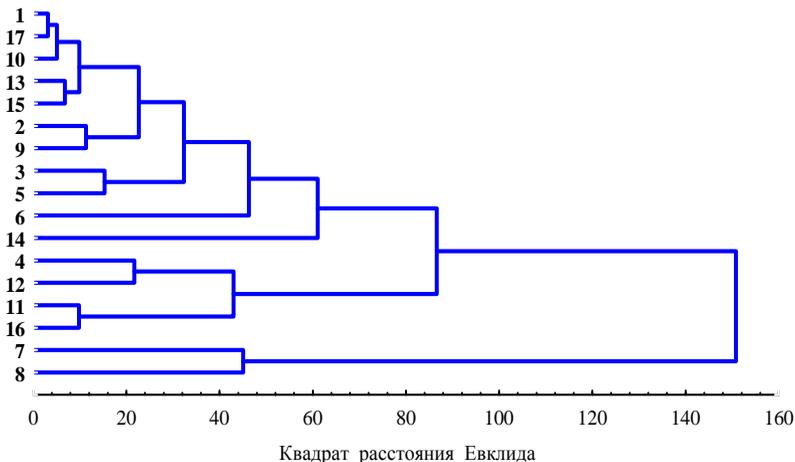


Рис. 3.15. Дендрограмма взаимного сходства химических показателей грунтовых вод на верховых болотах Марийского Полесья, построенная способом Уорда по матрице нормированных данных с использованием квадрата расстояния Евклида (номера показателей соответствуют данным таблицы 3.8)

На изменение значений показателей состояния грунтовых вод оказывают влияние не только биохимические процессы и растительность, потребляющая питательные элементы и преобразующая труднорастворимые соединения своими корневыми выделениями, но и также содержание в воде кислорода, которое, как показывает анализ литературы (Черняев, Черняева, Еремеева, 1989), изменяется в очень больших пределах по сезонам и годам в результате колебаний температуры среды и количества выпадающих атмосферных осадков. Растворенный в воде кислород воздействует на химические соединения как прямо, приводя к их окислению, так и косвенно, определяя скорость процессов потребления и преобразования веществ растениями. Так, повышение продуктивности фитоценозов и появление более требовательных к условиям сре-

ды растений может быть связано не только с обогащением раствора минеральными солями, но и с увеличением проточности болота. В ложбинах стока верховых болот, к примеру, появляется мезотрофная растительность, потребляющая значительно больше питательных веществ, чем олиготрофная, хотя никакого возрастания минерализации воды здесь не происходит (Ниценко, 1972; Боч, 1972). В данном случае четко проявляется принцип Либиха, согласно которому продуктивность фитоценоза определяется действием лимитирующего фактора, т.е. фактора находящегося на нижнем уровне физиологических потребностей вида. Этот принцип почему-то не учитывается многими исследователями при оценке лесорастительных условий болот.

Значительное влияние на сезонную и межгодовую вариабельность показателей состояния грунтовых вод оказывает также выпадение атмосферной пыли, которое является одним из основных источников поступления на верховые болота многих элементов питания растений и которое нестабильно как по количеству, так и по составу (Пьявченко, Сибирева, 1959; Дроздова и др., 1964; Черняева, Черняев, Могиленских, 1978; Бахнов, 1986, Черняев, Черняева, Еремеева, 1989).

Содержание в воде кислорода и химических соединений, определяющих продуктивность и структуру болотных фитоценозов, во многом зависят от залегания уровня грунтовых вод (Веретенников, 1968; Вомперский, 1968), который, как показали многолетние наблюдения (Корепанов, 1984; Демаков, 1992, 2002, 2005), подвержен значительным внутри и межсезонным изменениям. Внутрисезонные изменения уровня грунтовых вод (УГВ) наиболее велики на верховых болотах, которые составили в Прикамье 28 см (табл. 3.12), а на стационарном объекте «Илюшкино болото» в Марийском Полесье значительно больше - 15...43 см (табл. 3.13). В 2010 году отмечалась сильнейшая засуха, в результате чего УГВ на данном объекте упал до отметки 94 см и общий размах достиг 98 см.

Таблица 3.12. – Сезонная изменчивость уровня грунтовых вод на различных болотах Прикамья (по А.А. Корепанову, 1984)

Тип болота	Уровень грунтовых вод по месяцам, см*					Размах, см
	V	VI	VII	VIII	IX	
Верховой	+5	5	17	23	13	28
Переходный	+2	2	6	13	12	15
Низинный	+3	1	1	4	2	7

*Примечание: знак + означает, что грунтовые воды находились выше среднего уровня почвы.

Таблица 3.13. - Уровень грунтовых вод на верховом болоте «Илюшкино» в Старожильском лесничестве Республики Марий Эл

Год	Средний УГВ от поверхности почвы по месяцам, см					В среднем за сезон, см	Общий размах, см
	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь		
1981	0,3	10,7	25,0	36,5	35,0	21,5	43,0
1982	9,1	13,5	18,5	29,0	31,6	20,3	27,5
1983	13,5	15,8	12,4	21,6	21,3	16,9	15,0
1984	15,2	26,9	21,6	19,1	22,5	21,1	18,5
1985	4,5	6,1	9,6	14,0	13,9	9,6	16,8
1986	3,1	13,7	15,5	22,5	20,0	15,0	26,0
1987	4,0	16,2	25,4	31,3	24,5	20,3	33,5
1988	13,8	21,1	24,3	28,9	22,6	22,1	25,3
1989	+0,5	4,9	10,4	16,9	19,5	10,2	21,5
1990	+1,3	+0,4	2,6	7,3	3,9	2,4	15,0
1991	+1,6	7,1	19,4	21,2	15,0	12,2	26,2
1992	+3,5	6,6	11,5	25,9	32,2	14,5	39,0
1993	2,9	11,5	10,0	16,5	15,5	11,3	22,5
1994	+2,2	3,9	5,6	10,6	9,9	5,6	19,9
1995	+1,6	12,6	21,4	24,4	27,4	16,8	35,0
1996	12,0	17,2	15,7	30,2	41,0	23,2	38,5
1997	6,7	8,0	21,3	24,3	25,8	17,2	24,5
Мх	4,4	11,5	15,9	22,4	22,4	15,3	26,3
min	+3,5	+0,4	2,6	7,3	3,9	2,4	15,0
max	15,2	26,9	25,4	36,5	41,0	23,2	43,0
Размах	18,7	27,3	22,8	29,2	37,1	20,8	28,0
Sx	6,3	6,8	7,0	7,7	9,4	6,0	8,7

Примечание: знак + означает, что грунтовые воды находились выше среднего уровня почвы; Мх - средний УГВ, Sx - среднее квадратическое отклонение УГВ.

Наиболее значительные внутрисезонные колебания УГВ, как свидетельствуют приведенные данные, отмечены в 1981, 1992 и 1996 гг., а наименьшие – в 1983-1985, 1990 и 1994 гг., что связано с особенностями метеоусловий данных лет. Менее всего от сезона к сезону изменялся УГВ в мае (в это время грунтовые ближе всего подходили к поверхности почвы, иногда покрывая ее слоем до 5 см), а наиболее сильно сентябре, когда отмечался пик его падения. Наибольший внутрисезонный размах УГВ отмечался в 1981, 1992 и 1996 годах, составляющий 38,5...43,0 см. Меньше всего внутрисезонные колебания УГВ составляли в 1983, 1984, 1985 и 1990 гг.

Межсезонная динамика УГВ каждого месяца имеет свои особенности, в результате чего отсутствует полная синхронность колебаний дан-

ного показателя (табл. 3.14). Особенно асинхронны динамические ряды УГВ мая и августа, коэффициент корреляции между которыми составил всего 0,218. Наиболее сильное обводнение болот Марийского Полесья отмечалось за время наблюдений в 1985, 1989, 1990 и 1994 годах, а слабое – в 1981, 1982, 1984, 1987, 1988 и 1996 годах.

Таблица 3.14 - Матрица коэффициентов корреляции рядов УГВ разных месяцев

Месяцы	Значения коэффициента корреляции между рядами УГВ месяца с другими					
	май	июнь	июль	август	сентябрь	сезон
Май	1,000					
Июнь	0,854	1,000				
Июль	0,441	0,721	1,000			
Август	0,238	0,496	0,861	1,000		
Сентябрь	0,218	0,447	0,673	0,895	1,000	
Сезон	0,631	0,835	0,910	0,880	0,821	1,000

Наблюдения показали (Демаков, Исаев, Толстухин, 2005), что сезонная динамика УГВ на разных объектах имеет существенные различия (рис. 3.16). Так, на верховом болоте площадью 8,4 га, расположенном в кв. 74, 86 ГПЗ «Большая Кокшага» (водомерный пост № 1), УГВ в 1995 году неуклонно снижался в течение 76 дней вплоть до 26 июля со средней скоростью 5,7 мм в сутки. Наибольшее его падение в этот период, составившее 7,8 мм/сутки, отмечалось с 7 по 16 июня. В период с 26 июля по 1 сентября УГВ в данном биотопе постоянно повышался, поднявшись в общей сложности на 18 см. Особенно значительное повышение отмечалось в период с 26 июля по 3 августа, составившее 11 см (причиной подъема явились прошедшие ливни).

На верховом болоте «Илюшкино» площадью 196 га (водомерный пост № 2), падение УГВ в первой половине вегетационного периода было менее продолжительным (48 дней) и интенсивным (4,7 мм/сутки). Оно прервалось 5 июля в результате сильного локального ливня. Особенно значительное повышение отмечалось в период с 1 по 8 августа, составившее 11,7 мм/сутки. В дальнейшем вновь началось падение УГВ со средней скоростью 5,1 мм/сутки, продолжавшееся 29 дней. С 11 августа колебания УГВ на обоих водомерных постах происходили более синхронно нежели в предшествующий период, хотя и здесь имелись существенные различия.

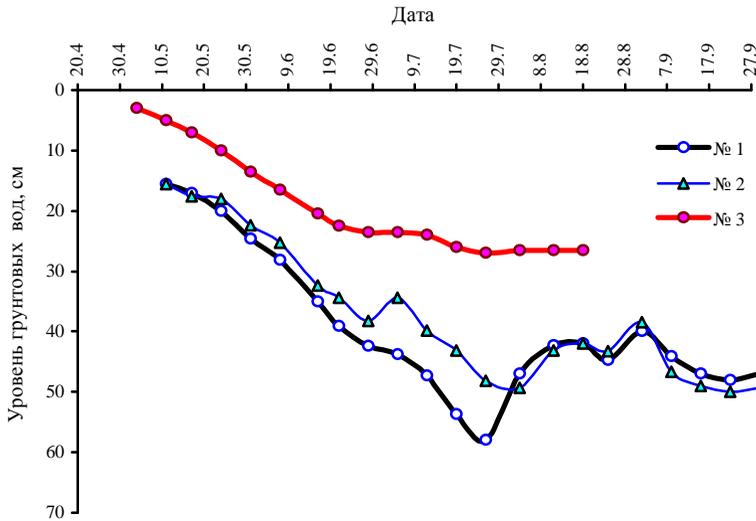


Рис. 3.16. Динамика уровня воды на различных объектах в 1995 году

Динамика воды в оз. Шундуер, расположенном в охранной зоне ГПЗ «Большая Кокшага» (водомерный пост № 3), имела свою специфику, которая выражалась, прежде всего, в низкой скорости падения, не превышающей 5,7 мм/сутки, и небольшой разнице между максимальной и минимальной отметками за сезон, составившей всего 27 см. Падение уровня воды, происходившее со средней скоростью 4,0 мм/сутки, практически приостановилось уже 28 июня, хотя минимальная отметка отмечалась 26 июля. Летние осадки не вызвали значительного подъёма уровня воды, а обусловили лишь его стабилизацию.

Различия в сезонной динамике УГВ на разных объектах сохранялись и в последующие годы (рис. 3.17, табл. 3.15, рис. 3.18). Особенно сильно отличался ход показателя на сплавине оз. Кошеер (водомерный пост № 4), где УГВ в течение вегетационного сезона 1997 года изменялся на 9,4 см, а в 2007 году всего лишь на 8,0 см.

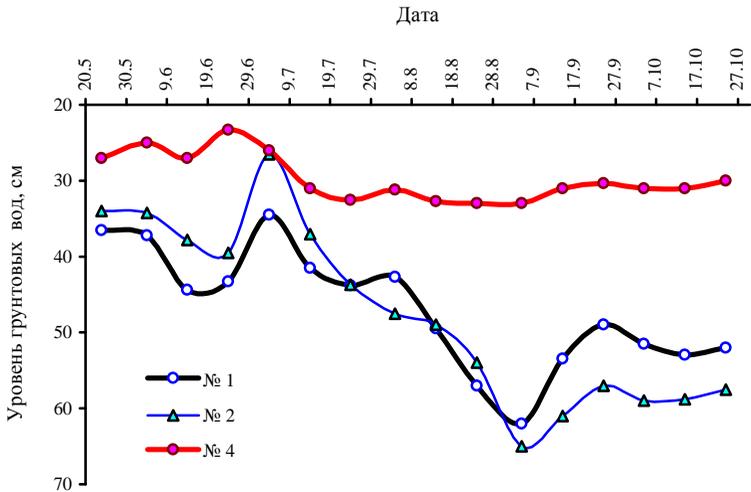


Рис. 3.17. Динамика уровня грунтовых вод на различных болотах в 1996 году

Таблица 3.15 - Динамика уровня грунтовых вод на верховых болотах в 1997 году

Дата замера	УГВ на водомерных постах, см		Разность между постами	Изменения УГВ за неделю, см		
	№ 1	№ 2		№ 1	№ 2	Разность
20.05	24,5	26,7	-2,2			
30.05	25,0	27,5	-2,5	0,5	0,8	-0,3
10.06	20,0	27,5	-7,5	-5,0	0,0	-5,0
20.06	19,0	24,5	-5,5	-1,0	-3,0	2,0
30.06	21,0	32,0	-11,0	2,0	7,5	-5,5
10.07	24,0	36,0	-12,0	3,0	4,0	-1,0
20.07	33,0	40,0	-7,0	9,0	4,0	5,0
30.07	48,0	48,0	0,0	15,0	8,0	7,0
10.08	41,5	43,5	-2,0	-6,5	-4,5	-2,0
20.08	39,0	41,5	-2,5	-2,5	-2,0	-0,5
30.08	37,0	48,0	-11,0	-2,0	6,5	-8,5
10.09	32,0	48,5	-16,5	-5,0	0,5	-5,5
20.09	34,0	49,0	-15,0	2,0	0,5	1,5
30.09	29,0	40,0	-11,0	-5,0	-9,0	4,0
10.10	24,0	33,0	-9,0	-5,0	-7,0	2,0
20.10	23,3	28,5	-5,2	-0,7	-4,5	3,8

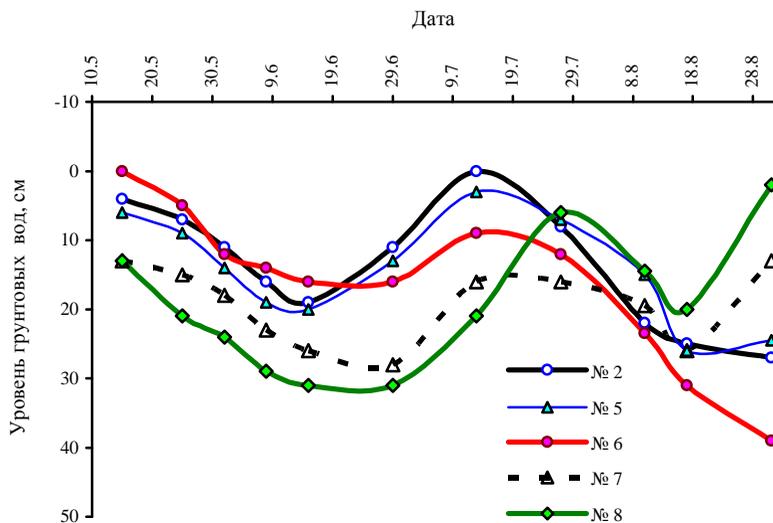


Рис. 3.18. Динамика уровня грунтовых вод на различных объектах в 2007 году

Особенности сезонной динамики УГВ на болотах в различные годы зависели в основном от количества выпадающих осадков. Так, в 2007 году в период с 17 июня по 7 июля часто шли дожди и сумма выпавших осадков составила 101,7 мм (рис. 3.19). В результате этого УГВ на болотах начал подниматься, однако степень подъема в каждом биотопе была различной: на Илюшкином болоте (водомерные посты № 2 и № 5) вода поднялась на 17-19 см, на Тетеркином болоте (водомерный пост № 6) - на 7 см, на болоте Изи-Куп (водомерный пост № 7) - на 12 см, на болоте «Безымянное» (водомерный пост № 8) - на 25 см. Совсем слабо отреагировал на выпавшие осадки УГВ на болоте, примыкающем к озеру Кошеер, который повысился всего лишь на 1,5 см. В последующий период началось снижение УГВ на болотах, но началось оно в разные сроки и продолжалось разное время. Величина падения УГВ была также различной. Больше всего упал УГВ на болотах «Илюшкино» и «Тетеркино» (на 23-30 см). На болотах «Изи-Куп» и «Безымянное» УГВ снизился на 10...14 см. На болоте «Кошеер» УГВ упал всего лишь на 1 см. С 17 августа на болотах «Изи-Куп» и «Безымянное» УГВ начал вновь подниматься, тогда как на других болотах он по-прежнему опускался. Представление об изменчивости УГВ в 2007 году на этих объектах дает таблица 3.16.

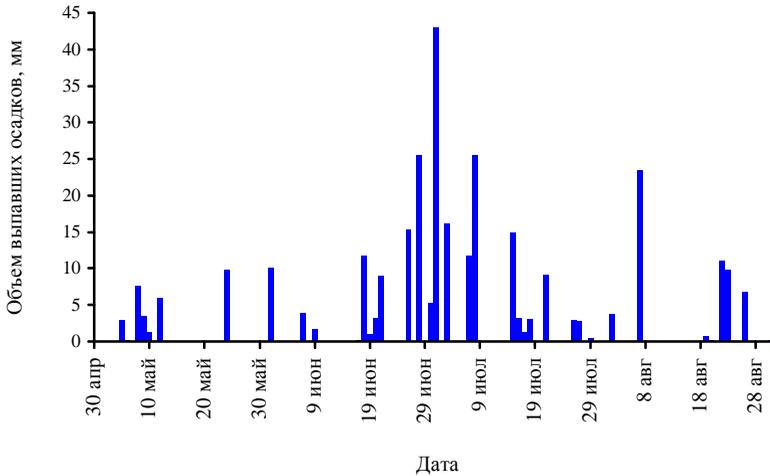


Рис. 3.19. Динамика выпадения атмосферных осадков в мае-августе 2007 года

Таблица 3.16 – Изменчивость УГВ на верховых болотах в 2007 году

Номер поста	Название болота	Значения параметров УГВ, см			
		Средний	Минимум	Максимум	Размах
№ 2	Илюшкино, пп 25	13,6	0	27	27
№ 5	Илюшкино, пп 33а	14,2	3	26	23
№ 6	Тетеркино	16,1	0	39	39
№ 7	Изи куп	19,4	13	28	15
№ 8	Безымянное	19,3	2	31	29
№ 4	Кошеер	5,2	0	8	8

Различия сезонной динамики УГВ на болотах должны, несомненно, отражаться на физико-химических показателях воды, структуре и продуктивности фитоценозов, том числе годичном приросте деревьев.

С уровнем грунтовых вод на болотах определенным образом связана влажность торфа в пределах корнеобитаемого слоя (Маслов, 1961; Константинов, 1966; Вомперский, 1968; Корепанов, 1984), которая оказывает большое влияние на развитие растительности. Проведенные нами исследования показали, что даже в условиях крайне засушливого лета 2010 года, когда УГВ в верховых болотах упал до 100-150 см, влажность торфа на глубине более 20 см не опускалась ниже 80% (рис. 3.20),

что соответствует оптимальным условиям для роста деревьев сосны (Вомперский, 1968; Смоляк, 1969), отмирание которых происходит при объемной влажности торфа 13%. Влажность же самого верхнего слоя мохового покрова составляла 21%.

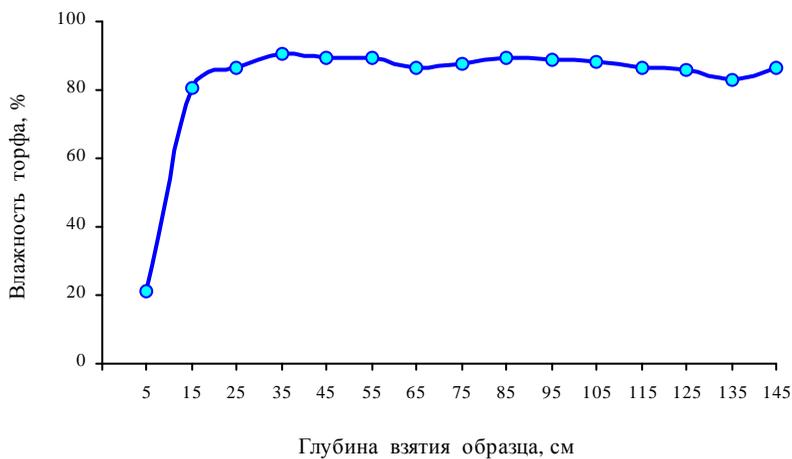


Рис. 3.20. Изменение влажности торфа на верховом болоте в августе 2010 года

Содержание в воде кислорода и химических соединений в определенной мере зависит не только от залегания УГВ, но и от температурного режима почв, особенно в пределах корнеобитаемого слоя (Веретенников, 1968). Температурный режим почв оказывает также прямое влияние на жизнедеятельность болотной растительности. Так, к примеру, установлено, что корни древесных пород весной трогаются в рост при температуре почвы 5-6°C. Осенью рост прекращается при температуре почвы ниже 8°C (Смирнов, 1964; Веретенников, 1968; Пятецкий, 1971). С увеличением температуры почв рост и поглотительная способность корней активизируются.

Проведенные нами измерения показали, что верхние горизонты почв прогреваются на верховых болотах Марийского Полесья в летний период до температуры 16...20°C (табл. 3.17). Температура корнеобитаемого слоя, расположенного на глубине 30-50 см от поверхности, прогревается до температуры 12...14°C, что соответствует, в принципе, литературным данным (Корепанов С.А., Корепанов Д.А., 2002). Наиболее значительные сезонные изменения происходят в верхних слоях торфяных почв, где температура в течение сезона изменяется на 9..13°C. На

глубине более 40 см температура довольно стабильна не только в пределах одного сезона, но и в разные годы: даже в аномально жаркое лето, когда жара удерживалась почти два месяца и достигала 40°C, она не поднималась выше 14°C (рис. 3.21), что связано со слабой теплопроводностью и высокой теплоемкостью торфяных почв. Интересно отметить, что температура почвы на болотах и в сосняках лишайниково-мшистых различалась между собой незначительно (рис. 3.22). Таким образом, ни температура, ни влажность почв на болотах не лимитируют рост древесных растений.

Таблица 3.17 - Колебания температуры почв верховых болот Марийского Полесья за вегетационный период 2007 года

Сезон и дата учета	Температура торфа (°С) на разной глубине					
	2 см	20 см	40 см	60 см	80 см	100 см
Весна (8 мая)	7-9	6-7	6-7	6-7	6-7	6-7
Лето(24-26 июля)	16-17	12,7-14,6	11,3-13,5	10,5-12,3	10-11,4	10-11,5
Осень(26 сентября)	17-20	11,5-12	11-12	11-11,5	10,5-11,5	10-11,5

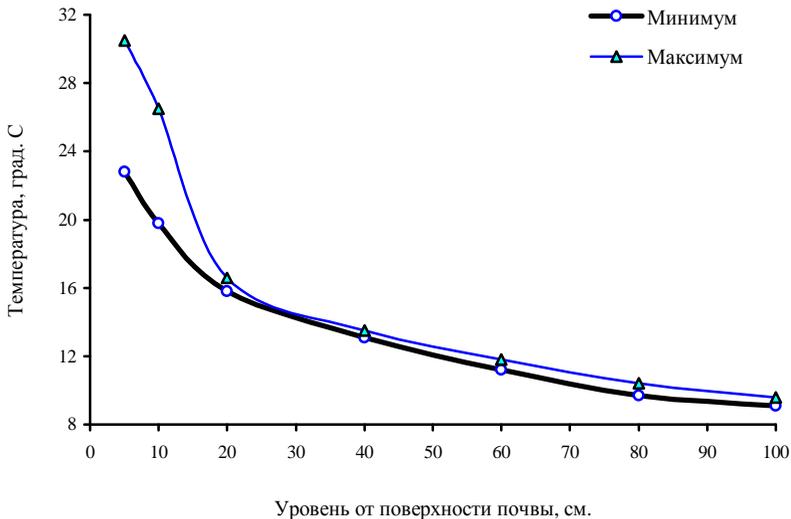


Рис. 3.21. Вертикальный градиент температуры почвы на верховом болоте «Илюшкино» по данным измерений, проведенных 11 августа 2010 года.

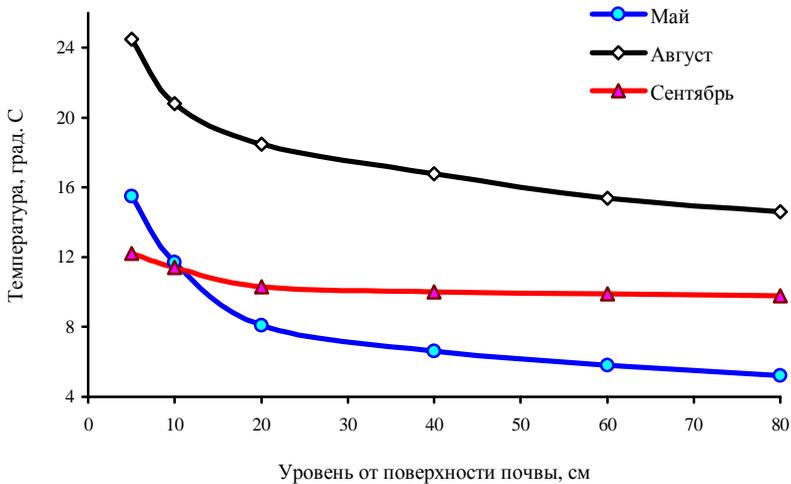


Рис. 3.22. Вертикальный градиент температуры почвы в сосняке лишайниково-мшистом по данным измерений, проведенных 11 мая, 11 августа и 15 сентября 2010 года.

3.4. Нанорельеф поверхности верховых болот

Характерной чертой болот всех типов является четкая выраженность нанорельефа в виде различного рода неровностей поверхности почвы (кочек, приствольных возвышений, заросших мхом старых пней и полуразложившихся колодин и проч.), которые, как было отмечено в главе 1, отражают специфику экологических условий биотопов (Иванов, 1957; Вомперский, 1966, 1968; Глебов, 1969; Блинцов, Ипатьев, 1974), определяя особенности облика растительности и, в какой-то мере, ее продуктивности. Зольность и кислотность торфа на разных формах нанорельефа, как установлено этими исследователями, примерно одинаковы, однако нановозвышениям, размер которых по вертикали достигает 20-40 см, а занимаемая площадь 30-50%, свойственен довольно благоприятный для развития фитоценозов режим аэрации, влажности и температуры, вследствие чего они более насыщены корнями растений, чем западинки. В условиях избытка влаги кочки часто являются единственным местом, где приживается и получает развитие самосев древесных растений. На разных формах нанорельефа развиваются и совершенно разные виды мхов (Смоляницкий, 1971, 1977).

Проведенные нами исследования показали, что параметры нанорельефа, как все другие показатели состояния болотных экосистем, варьируют в очень больших пределах (табл. 3.18). Так, число кочек изменяется от 3,6 до 14,5 тыс. шт./га, а заочкаренность, под которой понимается доля площади поверхности болота, занятого нановозвышениями, - от 7,7 до 43,2%. Средний уровень поверхности мохового покрова изменяется от 6,5 до 24,8 см, а максимальный перепад высот – от 19 до 46 см.

Расчеты показали, что между параметрами нанорельефа достаточно четко прослеживается определенная связь. Так, с увеличением числа кочек на участке уменьшается в среднем площадь одной кочки (рис. 3.23), но возрастает ее высота (рис. 3.24). Связь между количеством кочек и долей занятой ими поверхности болота выражена гораздо слабее и описывается параболой второй степени (рис. 3.25), которая показывает, что наибольшая заочкаренность болота наблюдается при густоте кочек 8-9 тыс. шт./га. Изменение параметров нанорельефа отражается на структуре фитоценозов.

Таблица 3.18 - Параметры нанорельефа олиготрофных болот Марийского Полесья

Биотоп	Число кочек тыс.шт./ га	Доля кочек от площади, %	Максимальная высота кочек, см	Средний уровень, см
1. Тетеркино, Б	12,4	18,7	36,8	14,9 ± 0,60
2. Тетеркино, В	7,5	24,7	44,7	24,8 ± 0,83
3. Тетеркино, Е	8,0	28,9	38,0	21,4 ± 0,82
4. Тетеркино, Д (климакс)	4,9	17,0	24,5	12,7 ± 0,46
5. Безымянное, гарь	14,5	7,7	39,5	14,3 ± 0,74
6. Безымянное, климакс	9,2	19,6	34,6	18,5 ± 0,62
7. Илюшкино ,гарь	6,3	14,0	25,7	12,2 ± 0,44
8. Илюшкино , пп 33 А	5,6	26,7	34,7	15,8 ± 0,66
9. Илюшкино, пп 33 Б	3,6	30,0	21,6	11,9 ± 0,44
10. Илюшкино, пп 33	4,4	43,2	28,8	14,8 ± 0,49
11. Илюшкино, пп 27	10,0	33,2	28,4	15,4 ± 0,58
12. Илюшкино пп 28	4,0	8,0	19,7	10,5 ± 0,32
13. Красный Яр, вырубка	12,7	30,1	46,0	17,2 ± 0,81
14. Красный Яр, климакс	8,3	38,2	32,3	18,6 ± 0,54
15. Изи куп	10,0	34,2	30,0	8,7 ± 0,49
16. Кошеер, берег	11,6	27,8	20,3	9,9 ± 0,39
17. Кошеер, сплавина	-	-	19,0	6,5 ± 0,36
Максимальное значение	14,5	43,2	46,0	24,8 ± 0,83
Минимальное значение	3,6	7,7	19,0	6,5 ± 0,36

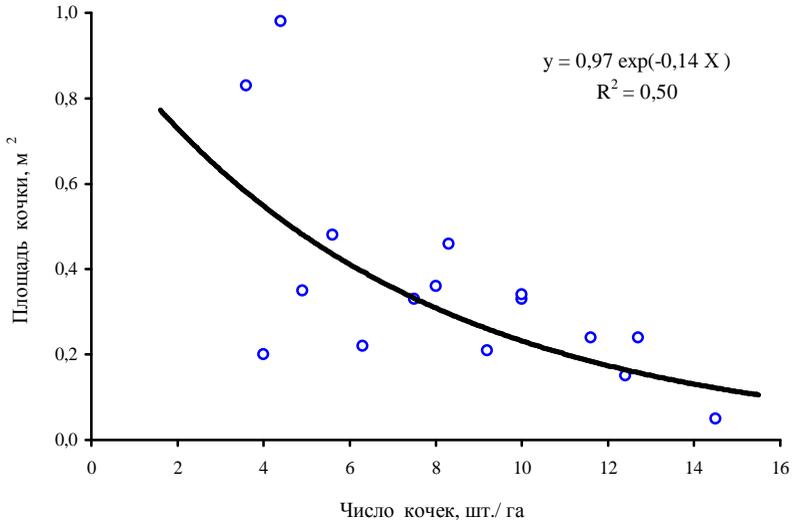


Рис. 3.23. Связь между числом кочек на верховых болотах и их средней площадью

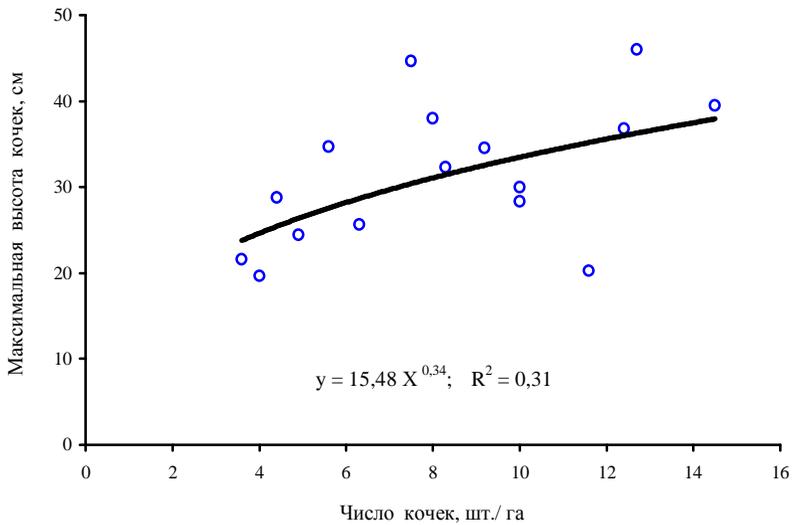


Рис. 3.24. Связь между числом кочек на верховых болотах и их максимальной высотой

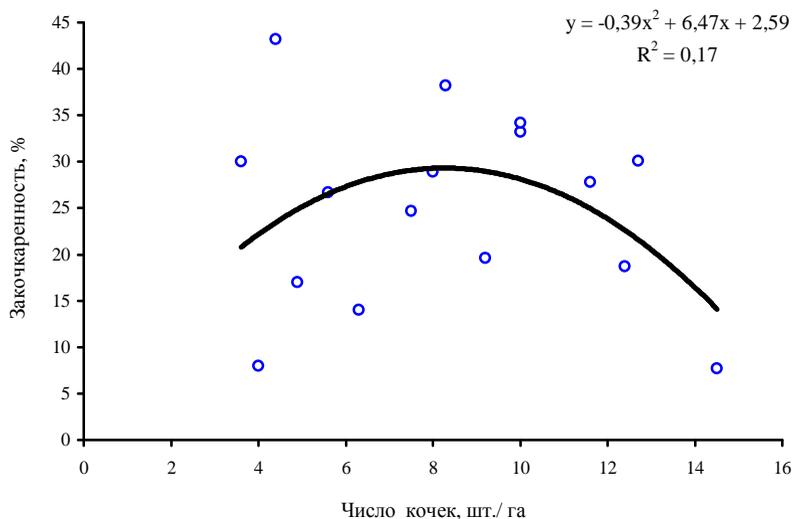


Рис. 3.25. Связь между числом кочек на верховых болотах и долей занятой ими площади поверхности

Нами установлено, что роль нанорельефа в болотных биогеоценозах, двойка. В первые годы после различного рода нарушений состояния фитоценозов (пожаров, «вымочек», рубок леса) самосев древесных растений появляется в основном на кочках (здесь бывает сосредоточено до 80% его численности) и имеет лучшее развитие (диаметр 20-30-летних деревьев сосны на кочках в 1,1 раза, а текущий прирост в высоту в 1,7 раза выше, чем в западинках). В дальнейшем происходит перенасыщение кочек корнями растений, что приводит к торможению роста деревьев и ускорению их отпада. В условиях избытка влаги влияние кочек на процесс лесовосстановления и рост растений положительное, а в засушливые годы – отрицательное.

На олиготрофных болотах происходит два типа смены фитоценозов, связанной с изменением нанорельефа и различий трофности на кочках и в западинках (Разумовский, 1981). Первый из них имеет место в том случае, когда смена фитоценозов начинается с положительных форм нанорельефа, а второй – когда с отрицательных, постепенно захватывая всю площадь поверхности болота. Эти два типа процесса циклически сменяют друг друга под действием эндогенных и экзогенных факторов. Изменения состояния фитоценозов, как нами было установлено, приводят к изменению параметров нанорельефа, и наоборот, что указывает на

автоматическую саморегуляцию процесса формирования поверхности болот. Так, на вырубках и гарях в первые 20-40 лет происходит усиление выраженности нанорельефа, который со временем постепенно сглаживается (минимальные значения параметров нанорельефа присущи зрелым стадиям развития болотных биогеоценозов).

Подводя итог всему вышеизложенному можно резюмировать:

1) все параметры болот Марийского Полесья, характеризующие их лесорастительные условия, варьируют в очень больших пределах, что должно отражаться на производительности и структуре произрастающих на них фитоценозов

2) верховые болота Марийской низменности по своим лесорастительным условиям, которые отражает совокупность физических и химических параметров торфа и грунтовых вод, довольно неоднородны и являются скорее мезоолиготрофными, чем олиготрофными.

3) Наиболее информативными признаками лесорастительных условий болот являются уровень залегания грунтовых вод и их кислотность, а также содержание в них ионов кальция, нитратов, сульфатов и гидрокарбонатов.

4) при оценке лесорастительных условий олиготрофных болот по комплексу параметров необходимо опираться на принцип лимитирующего фактора, т.е. фактора находящегося на нижнем уровне физиологических потребностей растительности.

Глава 4

СТРУКТУРА, ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА ФИТОЦЕНОЗОВ

Болотные фитоценозы необычайно разнообразны и сложны. Вместе с тем они не представляют собой хаотическое нагромождение видов, не связанных друг с другом и не взаимодействующих между собой. Живая материя, независимо от конкретных форм ее проявления - начиная с атомно-молекулярного и клеточного уровня, заканчивая биосферой в целом, характеризуется, прежде всего, *структурной организованностью* (Фролов, 1981; Чернов, 1991). Структура - неотъемлемый атрибут всех сложных систем, характеризующий степень упорядоченности элементов в них и определяющий их внутренние и внешние связи, а, следовательно, и закономерности функционирования (Веденов, Кремянский, 1966). Структурность - всеобщее фундаментальное свойство материи (Свидерский, 1962; Овчинников, 1966). Преобразование или разрушение структуры ведет к существенной перестройке или гибели системы - пока сохраняется структура, сохраняется и система в целом.

Познание структуры - есть способ познания системы (Фролов, 1981). Познание закономерностей формирования структуры ценозов - одна из центральных проблем современной биогеоценологии (Романовский, 1992). Она существует, вероятно, с момента зарождения экологии как науки и, несмотря на большое число разработок (Connell, Orias, 1964; Hurbert, 1971; Pielou, 1975; Левич, 1980; Песенко, 1982; Odum, 1989; Чернов, 1991; Мэгарран, 1992), окончательно до сих пор не решена. Применительно же к объектам лесного болотоведения она освещена пока очень слабо.

4.1. Закономерности распределения древостоев по классам бонитета, полноте и породному составу

Большинство верховых болот Марийского Полесья покрыто древесной растительностью. Хотя все они относятся к одному типу лесорастительных условий A_5 , древостои, произрастающие на них, существенно различаются между собой по своим таксационным показателям, что связано с особенностями среды их обитания, которая, как было отмечено в предыдущем разделе, на верховых болотах весьма изменчива по своим параметрам. Так, класс бонитета, который отражает потенциальную производительность древостоев, изменяется от III до V⁶ (рис. 4.1), а полнота, характеризующая фактически реализованную производитель-

ность, - от 0,3 до 0,9 (рис. 4.2). Доминируют среднеполнотные древостои V класса бонитета, довольно часто встречаются древостои IV и V^a классов бонитета. Не более 3% площади верховых болот занимают древостои III и V^b классов бонитета.

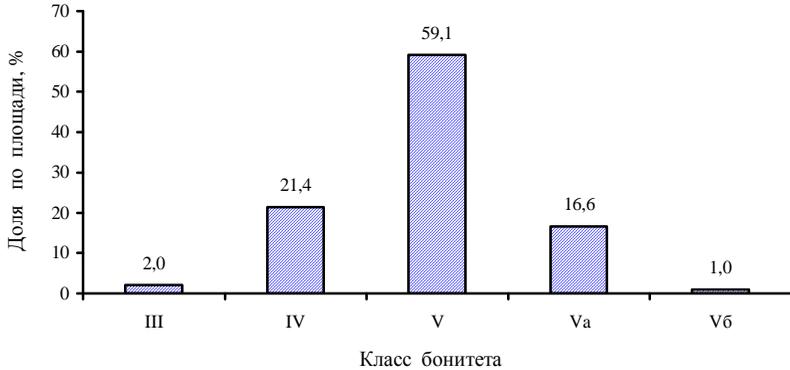


Рис. 4.1. Характер распределения древостоев по классам бонитета

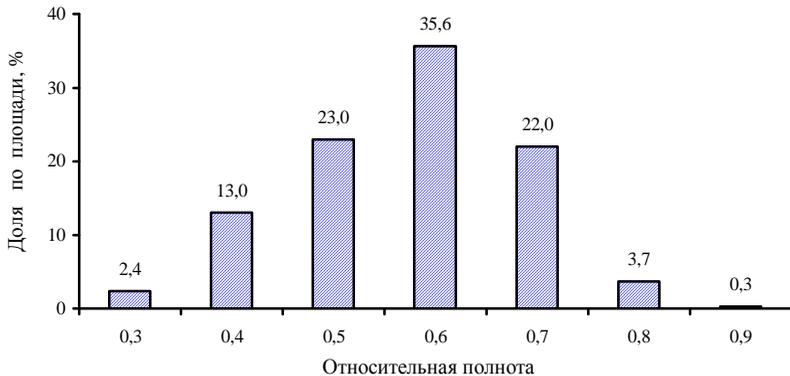


Рис. 4.2. Характер распределения древостоев по относительной полноте

В составе древостоев хотя и участвуют только две породы (сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. и береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh.), однако доля их участия варьирует в очень больших пределах, хотя наиболее распространены чистые сосновые (рис. 4.3). Изменение состава древостоев связано как с их продуктивностью, обусловленной особенностями среды обитания фитоценозов, так и с протеканием сук-

цессионных процессов, в результате которых береза постепенно выпадает из фитоценозов (табл. 4.1). Особенно рельефно этот процесс происходит в древостоях V и V^a классов бонитета, в которых береза практически полностью выпадает из состава в возрасте 120-140 лет. В древостоях V^b класса бонитета береза не встречается вообще.

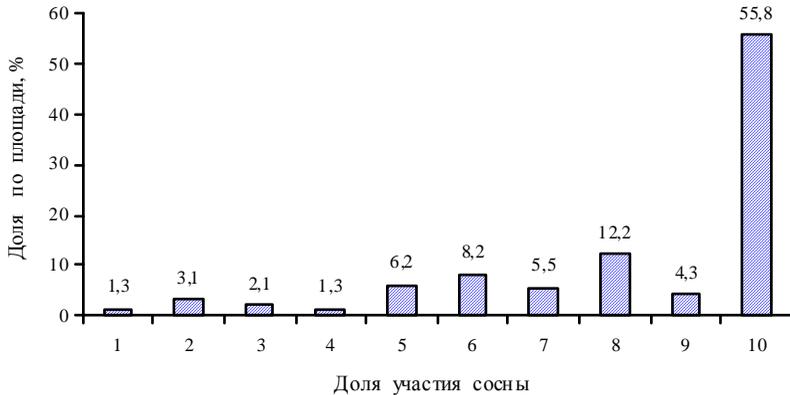


Рис. 4.3. Характер распределения древостоев по доле участия в них сосны

Таблица 4.1 - Изменение доли участия березы в составе древостоев разных классов бонитета на верховых болотах с возрастом

Класс возраста, лет	Доля участия березы по классам бонитета, %				
	III	IV	V	V ^a	В целом
до 20	45,5	46,1	39,2	21,4	40,8
21-40	36,5	26,5	23,6	3,3	23,9
41-60	41,2	9,3	12,9	2,4	11,6
61-80	69,0	11,7	5,4	1,1	5,0
81-100	12,8	12,1	8,5	0,8	6,3
101-120	0,0	13,1	1,9	0,2	1,9
121-140	20,6	6,4	2,4	0,0	2,7
141-160	14,8	13,9	0,4	0,0	2,0
160-180	-	-	0,0	0,0	0,0
В целом	40,5	29,7	18,3	2,1	18,3
Общая площадь, га	616	6589	18165	5096	30466

Расчеты показали, что доля участия березы в составе древостоев зависит от класса их бонитета и возраста, подчиняясь довольно строгой закономерности, аппроксимируемой следующими уравнениями регрессии:

$$Y_z = 41,0 \cdot \exp[-0,032 \cdot (t - 10)^{0,976}]; R^2 = 0,989;$$

$$Y_{Va} = 21,4 \cdot \exp[-0,434 \cdot (t - 10)^{0,473}]; R^2 = 0,998;$$

$$Y_V = 39,3 \cdot \exp[-0,029 \cdot (t - 10)^{0,982}]; R^2 = 0,984;$$

$$Y_{IV} = 47,6 \cdot \exp\{-1,62 \cdot [(t - 10)/100]^{0,40}\} + 4,7 \cdot \sin(2\pi t/60 - 1,37); R^2 = 0,941;$$

$$Y_{III} = 61,3 \cdot \exp\{-1,19 \cdot [(t - 10)/100]\} + 20,3 \cdot \sin(2\pi t/80 - 0,33); R^2 = 0,814;$$

где Y – доля участия в древостое березы по классам бонитета, %; t – возраст древостоя, лет.

4.2. Возрастная структура древостоев

Специфической чертой древостоев, произрастающих на верховых болотах Марийского Полесья, является большой размах возраста, достигающий 190 лет, что косвенно свидетельствует о естественном спонтанном режиме их развития. Возрастная структура древостоев разных классов бонитета существенно различна (табл. 4.2). Наименьший средний возраст имеют наиболее производительные в данных условиях древостои III класса бонитета (табл. 4.3), которые представлены в основном молодняками. Их структура довольно проста, характеризуясь слабой выравненностью по классам возраста. По мере снижения производительности древостоев их средний возраст неуклонно увеличивается, достигая 107 лет в сосняках V^б класса бонитета. Наиболее разнообразной (сложной) является возрастная структура древостоев V класса бонитета. По мере снижения или увеличения производительности насаждений относительно этого класса бонитета значения индексов разнообразия и выравненности их возрастной структуры уменьшаются.

Анализ возрастной структуры болотных насаждений показал, что древостои III- IV классов бонитета очень часто подвергаются природным нарушениям, последними из которых были пожары 1972 года и климатогенные «вымочки» 1978-1980 годов (Демаков, 1992, 2000, 2005), прерывающие ход сукцессий и часто возвращающие биогеоценозы на начальные стадии их развития. Природные нарушения данных насаждений происходили также в 1830-1870 и 1896-1915 годах, о чём свидетельствует увеличение доли соответствующих классов возраста в их спектре. Древостои же самых низших классов бонитета подвергались природным нарушениям значительно реже, наиболее сильные из которых отмечались в период с 1876 по 1915 гг. Волновая составляющая в

уравнениях, отображающих возрастные изменения доли участия березы в древостоях III и IV классов бонитета, связана также, на наш взгляд, с природными аномалиями, нарушающими плавность естественного хода сукцессий.

Таблица 4.2 - Возрастная структура древостоев на верховых болотах Марий Эл

Класс возраста, лет	Годы появления	Площадь лесов по классам бонитета, %				
		III	IV	V	V ^a	V ^b
до 20	1976-1995	60,2	38,9	31,3	7,0	0,0
21-40	1956-1975	15,7	18,3	10,2	2,6	0,6
41-60	1936-1955	6,9	13,6	10,7	3,0	3,0
61-80	1916-1935	2,3	8,8	9,8	19,5	0,0
81-100	1896-1915	2,4	9,8	17,2	32,6	3,8
101-120	1876-1895	0,6	5,7	11,6	28,7	92,6
121-140	1856-1875	5,6	4,2	6,5	6,4	0,0
141-160	1836-1855	6,3	0,7	2,5	0,1	0,0
160-180	1816-1835	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0
181-200	1796-1815	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Общая площадь, га		616	6589	18165	5096	323

Таблица 4.3 - Изменчивость параметров возрастной структуры древостоев

Параметр структуры	Значение параметров структуры по классам бонитета древостоя				
	III	IV	V	V ^a	V ^b
Средний возраст	35,4	44,0	59,1	86,2	107
Максимальный возраст	150	150	190	170	110
Индекс разнообразия	2,50	4,44	5,62	4,22	1,16
Индекс выравненности	0,31	0,55	0,56	0,46	0,23

На основе полученных возрастных спектров заболоченных лесов можно без труда оценить, используя накопленные частоты, вероятность гибели древостоев разных классов бонитета в результате воздействия всех природных аномалий, происходивших на определенном отрезке времени. Для математического описания этой зависимости наилучшим образом подходит, как показали расчеты, функция Вейбулла, параметры которой представлены в табл. 4.4. Зеркальным отражением процесса отмирания древостоев является процесс их выживания в данных условиях, описываемый функцией Ципфа $Y = 100 \cdot \exp[-(X/a)^b]$, объясняющей 97-99% дисперсии исходных данных.

Таблица 4.4 - Параметры функции Вейбулла, описывающей вероятность гибели древостоев на верховых болотах Марийского Полесья

Класс бонитета древостоя	Значение параметров функции $Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-(X/a)^b]\}$		
	a	b	R ²
III	23,18	0,571	0,991
IV	45,55	1,009	0,994
V	67,01	1,208	0,968
V ^a + V ^b	99,57	4,469	0,993

Анализ графиков (рис. 4.4), построенных на основе полученных математических моделей, показал, что на верховых болотах Марийского Полесья в результате различных природных нарушений погибает в течение первых 40 лет своего существования 77% древостоев III класса бонитета, 59% - IV, 42% - V и всего 2% - самых низших классов. До возраста 100 лет доживает соответственно всего 7, 10, 19 и 36% древостоев.

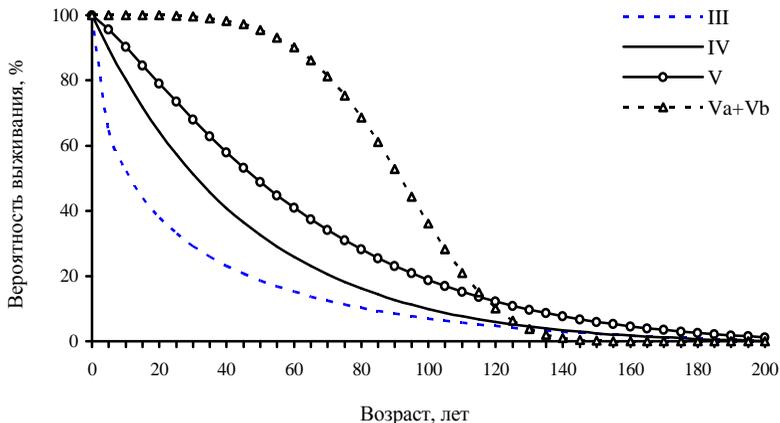


Рис. 4.4. Вероятность выживаемости древостоев на верховых болотах Марийского Полесья в процессе их естественного развития.

Натурные исследования, проведенные на пробных площадях, показали, что древостои на верховых болотах Марийского Полесья уже на начальных этапах восстановления после сплошных рубок формируются разновозрастными (табл. 4.5). После пожаров на болотах формируются абсолютно одновозрастные сосняки (Калинин, Демаков, Иванов, 1978).

По мере развития ценопопуляций их возрастная структура постепенно усложняется, что связано с процессом отмирания деревьев и замещением их более молодыми.

Таблица 4.5 - Параметры изменчивости возраста деревьев сосны на болотах

Название болота	Значение статистических показателей						
	N	M_x	max	min	Размах	S_x	V
1. Вырубка 1 (Красный Яр)	15	20	24	10	14	4,5	22,8
2. Вырубка 2 (Илошкино)	11	40	52	31	21	7,0	17,7
3. оз. Кошеер, берег	11	45	81	23	58	22,7	50,5
4. оз. Кошеер, сплавина	16	59	128	27	99	29,3	49,4
5. Вырубка 3 (Илошкино)	22	68	77	56	21	5,0	7,4
6. Безымянное 1 (30 км)	10	71	82	61	21	6,6	9,2
7. Тетеркино	24	127	155	93	62	21,2	16,7
8. Красный Яр	15	141	241	76	165	55,4	39,2
9. Изи куп	64	146	294	78	216	62,0	42,4
10. Визимьярское	12	149	243	94	149	37,3	25,1
11. Кундышское	10	156	237	85	152	51,0	32,6
12. Безымянное 2 (45 км)	61	160	254	35	219	63,5	39,7
13. Илошкино	37	197	285	31	254	48,4	24,5

Величины параметров, характеризующих возрастную структуру древостоев тесно связаны, как показали расчеты, с максимальным возрастом дерева (X , лет) в них, что описывают следующие уравнения регрессии:

$$M_A = 1,338 \cdot X^{0,858}, R^2 = 0,931;$$

$$\lim A = 0,155 \cdot X^{1,264}, R^2 = 0,882;$$

$$S_A = 0,069 \cdot X^{1,181}, R^2 = 0,833.$$

где M_A - средний возраст древостоя, лет; $\lim A$ - размах возраста деревьев в биотопе, лет; S_A - стандартное отклонение возраста деревьев, лет.

Изменение возрастной структуры древостоев на верховых болотах происходит, лишь до наступления стадии климакса. Ценопопуляции, достигшие этой стадии, более уже «не стареют», сохраняя относительное постоянство внешнего облика и возрастной структуры, так как замещение старых деревьев молодыми идет в них непрерывно, хотя и сопровождается некоторыми скачками, нарушающими монотонность процесса. Климаксовые ценнопопуляции сосны на верховых болотах Марийского Полесья сходны, в этом плане, с ценопопуляциями спонтанно развивающихся таежных ельников (Дыренков, 1984).

На начальных этапах онтогенеза элиминация деревьев происходит от действия многих факторов и трудно предсказуема. Более или менее надежно прогнозировать их выживаемость можно лишь с того момента,

когда они переходят из стадии подроста в древостой, достигая диаметра 6 см и возраста 75 лет. Для оценки вероятности отмирания данных деревьев (W , %) с увеличением их возраста (A , лет) наилучшим образом подходит уравнение регрессии $W = 100 \cdot \{1 - \exp[-0,0023 \cdot (A - 75)^{1,325}]\}$, объясняющее 99,1% дисперсии показателя.

Основной причиной гибели деревьев сосны на верховых болотах является, по мнению В.Н. Сукачева (1905), кислородное голодание корней вследствие их постепенного погребения торфяным очесом, в результате чего они доживают в этих условиях всего до 80...100 лет. По Н.И. Пьявченко (1975), который хотя и придерживается этой же точки зрения, предельная продолжительность жизни деревьев составляет 120...150 лет, а по данным В.С. Ивковича (1986) – до 200 лет. Предельный возраст деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья достигает, по нашим данным (Демаков, Сафин, 2009), 320 лет, однако встречаются такие деревья в биогеоценозах довольно редко. Несомненно, роль этого фактора оказывает определенное влияние на продолжительность жизни деревьев, но не может вызывать различных модификаций возрастной структуры древостоев, происходящей под воздействием флуктуаций климата и пожаров, усиливаемых деятельностью стволовых вредителей (Демаков, 1992; Маслов, 2001).

4.3. Морфоструктура древостоев и архитектура деревьев

Морфоструктуру древостоев отражает, прежде всего, характер распределения числа деревьев по высоте и диаметру ствола, который, кроме того, несет информацию о генезисе и истории развития насаждений. Познание закономерностей формирования размерной структуры древостоев необходимо как для разработки лесотаксационных нормативов и принципов ее типизации (Лебков, 1989.), так и оптимизации выращивания насаждений путем регулирования их текущей густоты с помощью рубок ухода.

Исследования показали, что дифференциация деревьев по размеру (высоте и диаметру ствола) начинается в заболоченных древостоях уже со стадии молодняка, что связано с различиями их наследственных свойств и возраста, а также с неоднородностью биотопических условий и взаимным влиянием особей друг на друга. Характер дифференциации особей в ценопопуляциях по размеру, отображаемый различными параметрами распределения, зависит от лесорастительных условий биотопов, происхождения древостоев, их возраста и густоты. Так, к примеру, на 15-летней вырубке в болоте «Илюшкино» высота сосенок изменялась от 5 до 440 см, а на 25-летней вырубке в болоте «Красноярское», где ле-

сорастительные условия были менее благоприятными, от 24 до 290 см. Характер распределения особей по высоте в молодняках данных биотопов существенно различен (рис. 4.5), что связано с различиями процесса накопления самосева. Характер распределения деревьев по диаметру ствола у шейки корня более схож (рис. 4.6).

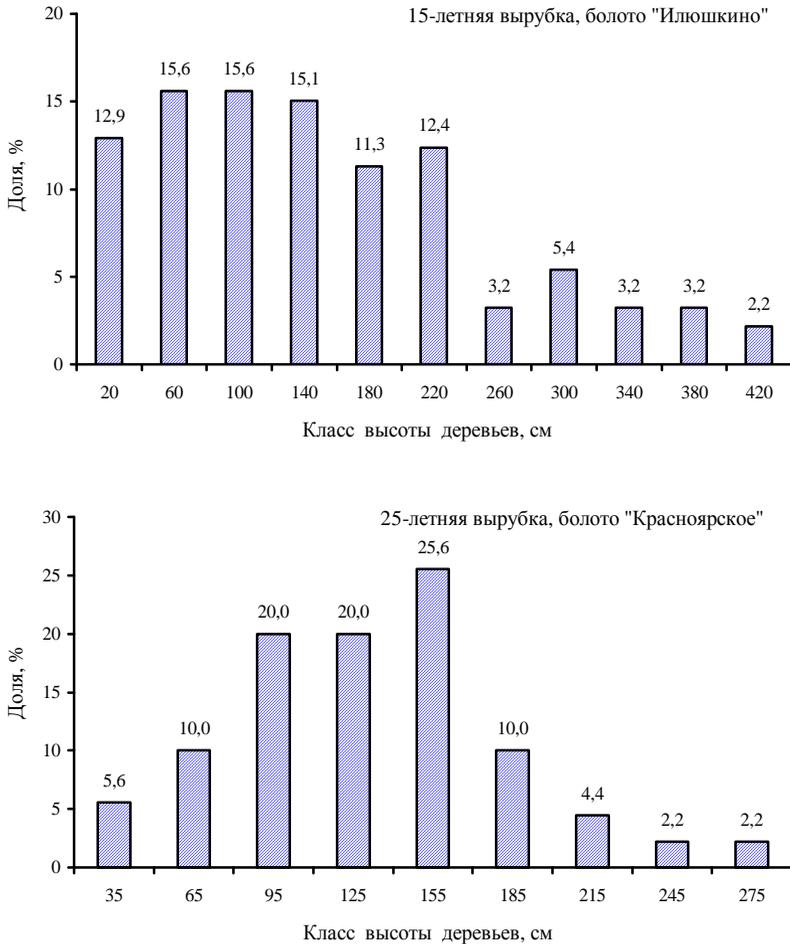


Рис. 4.5. Характер распределения деревьев сосны по высоте на вырубках

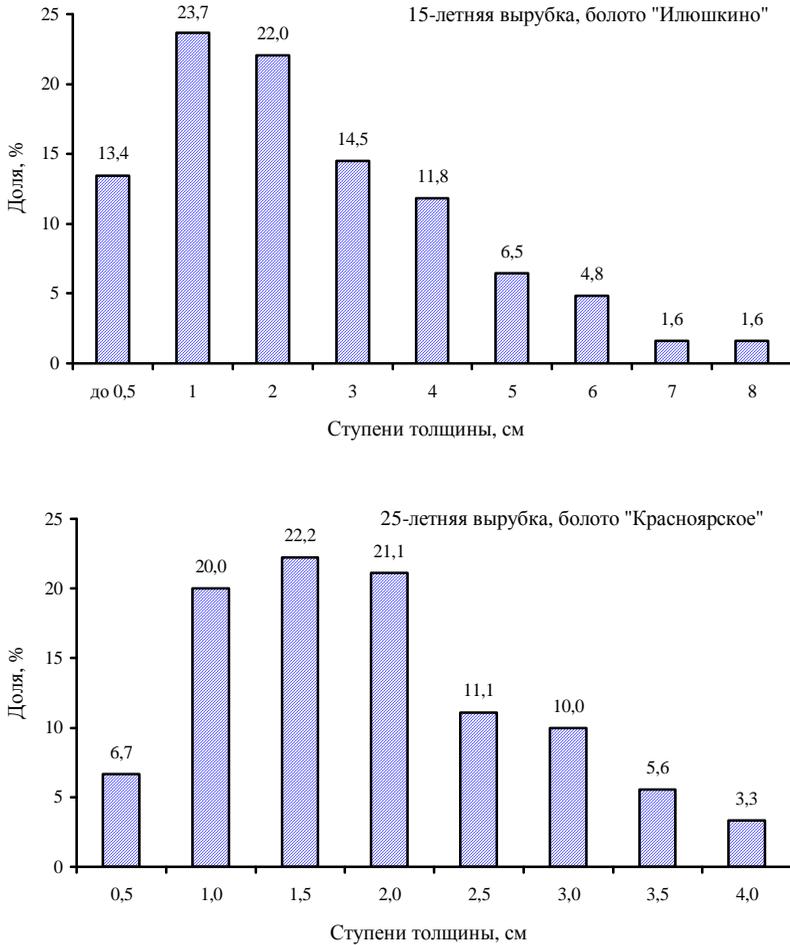


Рис. 4.6. Характер распределения деревьев сосны по диаметру на вырубках

Значительное влияние на характер распределения особей в ценополяциях по их размерам оказывает густота молодняков. Так, на 15-летней вырубке в древостое густотой 30,7 тыс. экз./га распределение сосенок по диаметру ствола характеризуется, в отличие от молодняка густотой 4,1 тыс. экз./га, сильной положительной (правосторонней) асимметрией и большим эксцессом: большинство особей здесь угнете-

ны и имеют, вследствие этого, малый размер (рис. 4.7). Молодняки, возникшие на гарях, отличаются от ценопопуляций на вырубках, как уже отмечалось, своей одновозрастностью. Распределение особей по диаметру ствола в данных биотопах характеризуется большой положительной (правосторонней) асимметрией и эксцессом, особенно выраженными в загущенных древостоях (рис. 4.8).

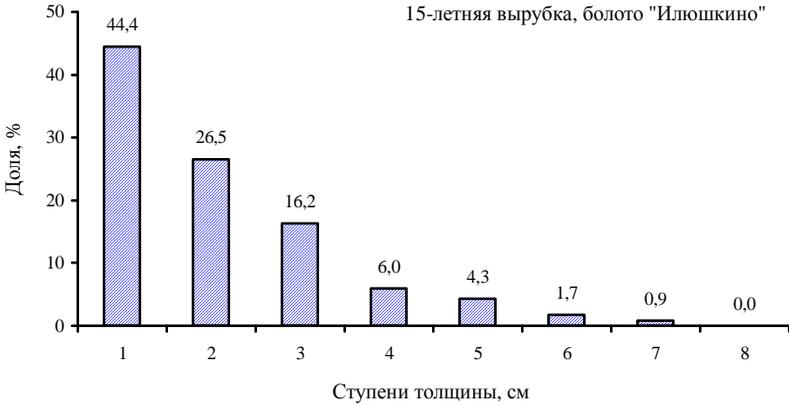


Рис. 4.7. Характер распределения деревьев сосны по диаметру на вырубке в молодняке составом 38С62Б и густотой 30,7 тыс. экз./га.

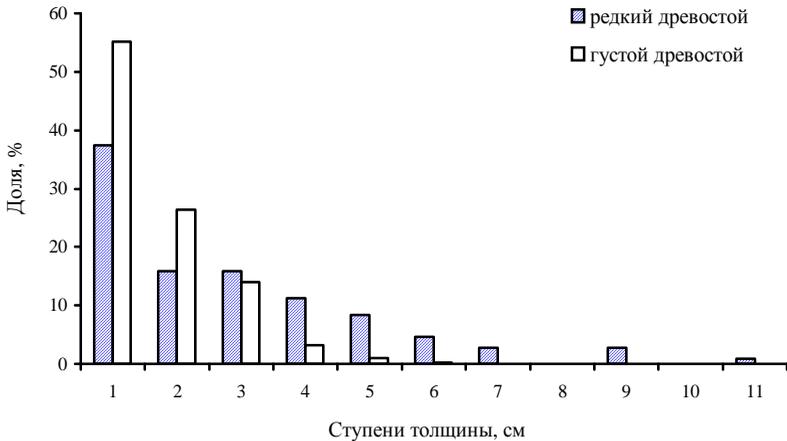


Рис. 4.8. Характер распределения деревьев сосны по диаметру в 35-летних постпирогенных молодняках разной густоты на верховом болоте «Тетёркино».

Исследования показали, что размеры деревьев березы, особенно их диаметр, в том случае, когда она участвует в сложении состава молодняков на верховых болотах, значительно мельче деревьев сосны (табл. 4.6). Характер распределения особей по размерам в ценопопуляциях сосны и березы совершенно различен (рис. 4.9): у березы он характеризуется более значительной положительной (правосторонней) асимметрией и эксцессом, что свидетельствует о подавленности её развития.

Таблица 4.6 – Размеры деревьев сосны и березы в молодняках на верховых болотах Марийского Полесья

Название болота, шифр пробы	Средние размеры деревьев			
	Высота, м		Диаметр, см	
	Сосны	Березы	Сосны	Березы
Илюшкино, вырубка, 33в	1,7	1,5	2,45	2,11
Илюшкино, вырубка, пп 33а	2,0	1,7	3,17	2,21
Илюшкино, гарь	4,3	4,0	4,46	2,52
Тетеркино, гарь, пп А	3,8	2,1	3,40	1,07
Тетеркино, гарь, пп Б	3,3	3,0	6,04	2,45
Тетеркино, гарь, пп В	2,6	1,7	2,92	1,17
Тетеркино, гарь, пп Г	3,3	2,5	3,58	1,61
Тетеркино, гарь, пп Д	2,3	2,3	2,14	2,71
Безымянное (45 км), гарь	5,0	3,6	4,79	2,23

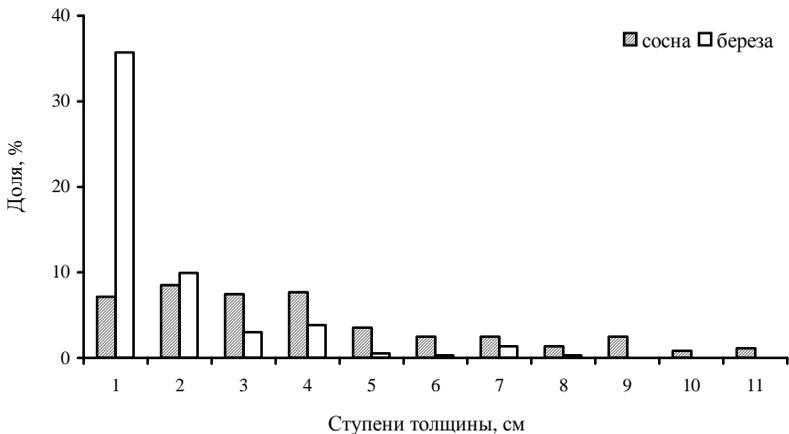


Рис. 4.9. Распределения по диаметру деревьев сосны и березы в 35-летнем постпирогенном молодняке состава 45С55Б густотой 36,4 тыс. экз./га на верховом болоте «Безымянное – 45 км».

Значения всех параметров размерной структуры сосновых молодняков на верховых болотах Марийского Полесья изменяются в очень больших пределах. Для коэффициента вариации они составляют 49,3...81,1%, для асимметрии – 0,573...2,328, эксцесса – 0,049...4,484. По характеру распределения большинство молодняков относятся к типу 1С (по В.Ф. Лебкову, 1989). Расчеты показали, со средним диаметром древостоя тесно связана лишь величина стандартного отклонения (рис. 4.10). Значения остальных параметров зависят от характера размещения деревьев в пространстве биотопа и положения их в элементах нанорельефа, но особенно от густоты древостоя, которая очень долго может быть избыточной, отражаясь на их размерной структуре и определяя большую величину коэффициентов вариации, асимметрии и эксцесса (табл. 4.7). Древостои на болотах «избавляются» от избыточной густоты очень долго – лет до 120-140, когда она постепенно входит в норму.

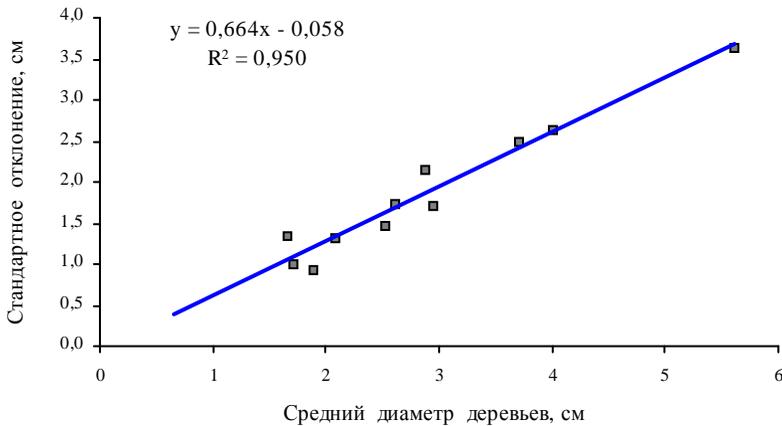


Рис. 4.10. Связь между величинами среднего диаметра древостоя и стандартного отклонения диаметра деревьев в сосновых молодняках на верховых болотах.

Таблица 4.7 – Параметры размерной структуры загущенных сосняков на верховых болотах Марийского Полесья

Возраст, лет	Густота, тыс. экз./га	Параметры распределения деревьев по диаметру ствола				
		Mx, см	Sx, см	V, %	A	E
35	41,0	1,7	1,0	57,6	1,223	1,755
55	8,6	5,4	2,4	44,1	1,294	2,403
78	3,3	10,3	3,7	36,0	1,048	0,810

Для описания интегрального распределения частоты встречаемости деревьев различного диаметра в молодняках на болотах наилучшим образом подходит функция Вейбулла $Y = 100 \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (d_i - d_{\min})^b]\}$, которая не только с очень высокой точностью аппроксимирует исходные данные (Ганина, 1984; Лебков, 1989, 1990), но и имеет реальный биофизический смысл (Демаков, 2000), отражая действие структурообразующих факторов. Минимальный диаметр деревьев, который измерялся в молодняках до 35-летнего возраста у шейки корня, может составлять всего 0,2 см. Значения параметра «а», характеризующего интенсивность процесса дифференциации деревьев по их размеру, изменяются от 0,218 до 1,206, а параметра «b», отражающего конкурентоспособность особей, от 0,417 до 1,981. Значения параметра «а» данной функции зависят, как показали расчеты, от среднего диаметра деревьев (D_{cp} , см) и, в определенной мере, от величины коэффициента асимметрии распределения. Эту связь аппроксимируют уравнения:

$$a = 1,784 \cdot \exp(-0,56 \cdot D_{cp.}); R^2 = 0,78;$$

$$a = 0,972 \cdot \exp(-0,381 \cdot D_{cp.}) A^{0,99}; R^2 = 0,92.$$

Значения параметра «b» связаны со значениями стандартного отклонения диаметра деревьев (S_D , см) и параметра «а», что аппроксимирует множественное уравнение регрессии следующего вида:

$$b = 6,309 \cdot \exp(-0,472 \cdot S_D - 3,068 \cdot a) + 0,376; R^2 = 0,86.$$

Изменение размерной структуры древостоев с возрастом происходит на верховых болотах в зависимости от их исходной густоты. В низкополнотных молодняках долгое время сохраняются условия для накопления самосева, что приводит со временем к формированию либо абсолютно разновозрастных древостоев с невыраженными возрастными поколениями, либо образованию ступенчато-разновозрастных насаждений с четко выделенными поколениями леса со своими границами распределения деревьев по размеру. Ярким примером формирования абсолютно разновозрастного древостоя с невыраженными возрастными поколениями является сосняк сфагновый, расположенный в кв. 93/94 Визимьярского лесничества (рис. 4.11), в котором возраст наиболее старых деревьев составляет 250 лет, а самых молодых, достигших высоты более 1,5 м и вошедших в пересчет, 12-15. Размерная структура древостоя уни-модальна с максимумом в самой низшей ступени толщины и характеризуется следующими параметрами:

$$D_{cp.} = 6,2 \text{ см}, D_{max} = 23,2 \text{ см}, S_D = 4,2 \text{ см}, V = 67,7 \%, A = 2,02, E = 4,16.$$

Примером образования ступенчато-разновозрастного насаждения с четко выраженными поколениями является древостой, сформировавшийся на верховом болоте, расположенном в кв. 40 Старожильского

лесничества на 30 км автодороги Йошкар-Ола – Козьмодемьянск (рис. 4.12). Старшее поколение леса представлено здесь 60-85-летними деревьями, диаметр которых изменяется от 5 до 18,5 см. Диаметр же деревьев второго поколения леса, имеющих возраст от 20 до 35 лет, изменяется от 0,5 до 4,8 см. Размерная структура каждого поколения леса унимодальна и характеризуется следующими параметрами:

- старшее поколение ($N = 1400$ экз./га):
 $\text{Дср.} = 11,8$ см, $S_D = 3,0$ см, $V = 25,4$ %, $A = -0,172$, $E = -0,378$,
- молодое поколение ($N = 690$ экз./га):
 $\text{Дср.} = 2,15$ см, $S_D = 1,06$ см, $V = 49,3$ %, $A = 0,866$, $E = 0,266$,

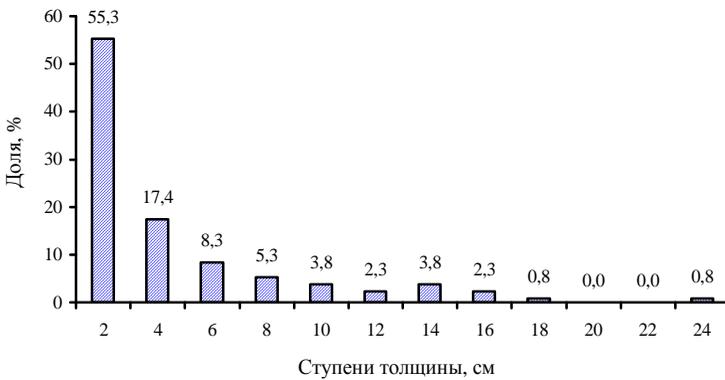


Рис. 4.11. Характер распределения деревьев сосны по диаметру в абсолютно разновозрастном низкополотном древостое

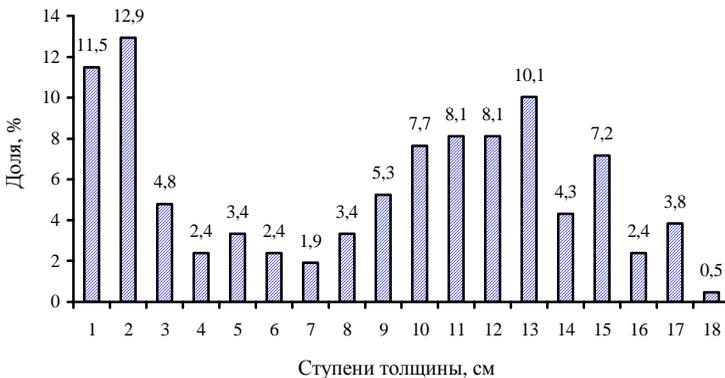


Рис. 4.12. Характер распределения деревьев сосны по диаметру в ступенчато-разновозрастном низкополотном древостое

Характер размерной структуры загущенных древостоев (рис. 4.13), которые абсолютно или условно одновозрастны, в результате процесса самоизреживания всё более приближается к нормальному. В возрасте 160-180 лет под их пологом начинается накопление самосева и образование нового поколения леса, доля участия которого в сложении древостоя долгое время остается небольшой. В стадии субклимакса размерная структура древостоя становится очень сложной (рис. 4.14) и в нем часто бывает трудно или практически невозможно выделить возрастные поколения, так как границы между ними весьма размыты из-за слабой связи диаметра деревьев с их возрастом (рис. 4.15).



Рис. 4.13. Загущенный 75-летний древостой на мезоолиготрофном болоте



Рис. 4.14. Характер распределения деревьев по диаметру в субклимаксовом сосняке сфагновом в кв. 17 Старожильского лесничества (верховое болото Изги Куп)

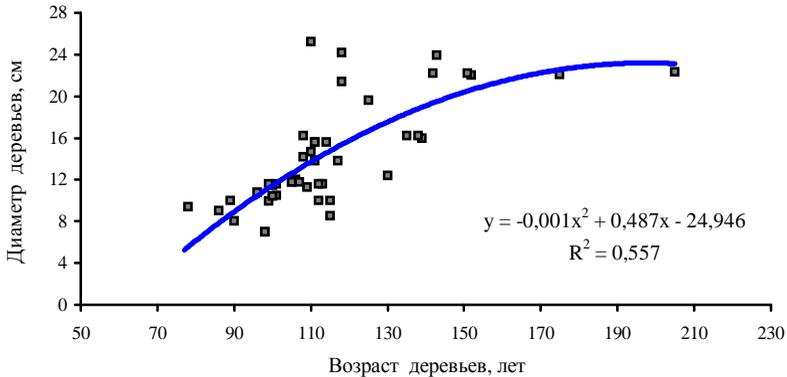


Рис. 4.15. Характер связи между диаметром и возрастом деревьев в сосняке на верховом болоте Иззи кул

Значения всех параметров размерной структуры старовозрастных сосняков на верховых болотах Марийского Полесья изменяются, также как и молодняков, в очень больших пределах. Так, средний диаметр деревьев изменяется от 6,2 до 23,4 см, максимальный диаметр – от 23,2 до 40,4 см, коэффициент вариации - от 18,9 до 67,2%, асимметрии – от -0,344 до 2,016, эксцесса – от -0,789 до 4,163. Положение среднего дерева по размерам не является в древостое постоянным: его диаметр относительно дерева максимального диаметра изменяется от 0,27 до 0,66. Эту связь аппроксимирует уравнение $D_{\text{ср.}} = 24,5 \cdot \ln(D_{\text{max}}) - 67,7$; $R^2 = 0,58$.

Расчеты показали, что в субклимаксовых древостоях, в отличие от молодняков, между величинами среднего диаметра древостоев и стандартного отклонения диаметра связь отсутствует ($r = 0,05$). Это является свидетельством как разнообразия воздействующих на древостои внешних ослабляющих факторов, так и разнообразия внутриценотических условий, сугубо специфических для каждого болотного массива. Значения же коэффициентов асимметрии и эксцесса, наоборот, довольно тесно связаны с величинами среднего диаметра древостоя ($D_{\text{ср.}}$) и отношения его к максимальному диаметру дерева ($D_{\text{ср.}} / D_{\text{max}}$). Эту связь аппроксимируют следующие уравнения:

$$A = -1,94 \cdot \ln(D_{\text{ср.}} / D_{\text{max}}) - 0,96; R^2 = 0,76;$$

$$E = 7,44 - 2,63 \cdot \ln(D_{\text{ср.}}); R^2 = 0,57;$$

Эти уравнения показывают, что с увеличением среднего диаметра деревьев и отношения $D_{\text{ср}} / D_{\text{max}}$ значения коэффициентов асимметрии и эксцесса уменьшаются, становясь постепенно отрицательными, т.е. распределение деревьев по ступеням толщины в конце концов сглаживается и приближается к равномерному.

Дифференциация деревьев по размеру в субклимаксовых древостоях связана не только с разницей в их возрасте, но и с разной скоростью роста особей, а также с действием природных ослабляющих факторов, основным из которых являются климатогенные «вымочки», обуславливающие образование сухостоя (Демаков, 1992, 2000, 2005).

Параметры сухостоя, количество которого на объектах исследования изменялось от 7,1 до 50% по сумме площадей сечения стволов, несут определенную информацию о силе воздействия ослабляющих факторов и их влиянии на формирование древостоя (Демаков, 1991). К числу этих параметров, кроме доли сухостоя в насаждении и характере его распределения по ступеням толщины, относятся средний и максимальный диаметр отмерших деревьев, а также отношение площади сечения сухих и живых стволов. Установлено, что средний диаметр отмерших деревьев изменялся в субклимаксовых древостоях от 6,8 до 15,9 см, а максимальный – от 22 до 28,6 см, коэффициент вариации диаметра – от 16,9 до 83,8%, отношение площади сечения сухих и живых стволов колебалось в пределах 0,16...2,89. Значения коэффициентов асимметрии и эксцесса варьировали также весьма значительно: первый из них от -0,007 до 1,261, а второй от -0,313 до 1,393. Все это свидетельствует о большом информативном содержании параметров размерной структуры сухостоя. Так, в частности, малое значение отношения площади сечения сухих и живых стволов (менее 0,8) свидетельствует об отмирании либо молодого поколения леса, либо ослабленных и угнетенных деревьев старшего поколения (рис. 4.16). Высокое же значение данного отношения указывает на то, что элиминация происходит, наоборот, среди деревьев старшего поколения, которое интенсивно заменяется молодым. Значение отношения $G_{\text{сух.}} / G_{\text{живых}}$, близкое к единице (0,8-1,2), свидетельствует о стационарности процесса отпада деревьев, соответствующего субклимаксовому состоянию древостоя. Дополняет эту информацию отношение максимальных размеров живых и сухих деревьев.

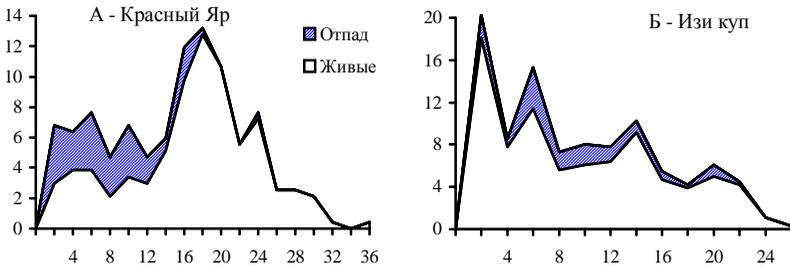


Рис. 4.16. Размерная структура древостоя в сосняке с элиминирующим молодым поколением леса (А) и стационарным процессом отпада (Б): ось абсцисс - ступени толщины деревьев, см; ось ординат - доля от общего их числа, %.

Расчеты показали, что значения ряда параметров размерной структуры сухостоя зависят от его среднего диаметра (X , см), а также от среднего диаметра живых деревьев (Z , см). Эту связь аппроксимируют уравнения:

$$S_x = 1,08 \cdot X - 0,052 \cdot X^2 + 0,22; R^2 = 0,81;$$

$$A = 0,092 \cdot X - 0,007 \cdot X^2 + 0,672; R^2 = 0,57;$$

$$E = 0,027 \cdot X^2 - 0,616 \cdot X + 3,546; R^2 = 0,48;$$

$$G_{\text{сух.}} / G_{\text{живых}} = 6,35 - 0,675 \cdot Z - 0,018 \cdot Z^2 + 0,22; R^2 = 0,99;$$

Уравнения показывают, что максимальное значение стандартного отклонения диаметра сухостойных деревьев, равное 5,8 см, отмечается при их среднем диаметре 11 см. С уменьшением или увеличением его величина стандартного отклонения увеличивается. Максимальная величина коэффициента асимметрии наблюдается при минимально возможном среднем диаметре сухостоя, после чего она неуклонно снижается. Минимальное значение коэффициента эксцесса отмечается при среднем диаметре сухостоя, равном 11,5 см. При большем или меньшем его значении величина E увеличивается. Минимальная величина отношения $G_{\text{сух.}} / G_{\text{живых}}$ отмечается при среднем диаметре живых деревьев 18,5 см, после чего неуклонно увеличивается.

Для описания интегрального распределения встречаемости деревьев различного диаметра в старовозрастных сосняках лучше всего подходит функция $Y = \Sigma N \cdot \{1 - \exp[-(d_i - d_{\min}) / a]^b\}$. Установлено, что ее параметры, как и все остальные параметры размерной структуры древостоя, изменяются в довольно больших пределах. Так, минимальный диаметр деревьев изменяется от 0,2 до 9 см, значения параметра «а» - от 2,847 до 17,52, а параметра «b», - от 0,682 до 2,992. Значения параметров «а» и «b» зависят, как показали расчеты, от среднего диаметра деревьев и от-

ношения его к максимальному диаметру дерева. Эту связь аппроксимируют уравнения:

$$a = 8,92 \cdot \ln(D_{\text{сп.}}) - 12,23; R^2 = 0,76;$$

$$b = 2,63 \cdot \ln(D_{\text{сп.}} / D_{\text{max}}) + 4,04; R^2 = 0,89.$$

Математическими моделями генерализованного ряда частотного распределения деревьев по диаметру в субклимаксовых сосняках на верховых болотах, изображенного на рис. 4.17, являются следующие уравнения:

$$\text{- для живых деревьев } Y = 69,1 \cdot \{1 - \exp[-(d_i / 19,72)^{2,446}]\} + 6,4; R^2 = 0,998;$$

$$\text{- для сухостоя } Y = 22,5 \cdot \{1 - \exp[-(d_i / 13,66)^{2,041}]\} + 2,0; R^2 = 0,996.$$

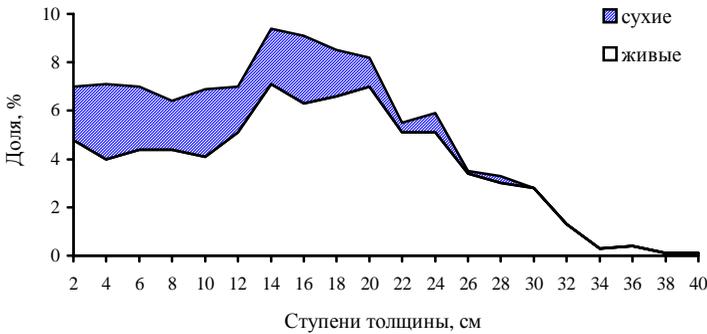


Рис. 4.17. Генерализованный ряд частотного распределения деревьев по диаметру в субклимаксовых сосняках на верховых болотах Марийского Полесья

Таким образом, резюмируя изложенное, можно констатировать, что все параметры размерной структуры древостоев сильно варьируют, изменяясь под действием абиотических и внутривидовых факторов, которые на верховых болотах Марийского Полесья, как отмечалось в главе 3, также очень сильно варьируют.

Исследования показали, что характерной чертой многих сосняков сфагновых является сложность вертикальной структуры древостоев, в которых выделяется несколько биогеоценотических ярусов, возникших в результате протекания непрерывного лесовозобновительного процесса и дифференциации деревьев по их рангу в ходе роста. В ряде случаев сложная вертикальная структура древостоев начинает складываться уже на начальных этапах их формирования (рис. 4.18), однако в большинстве случаев она присуща насаждениям, прошедшим длительное развитие (рис. 4.19). Доля участия деревьев первого яруса в сложении субклимаксовых древостоев изменяется от 20,4 до 64,8% по числу стволов и от

24,8 до 76,5% - по сумме площади их поперечного сечения (табл. 4.8). Первый ярус слагают наиболее крупные деревья, средний диаметр которых изменяется в зависимости от доли его участия от 108,5 до 145,9% среднего диаметра всего древостоя (табл. 4.9). Относительный диаметр деревьев третьего яруса изменяется от 62,8 до 74,8%. Чем больше средний диаметр древостоя, тем больше доля участия в нем деревьев первого и второго ярусов.



Рис. 4.18 Общий вид 18-летнего молодняка на вырубке в болоте «Плюшкино»



Рис. 4.19. Многоярусный древостой на верховом болоте

Таблица 4.8 – Доля участия в субклимаксовых сосняках сфагновых Марийского Полесья различных биогеоценотических ярусов

Биотоп	Доля участия в древостое различных ярусов, %*					
	Первого яруса		Второго яруса		Третьего яруса	
	по N	по ΣG	по N	по ΣG	по N	по ΣG
Изи Куп	20,4	35,0	33,2	40,4	46,4	24,6
45 км	25,2	53,7	22,4	25,2	52,4	21,1
Тетеркино	41,7	57,6	37,1	32,7	21,2	9,7
Илюшкино, пп 28	20,6	24,8	71,6	70,8	7,8	4,4
Илюшкино, пп 28а	64,8	76,5	26,2	19,9	9,0	3,6
min	20,4	24,8	22,4	19,9	7,8	3,6
max	64,8	76,5	71,6	70,8	52,4	24,6

Примечание: доля участия ярусов представлена по числу стволов (N) и сумме площади их поперечного сечения (ΣG).

Таблица 4.9 – Относительный диаметр деревьев различных биогеоценотических ярусов в субклимаксовых сосняках сфагновых Марийского Полесья

Болото	Средний диаметр древостоя, см	Средний диаметр деревьев различных ярусов, %		
		Первого яруса	Второго яруса	Третьего яруса
Изи Куп	14,4	131,3	110,4	72,9
Безымянное - 45 км	14,8	145,9	106,1	63,5
Тетеркино	22,5	117,8	94,2	67,6
Илюшкино, пп 28	22,6	109,7	99,6	74,8
Илюшкино, пп 28а	23,4	108,5	87,2	62,8
min	14,4	108,5	87,2	62,8
max	23,4	145,9	110,4	74,8

Древостоям на верховых болотах свойственна не только сложность вертикальной структуры, но и неоднородность размещения деревьев по площади биотопа. Так, анализ материала показал, что хотя встречаемость двухлетнего самосева на гарях 1972 года в сосняках сфагновых составляла на площадках размером 2х2 м практически 100%, коэффициент вариации густоты изменялся от 37 до 116% (Калинин, Демаков, Иванов, 1978). В 35-летних поспирогенных молодняках число деревьев на площадках этого же размера варьирует по-прежнему очень сильно, хотя встречаемость их остается довольно высокой (табл. 4.10). Горизонтальная структура старовозрастных древостоев на верховых болотах более выровнена, однако и здесь сохраняется некоторая неоднородность

пространственного размещения деревьев, которая проявляется в наличии участков различной густоты (рис. 4.20 и 4.21). Характер распределения плотности древостоя, описываемый набором статистических показателей, четко зависит, как показали расчеты, от размера учетных площадок и среднего числа деревьев на них, т.е. в конечном итоге от густоты древостоя (табл. 4.11, рис. 4.22).

Таблица 4.10 – Показатели пространственного размещения деревьев в 35-летних постпирогенных молодняках на верховых болотах Марийского Полесья

Болото	Значения статистических показателей густоты древостоя				
	M_x	S_x	m_x	V, %	W, %
Тетеркино – пп А	8,20	4,75	0,95	58,0	96
Тетеркино – пп Б	0,92	1,08	0,22	117,1	52
Тетеркино – пп В	10,16	3,27	0,65	32,2	100
Тетеркино – пп Г	4,28	3,55	0,71	83,0	88
Тетеркино – пп Д	4,40	3,76	0,75	85,5	96
Илошкино	4,88	3,61	0,72	74,0	100
Безымянное - 45 км	6,56	3,04	0,61	46,4	100

Примечание: M_x – среднее число деревьев на площадке, шт.; S_x – стандартное отклонение числа деревьев, шт.; m_x – ошибка среднего значения, шт.; V – коэффициент вариации, %; W – встречаемость на площадках, %.

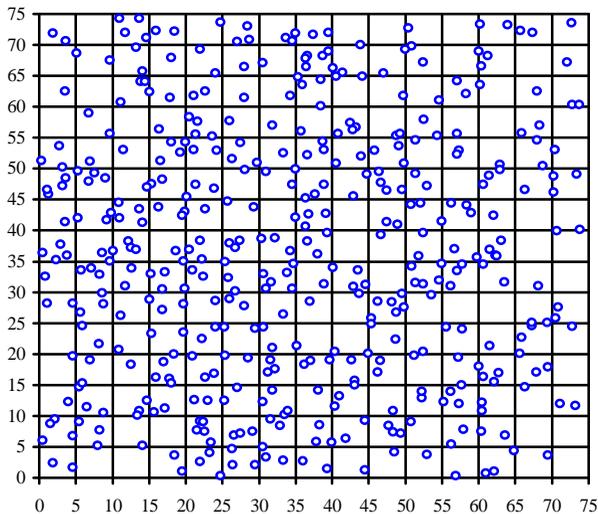


Рис. 4.20. Характер размещения деревьев на ПП 26 в 170-190-летнем сосняке кустарничково-сфагновом (Старожильское лесничество, болото «Илошкино»)

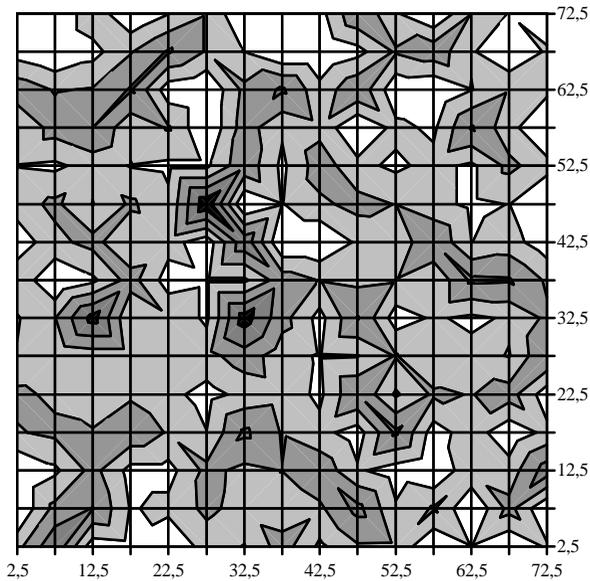


Рис. 4.21. Характер варьирования суммы площадей сечения стволов в 170-190-летнем сосняке кустарничково-сфагновом на площадках размером 5x5 м

Таблица 4.11 - Статистические параметры распределения плотности древостоя на площадках разного размера

Размер площадки, м	Значения статистических показателей*							
	N	M_x	min	max	S_x	V	A	E
<i>Число деревьев на площадках, шт.</i>								
5x5 м	225	1,91	0	6	1,25	65,5	0,567	0,208
10x10 м	196	7,87	1	15	2,65	33,7	0,012	-0,591
15x15 м	169	18,1	9	27	3,99	22,0	-0,039	-0,664
20x20 м	144	32,6	19	47	5,54	17,0	-0,212	-0,117
25x25 м	121	51,5	32	65	6,99	13,6	-0,400	-0,123
30x30 м	100	74,8	53	91	8,40	11,2	-0,335	-0,443
40x40 м	64	134,1	106	149	11,33	8,4	-0,759	-0,316
50x50 м	36	207,7	180	230	13,75	6,6	-0,441	-0,839
<i>Сумма площади сечения стволов на площадках, dm^2</i>								
5x5 м	225	5,74	0	19	3,93	68,5	0,575	0,130
10x10 м	196	23,76	2	43	7,12	30,0	-0,080	0,018
15x15 м	169	54,28	33	73	8,65	15,9	-0,275	-0,406
20x20 м	144	96,85	68	120	11,18	11,5	-0,365	-0,112

Окончание таблицы 4.11

Размер площадки, м	Значения статистических показателей*							
	N	M _x	min	max	S _x	V	A	E
25x25 м	121	151,66	114	183	14,18	9,4	-0,227	-0,158
30x30 м	100	220,10	175	261	16,99	7,7	-0,114	0,078
40x40 м	64	393,75	337	428	21,15	5,4	-0,867	0,027
50x50 м	36	611,39	562	652	22,29	3,6	-0,168	-0,501

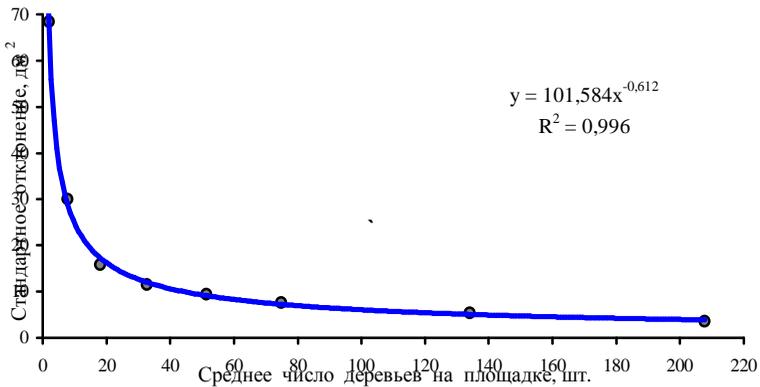
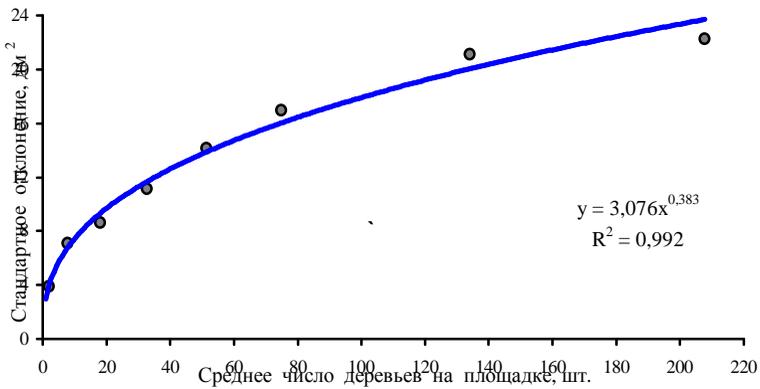


Рис. 4.22. Зависимость величины стандартного отклонения и коэффициента вариации суммы площади сечения стволов от среднего числа деревьев на учетных площадках 170-190-летнем сосняке сфагновом

Логично предположить, что варьирование густоты древостоя, характер распределения которого зависит от размера площадок (табл. 4.11, рис. 4.23), должно приводить к изменению диаметра деревьев в био-группах. Исследования показали, однако, что это не совсем так. Микроценоотические эффекты в молодняках проявляются весьма слабо и густота древостоев на площадках не оказывает существенного влияния на размеры деревьев (рис. 4.24), которые зависят в большей степени не от внутривидовой конкуренции за жизненное пространство, а от экологической неоднородности биотопа и, главным образом, от нанорельефа. В старовозрастных древостоях влияние микроценоотических эффектов выражено уже довольно сильно (рис. 4.25).

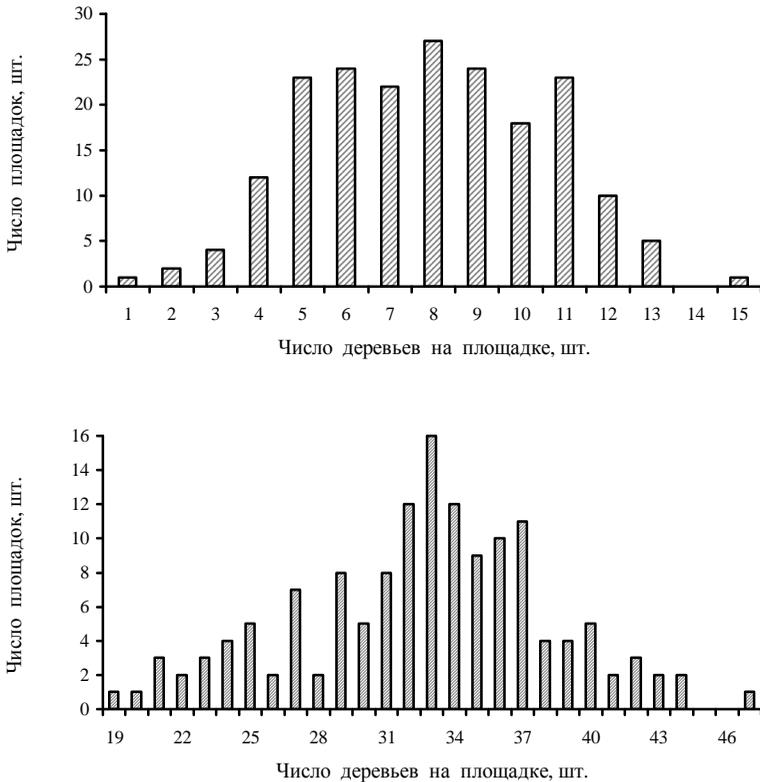


Рис. 4.23. Гистограммы распределения густоты древостоя на площадках разного размера в 170-190-летнем сосняке сфагновом (вверху – площадки 10x10 м, внизу – 20x20 м)

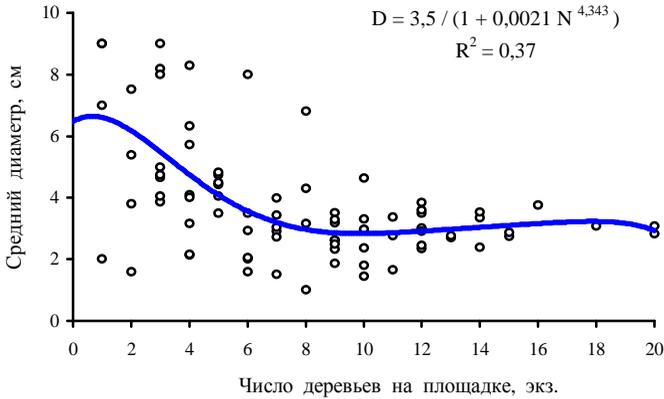


Рис. 4.24. Зависимость среднего диаметра деревьев сосны в 35-летних постпирогенных молодняках от их числа на площадках размером 2х2 м

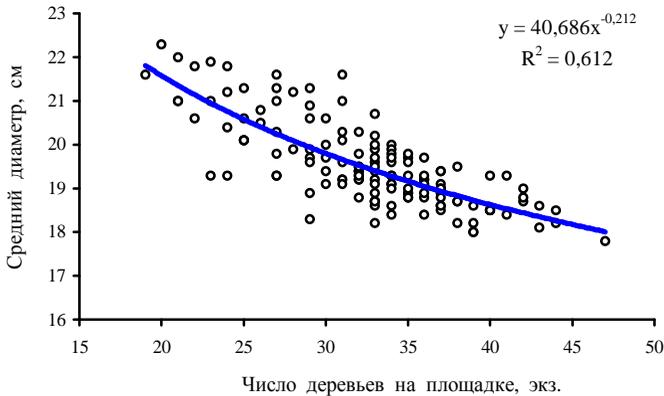


Рис. 4.25. Зависимость среднего диаметра деревьев в 170-190-летнем сосняке сфагно-вом от их числа на площадках размером 20х20 м

Метод учетных площадок не вполне пригоден для оценки микроценологических эффектов в биотопе. Для этой цели лучше использовать другие подходы и показатели, позволяющие оценивать связь деревьев с их ближайшим окружением (Юкнис, 1973; Тябера, 1978, 1980; Грабарник, 1981, 2007, 2010; Секретенко, 1984; Демаков, Сафин, Нехаев, 2011). Одним из показателей, отражающих характер взаимодействия между деревьями, является расстояние их до ближайшего соседа. Расчеты по-

казали, что величина этого параметра, варьирующая в биотопах от 0,21 до 6,17 м (табл. 4.12), оказывает существенное влияние на размер деревьев. Характер связи между показателями отображается логистической функцией (рис. 4.26), показывающей, что с увеличением расстояния между деревьями их диаметр постепенно прекращает увеличиваться и взаимное влияние особей друг на друга полностью исчезает. Об этом же свидетельствует поведение радиальных функций (рис. 4.27), на основе которых вычислены параметры функции конкурентного давления деревьев на своих соседей по ценозу:

$$Y = 100 \cdot \exp(-a \cdot L^b); \quad R^2 = 0,834 \dots 0,940;$$

$$a = 0,819 \cdot \exp[-0,051 \cdot (D - 8)^{1,371}] + 0,181; \quad R^2 = 0,989;$$

$$b = 7,779 \cdot \exp[-1,287 \cdot (D - 8)^{0,368}] + 1,000; \quad R^2 = 0,905;$$

где Y - индекс конкурентного давления деревьев на своих соседей по ценозу, %; L - расстояние от дерева, м; D - диаметр дерева, см. Графическое изображение этих функций для деревьев различного диаметра представлено на рис. 4.28.

Таблица 4.12 - Статистические параметры рядов распределения расстояния деревьев до их ближайших соседей в перестойных сосняках сфагновых

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	N	M_x	min	max	S_x	V	A	E
26	427	2,07	0,21	6,17	0,94	45,4	0,875	1,312
28	339	2,09	0,47	5,12	0,94	45,0	0,642	-0,067

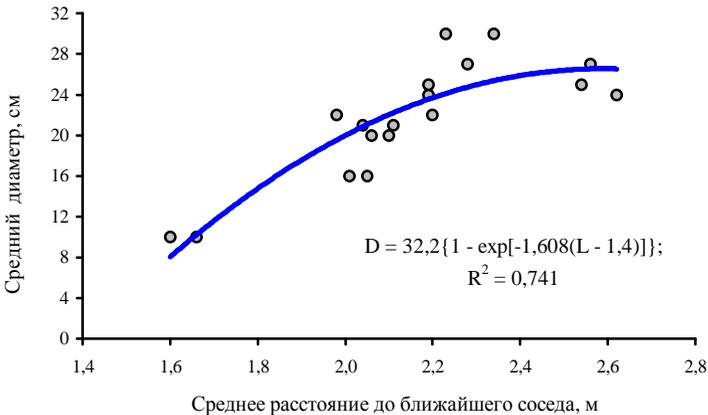


Рис. 4.26. Влияние расстояния между ближайшими деревьями на их средний диаметр в перестойных сосняках сфагновых

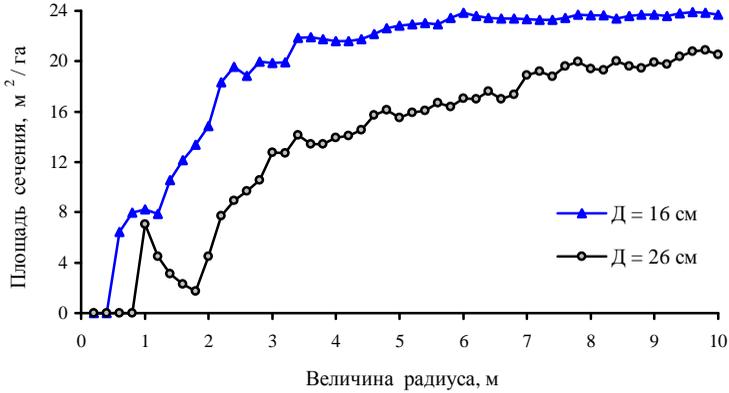


Рис. 4.27. Изменение площади сечения стволов вокруг деревьев различного диаметра в перестойных сосняках сфагновых

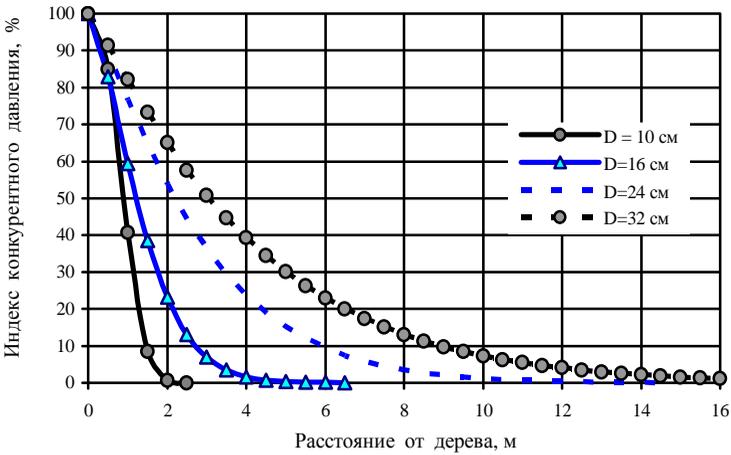


Рис. 4.28. Кривые конкурентного давления деревьев различного диаметра на своих соседей по ценозу в перестойных сосняках сфагновых

Деревья, каждое из которых представляет собой целостную высокоорганизованную биологическую систему, приспосабливаясь в процессе роста к условиям среды, изменяют размеры своих органов и пропорции всего тела таким образом, чтобы они наилучшим образом выполняли в сложившейся экологической обстановке возложенные на них функции.

Изменение морфоструктуры деревьев в тех или иных свойственных виду пределах является формой их адаптации к условиям среды, приобретенной эволюционно и закрепленной наследственно. Это адаптационное свойство позволяет им, исходя из конституции организма и сложившейся экологической обстановки, оптимизировать протекание физиологических процессов, поддерживать свою жизнеспособность и к естественным механическим нагрузкам - ветру, ожеледи и навалу снега. Жизнеспособность дерева, как и любого организма, сохраняется до тех пор, пока пропорции его органов и тела не выходят за некоторые свойственные виду и соответствующие условиям среды рамки. Нарушение пропорций приводит к дисбалансу физиологических процессов, снижению жизнеспособности деревьев и даже их гибели.

Величина пропорций ствола и кроны деревьев, исходя из этой концепции, может являться хорошим индикаторным признаком состояния их жизнеспособности (Демаков, 2000, 2002). Впервые на это обратили внимание русские лесоводы Я.С. Медведев (1884, 1910) и А.Г. Марченко (1901), указав на возможность использования для оценки степени светолюбия деревьев, их конкурентной угнетенности и жизнеспособности пропорцию между высотой и диаметром ствола. Важность сохранения деревьями определенных пропорций ствола в процессе своего развития была отмечена также Г.Р. Эйтингеном (1918), Н.В. Третьяковым (1937), П.В. Воропановым (1956) и Е.П. Проказиным (1959). Данная идея была подхвачена К.К. Высоцким (1962), который предложил использовать для этой цели индекс напряжения роста, являющийся отношением высоты дерева к площади поперечного сечения его ствола, через которое, по сути, осуществляется транспорт физиологических растворов от корней к кроне. В.В. Загреев (1974, 1978) рассматривал соотношение между высотой и диаметром ствола деревьев как меру «нормальности» густоты древостоев. Теоретические обобщения аллометрических зависимостей в архитектонике деревьев проведены Г. Томазиусом (Thomasius, 1963), В.В. Кузьмичевым (1977) и Г.Б. Кофманом (1986). Пропорции между диаметром ствола и другими частями дерева отражают не только его габитус, т.е. внешний облик, но и несут информацию о внутренних процессах роста, характере распределения потоков вещества и энергии между органами. Так, к примеру, чем больше величина отношения H/D , тем больше прирост в высоту преобладает над приростом в толщину и тем большая часть питательных веществ из имеющихся ресурсов направляется деревом на образование верхушечного побега.

Исследования показали, что в сосняках сфагновых четко проявляются аллометрические зависимости между диаметром ствола деревьев, их высотой и размером кроны, которые устойчиво сохраняются на всех этапах развития древостоя (табл. 4.13), хотя имеют стохастический характер (рис. 4.29 - 4.32), свидетельствующий о различной стратегии роста особей, приводящей к их дифференциации в ценозах.

Таблица 4.13 - Параметры уравнений связи между диаметром ствола деревьев, их высотой и размером кроны в сосняках сфагновых Марийского Полесья

Шифр ценоза*	Вид уравнения связи**	R ²
<i>Связь между высотой (м) и диаметром ствола деревьев (см)</i>		
1	$H = 0,8 \cdot D^{0,782}$	0,890
2	$H = 2,15 \cdot D^{0,437}$	0,620
3	$H = 19,1 \cdot [1 - \exp(-0,041D)] + 1,3$	0,782
<i>Связь между протяженностью кроны (м) и диаметром ствола деревьев (см)</i>		
1	$L_{кр.} = 0,39 \cdot D^{0,961}$	0,829
2	$L_{кр.} = 0,78 \cdot D^{0,533}$	0,370
3	$L_{кр.} = 0,63 \cdot D^{0,545}$	0,441
<i>Связь между площадью проекции кроны (м²) и диаметром ствола деревьев (см)</i>		
1	$S_{кр.} = 0,306 \cdot D^{1,929}$	0,876
3	$S_{кр.} = 0,209 \cdot D^{1,294}$	0,675
<i>Связь между объемом кронового пространства (м³) и диаметром ствола деревьев (см)</i>		
1	$V_{кр.} = 0,040 \cdot D^{2,911}$	0,902
3	$V_{кр.} = 0,041 \cdot D^{1,989}$	0,873

* Шифры ценозов: 1 – 12-18-летние молодянки, возникшие на вырубках в сфагновых типах леса; 2 – 35-летние постпирогенные молодянки; 3 – перестойные древостои.

** Диаметр ствола в молодянках измерен у шейки корня деревьев, а в перестойных древостоях – на высоте 1,3 м.

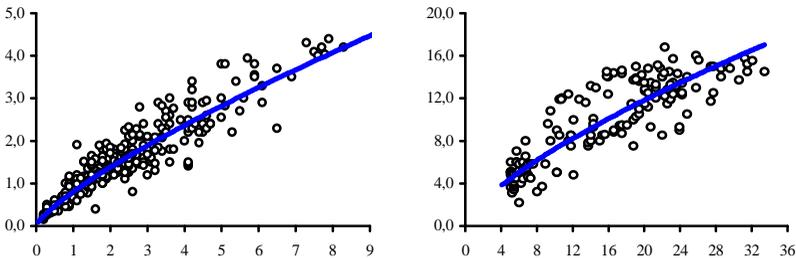


Рис. 4.29. Характер связи между высотой (ось ординат, см) и диаметром деревьев сосны (ось абсцисс, м) в молодянках (слева) и в перестойных древостоях на верховых ботолах Марийского Полесья

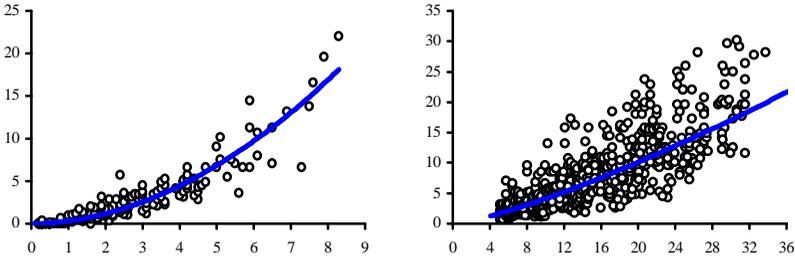


Рис. 4.30. Характер связи между площадью проекции кроны (ось ординат, m^2) и диаметром деревьев сосны (ось абсцисс, см) в молодняках (слева) и в перестойных древостоях на верховых болотах Марийского Полесья

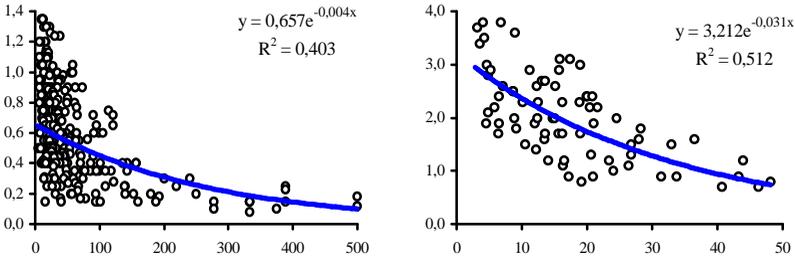


Рис. 4.31. Характер связи между протяженностью кроны (ось ординат, м) и отношением H/D^2 (ось абсцисс, cm^2) у деревьев сосны в 15-летних (слева) и 35-летних молодняках на верховых болотах Марийского Полесья

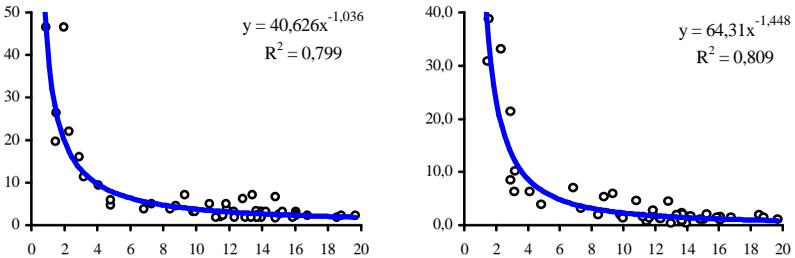


Рис. 4.32. Характер связи между площадью проекции кроны (ось ординат, m^2 ; слева), объемом кронового пространства (ось ординат, m^3 ; справа) и отношением H/D^2 (ось абсцисс, cm^2) у деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья

Одним из признаков морфометрии деревьев является грубая кора, покрывающая определенную часть поверхности их ствола. Исследования показали, что ее толщина и протяженность довольно слабо связаны попарно с другими параметрами ствола (рис. 4.33).

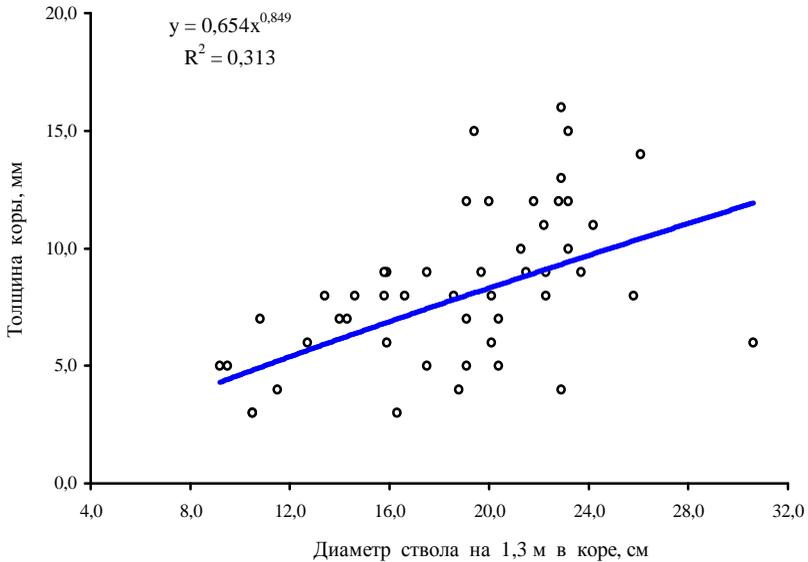


Рис. 4.33. Характер связи толщины коры на 1,3 м с диаметром ствола деревьев в сосняках сфагновых Марийского Полесья

Следует отметить, что немаловажное влияние на тесноту связей между различными частями дерева оказывает архитектура корневых систем, отличающихся в болотных биогеоценозах сильной деформацией, проявляющейся с самого раннего возраста (рис. 4.34), и взаимное срастание (рис. 4.35). Недостаточно тесная связь между различными частями деревьев, которая значительно выше в суходольных типах леса (Кузьмичев, 1977), свидетельствует об осторожности использования при расчете фитомассы древостоев так называемых конверсионно-объемных коэффициентов, разработкой которых сейчас активно занимается ряд исследователей (Уткин, Замолотчиков, Коровин, 1997; Замолотчиков и др., 1998; 2005; Замолотчиков, Уткин, 2000), и необходимости большого объема выборки для достижения приемлемой точности оценки.

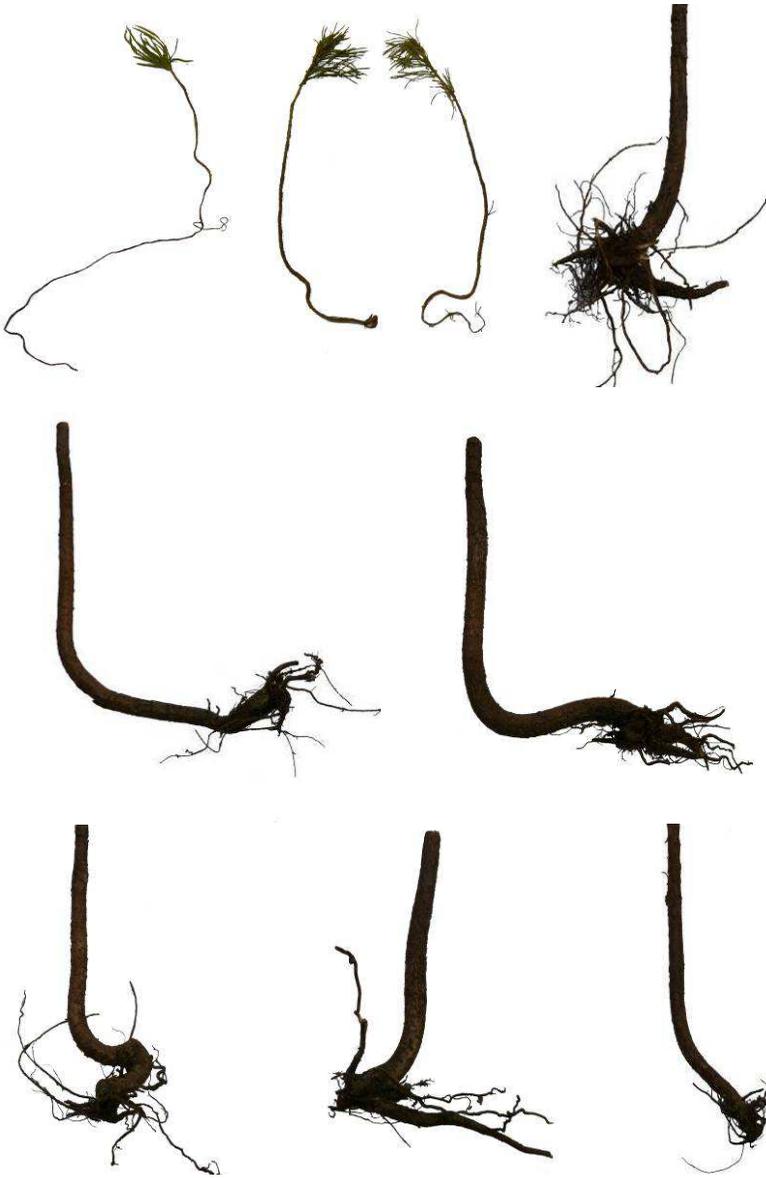


Рис. 4.34. Вариации форм корневых систем у всходов и 35-летних деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья



Рис. 4.35. Срастание корневых систем деревьев сосны на верховом болоте

Важной характеристикой архитектоники деревьев является форма древесного ствола, поиском аппроксимирующих функций которой были заняты многие исследователи (Козленко, 1940; Захаров, 1958; Петровский, 1964; Дворецкий, Мамаев, 1965; Головачев, 1966; Нестеров, Короткова, Коротков, 1971; Кулешис, 1972; Кофман, 1986; Богачев, 2006). Анализ собранного нами материала показал, что форма образующей древесного ствола в сосняках сфагновых очень изменчива (рис. 4.36) и ни о каком ее единстве не может идти и речи. Наибольшие изменения относительного диаметра деревьев отмечаются в верхней части ствола (табл. 4.14). Математической моделью образующей является двухпараметрическая функция $D_i = D_0 \cdot (1 - h) \cdot \exp(a \cdot h^b)$, в которой D_i – диаметр в i -ой точке ствола дерева, D_0 – диаметр у основания ствола, h – относительная протяженность ствола от его основания до i -ой точки. Эта функция не только с очень высокой точностью описывает характер изменения диаметра ствола конкретного дерева на всем его протяжении ($R^2 = 0,996 \dots 0,999$), но и имеет реальный биофизический смысл. Первая часть уравнения, т.е. $(1 - h)$, является образующей конуса, представляющую собой прямую линию, вторая часть, т.е. $\exp(a \cdot h^b)$, выступает в качестве функции деформирующего воздействия, в которой параметр

a – сила воздействия, а b – ускорение воздействия. Математической моделью распределения объема ствола по его длине является функция $\Sigma V_i = 100 \cdot h \cdot \exp(c - c \cdot h^m)$, в которой ΣV_i – объем ствола от его основания до i -ой точки в % от всего объема ствола дерева. Графическое представление функции, которое дано на рис. 4.37, лишнее раз свидетельствует о большой вариабельности формы ствола деревьев, обусловленной комплексом их индивидуальных особенностей, не поддающихся обобщению.

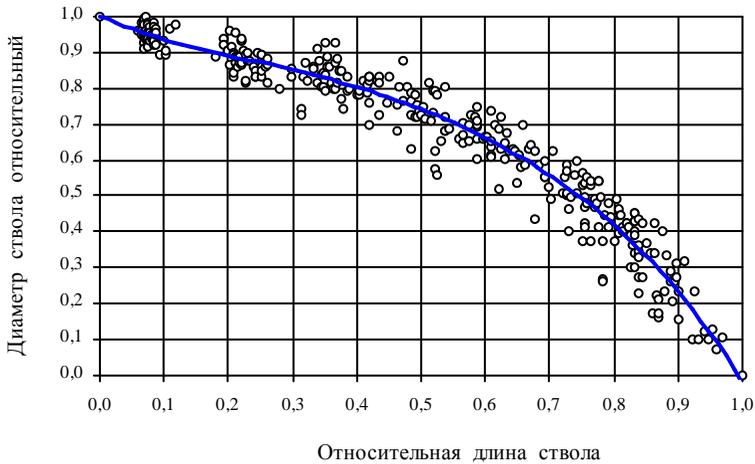


Рис. 4.36 Изменение диаметра ствола деревьев по градиенту его длины в перестойных сосняках сфагновых на верховых болотах Марийского Полесья ($N = 345$)

Таблица 4.14 - Статистические показатели относительного диаметра в различных точках ствола деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья

Точка относительной протяженности ствола	Статистики параметров				
	M_x	min	max	S_x	V
0,1 L	0,942	0,904	0,995	0,025	2,6
0,3 L	0,847	0,738	0,949	0,047	5,6
0,5 L	0,737	0,595	0,925	0,058	7,9
0,7 L	0,565	0,427	0,880	0,072	12,8
0,9 L	0,253	0,158	0,513	0,058	22,7

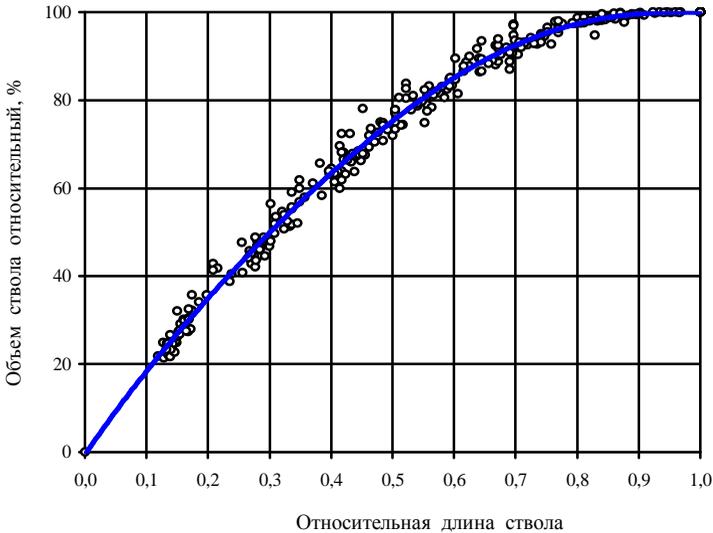


Рис. 4.37. Изменение объема ствола деревьев по градиенту его длины в перестойных сосняках сфагновых на верховых болотах Марийского Полесья

Важно не только подобрать наиболее верную математическую модель формы древесного ствола, но и найти связь ее параметров с другими многочисленными его морфометрическими показателями, каждый из которых имеет свои сугубо специфические пределы варибельности (табл. 4.15). Расчеты показали, что все морфометрические параметры ствола деревьев объединяются между собой в два крупных кластера, отдельно от которых отстоит показатель отношения сбега ствола в верхней нижней его половинах (рис. 4.38). Несмотря на то, что параметры функции образующей древесного ствола вошли в один кластер с такими морфологическими его показателями как протяженность, коэффициент формы q_2 и видовое число, теснота их взаимной связи невелика или вообще отсутствует (рис. 4.39). Параметры же функции кумуляты объема ствола, наоборот, тесно связаны с коэффициентом q_2 (рис. 4.40). Наиболее сильно варьируют в выборке отношение сбега ствола в верхней половине ствола к сбегу в нижней половине ($V = 182,8\%$), объем ствола ($V = 63,4\%$), отношение L/D^2 ($V = 59,2\%$) и толщина коры на высоте 1,3 м ($V = 51,9\%$). Менее всего варьируют видовое число f_2 ($V = 7,7\%$) и коэффициент формы ствола q_2 ($V = 8,4\%$). Коэффициент вариации большинства показателей изменяется в пределах от 23 до 36%.

Таблица 4.15 - Статистические показатели параметров архитектоники ствола старовозрастных деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья

№ п/п	Параметр	Статистики параметров				
		M_x	min	max	S_x	V
1	Длина ствола (L), м	13,0	8,5	16,8	1,73	13,3
2	Диаметр ствола на 1,3 м в коре, см	18,8	9,2	30,6	4,86	25,9
3	Диаметр ствола на 1,3 м без коры, см	17,1	8,2	29,5	4,45	26,0
4	Диаметр основания ствола без коры, см	18,2	9,4	31,6	4,51	24,8
5	Диаметр ствола на 0,1 L без коры, см	17,0	8,4	29,4	4,41	25,9
6	Диаметр ствола на 0,5 L без коры, см	13,6	5,4	29,0	4,14	30,5
7	Толщина коры на высоте 1,3 м, см	0,86	0,12	2,33	0,45	51,9
8	Протяженность грубой коры (h), м	2,2	1,0	5,0	0,80	35,8
9	Отношение h / L, %	17,3	7,3	33,8	6,10	35,2
10	Средний сбеги ствола (D_0 / L), см / м	1,40	0,85	2,30	0,33	23,5
11	Сбег в нижней половине ствола, см / м	0,67	0,07	1,45	0,23	34,5
12	Сбег в верхней половине ствола, см / м	2,09	1,13	4,23	0,59	28,2
13	Отношение сбеги ствола	4,19	1,44	58,0	7,66	182,8
14	Отношение L / D^2 , м ⁻¹	4,54	1,46	11,97	2,69	59,2
15	Коэффициент формы q_2 ($D_{0,5L} / D_{1,3 м}$)	0,718	0,587	0,948	0,060	8,4
16	Квадрат коэффициента формы	0,519	0,345	0,898	0,090	17,3
17	Видовое число через $D_{1,3 м}$, f_1	0,479	0,349	0,762	0,063	13,2
18	Видовое число через $D_{0,5L}$, f_2	0,930	0,814	1,188	0,072	7,7
19	Площадь поверхности ствола (S), м ²	5,04	1,62	11,12	1,80	35,7
20	Объем ствола (V), м ³	0,193	0,026	0,767	0,122	63,4
21	Отношение S / V , м ⁻¹	31,1	14,5	62,1	10,1	32,4
22	Параметр <i>a</i> образующей ствола	1,062	0,502	1,949	0,267	25,1
23	Параметр <i>b</i> образующей ствола	1,451	0,805	2,335	0,384	26,4
24	Параметр <i>c</i> кумуляты объема ствола	0,574	0,195	0,848	0,105	18,3
25	Параметр <i>m</i> кумуляты объема ствола	1,951	1,200	6,322	0,686	35,1

Поиск закономерностей формирования морфоструктуры деревьев важен не сам по себе, а направлен, в конечном итоге, на повышение точности оценки объема ствола и площади его боковой поверхности, через которую осуществляется, по сути, их взаимодействие с окружающей средой (Кофман, 1986). Расчеты показали, что для оценки данных параметров достаточен весьма ограниченный круг показателей, в число которых входят высота дерева (H, м), диаметр ствола на 1,3 м (D, см) и

коэффициент формы q_2 , обеспечивающих довольно высокую точность результата при использовании следующих уравнений регрессии:

$$S = 2,58 \cdot H \cdot (D/100)^{1,15}; R^2 = 0,939; S = 10^{-3} \cdot 32,7 \cdot H \cdot D^{0,95} \cdot q_2; R^2 = 0,992;$$

$$V = 1,25 \cdot H \cdot (D/100)^{2,77}; R^2 = 0,923;$$

$$V = 10^{-6} \cdot 70,9 \cdot (H - 1,3) \cdot D^2 \cdot q_2^{1,67} + 0,001; R^2 = 0,995;$$

где S – площадь боковой поверхности ствола дерева, m^2 ; V – объем ствола дерева, m^3 .

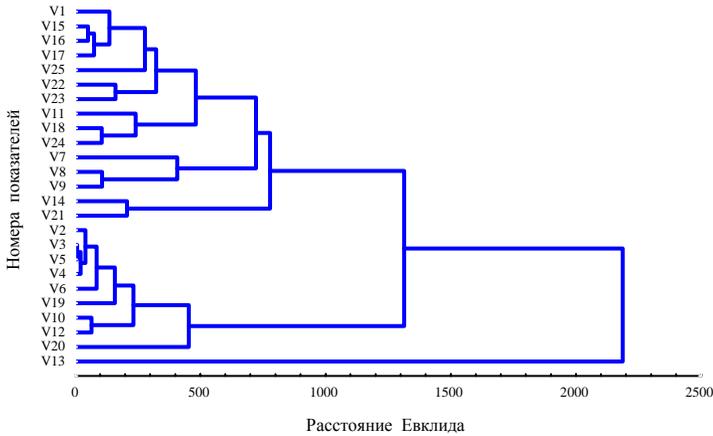


Рис. 4.38. Дендрограмма сходства морфометрических параметров ствола деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья, построенная методом Уорда по матрице нормированных данных (номера параметров морфоструктуры ствола деревьев соответствуют данным табл. 4.15)

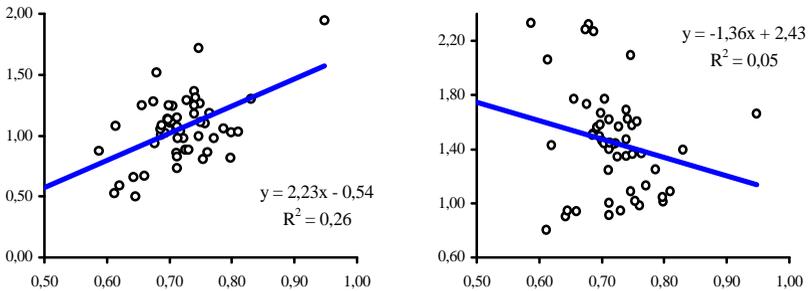


Рис. 4.39. Характер зависимости параметров a (слева) и b образующей ствола деревьев сосны (ось ординат) от коэффициента формы q^2 (ось абсцисс) на верховых болотах Марийского Полесья

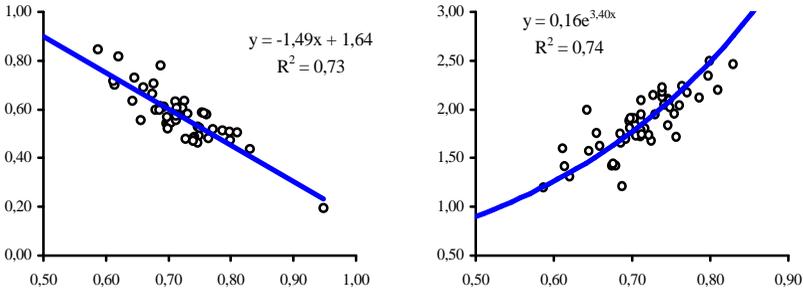


Рис. 4.40. Характер зависимости параметров c (слева) и m кумуляты объема ствола деревьев сосны (ось ординат) от коэффициента формы q^2 (ось абсцисс) на верховых болотах Марийского Полесья

Рассматривая особенности архитектуры сосняков сфагновых, нельзя обойти стороной вопрос об изменении параметров хвои и их связи с морфометрией деревьев. Исследования показали, что параметры хвои, как и все остальные параметры деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья довольно изменчивы (табл. 4.16). Особенно высока вариабельность веса хвоинок и индекса их влагоудерживающей способности (ВУС), характеризующей, по данным М.М. Котова (1981), степень устойчивости растений к засухе и поражению шютте. Меньше всего изменяется влажность хвои. Однолетняя и двухлетняя хвоя не различаются между собой по длине, их абсолютно сухому весу и зольности. По влажности и индексу ВУС однолетняя хвоя значительно превосходит двухлетнюю. Различные биотопы достоверно различаются между собой только по длине и весу хвоинок (табл. 4.17). Основным фактором изменчивости параметров хвои, как показали расчеты, являются индивидуальные особенности деревьев, определяющие 48,4...85,1% исходной дисперсии значений (табл. 4.18).

Таблица 4.16 - Изменчивость морфологических и физиологических параметров хвои сосновых молодняков

Параметр	Значения статистических показателей						
	N	M_x	Min	Max	S_x	m_x	V, %
Однолетняя хвоя							
Длина хвоинок, мм	690	39,8	18	60	7,72	0,29	19,4
Вес 100 пар хвоинок, г*	42	2,23	0,87	3,97	0,74	0,11	33,4
Влажность, %**	42	149,2	110,4	195,5	21,8	3,2	14,6
Индекс ВУС***	42	7,41	3,19	12,56	2,34	0,36	31,5
Зольность, %	42	2,26	1,77	3,37	0,31	0,046	13,9

Окончание таблицы 4.16

Параметр	Значения статистических показателей						
	N	M _x	Min	Max	S _x	m _x	V, %
Двухлетняя хвоя							
Длина хвоинок, мм	405	40,4	18	65	8,55	0,42	21,2
Вес 100 пар хвоинок, г*	27	2,23	1,00	4,21	0,66	0,13	29,6
Влажность, %**	27	117,1	88,5	156,5	16,8	3,2	14,4
Индекс ВУС***	27	4,37	1,62	6,49	1,23	0,24	28,3
Зольность, %	27	2,37	1,46	3,16	0,39	0,075	16,3

Примечание: * - в абсолютно сухом состоянии; ** - по отношению к абсолютно сухому весу хвои; *** - индекс влагоудерживающей способности, численно равный времени потери хвоей половины своей исходной влажности, сут. (по М.М. Котову, 1981).

Таблица 4.17 - Морфометрические и физиологические параметры хвои сосновых молодняков в разных биотопах

Параметр	Значения параметров в разных биотопах и их различия					
	Гарь 1972 года		Вырубка 1988 года		Критерий Стьюдента	
	N	M _x ± m _x	N	M _x ± m _x	t факт.	t 0,05
Однолетняя хвоя						
Длина хвоинок, мм	225	33,0 ± 0,40	180	42,0 ± 1,51	5,15	1,97
Вес 100 пар хвоинок, г	15	1,65 ± 0,10	27	2,24 ± 0,13	3,64	2,02
Влажность, %	15	143,1 ± 4,83	12	130,7 ± 4,03	1,97	2,06
Индекс ВУС	15	6,49 ± 0,36	12	6,04 ± 0,53	0,70	2,06
Зольность, %	15	2,09 ± 0,05	12	2,23 ± 0,08	1,48	2,06
Двухлетняя хвоя						
Длина хвоинок, мм	225	35,8 ± 0,36	180	46,1 ± 1,79	7,14	1,97
Вес 100 пар хвоинок, г	15	1,86 ± 0,09	12	2,68 ± 0,19	3,84	2,06
Влажность, %	15	121,2 ± 2,40	12	112,2 ± 6,52	1,30	2,06
Индекс ВУС	15	4,68 ± 0,23	12	3,97 ± 0,44	1,43	2,06
Зольность, %	15	2,32 ± 0,08	12	2,44 ± 0,14	0,74	2,06

Таблица 4.18 - Результаты дисперсионного анализа изменчивости параметров хвои сосновых молодняков

Параметр	Фактор дисперсии и значения его параметров (F _{0,05} = 4,15)				
	Условия биотопа		Возраст хвои		Доля влияния деревьев, %
	F _{факт.}	Доля влияния, %	F _{факт.}	Доля влияния, %	
Длина хвоинок	39,95	43,8	7,16	7,8	48,4
Вес хвоинок	17,45	26,2	4,37	6,6	67,2
Влажность	4,58	7,0	17,07	25,9	67,1
Индекс ВУС	3,90	5,5	23,23	32,6	61,9
Зольность	1,58	3,1	4,76	9,5	87,4

Расчеты показали, что длина и вес хвоинок тесно связаны между собой и с приростом деревьев в высоту в последующем году (рис. 4.41), что является вполне естественным, поскольку величина этих параметров определяется одним и тем же фактором – запасом накопленных растениями питательных веществ (Крамер, Козловский, 1963). Вместе с тем, ни длина, ни вес хвоинок не могут являться индикаторами производительности древостоя, а тем более наследственных свойств особей, как это констатируют некоторые исследователи (Правдин, 1964; Тюкин, 1974; Ефремова и др., 2008), т.к. они отражают только *текущее состояние деревьев*. Не один из параметров хвои не связан с высотой и диаметром деревьев.

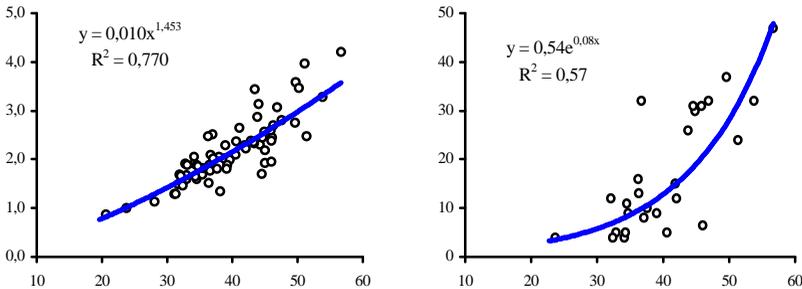


Рис. 4.41. Характер связи между весом 100 пар хвоинок (ось ординат, г; левый график) и их длиной (ось абсцисс, мм; левый график), а также между текущим приростом деревьев в высоту (ось ординат, см; правый график) и длиной однолетних хвоинок в предыдущем году (ось абсцисс, мм; правый график) на верховых болотах Марий Эл

4.4. Закономерности роста и дифференциации деревьев по высоте

Высота древостоя является главным классификационным признаком в делении древостоев на классы их потенциальной производительности (бонитета), объективно отражая качество условий среды обитания, в том числе и плодородие почвы.

Одним из основных факторов, определяющих, наряду с лесорастительными условиями, изменчивость этого параметра, является возраст деревьев. Проведенные нами расчеты показали, что для математического описания этой зависимости вполне надежным источником информации являются таксационные описания древостоев, о чем свидетельствуют высокие значения коэффициента детерминации функции Митчеллиха $Y = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot t / 100)]^b$, адекватность которой доказана многими

исследователями (Кузьмичев, 1977; Кофман, Кузьмичев, Хлебопрос, 1979; Кивисте, 1988; Черных, Сысуев, 2000). Все параметры этой функции имеют конкретный биологический смысл (Демаков, 2000). Так, параметр K характеризует предел, к которому стремится значение функции в процессе роста древостоя, параметр a отображает скорость роста деревьев, а параметр b показывает степень сопротивления среды росту деревьев. Соотношение двух последних параметров определяет точку кульминации текущего прироста, вычисляемую как $X_{\text{кп}} = 100 \cdot \ln b/a$.

Ход роста древостоев каждого класса бонитета имеет свои особенности, которые отображаются соответствующими значениями параметров функции и характерных точек (табл. 4.19). Кульминация текущего прироста у деревьев сосны по высоте наступает наиболее поздно в древостоях V⁶ класса бонитета, а у деревьев березы, наоборот, - в древостоях III класса бонитета.

Таблица 4.19 - Параметры математической модели динамики высоты деревьев

Класс бонитета	Объем выборки	Значения параметров модели $Y = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot t/100)]^b$				
		K	a	b	$X_{\text{кп}}$	R^2
<i>Средняя высота деревьев сосны, м</i>						
III	84	24,7	2,169	1,351	14	0,940
IV	820	24,0	1,585	1,354	19	0,958
V	1606	18,1	1,886	1,587	24	0,995
V ^a	298	15,9	1,559	1,713	35	0,844
V ⁶	14	13,5	1,585	2,326	53	0,847
<i>Средняя высота деревьев березы, м</i>						
III	83	22,3	3,256	1,838	19	0,911
IV	582	23,2	1,721	1,368	18	0,894
V	793	18,3	1,503	1,229	14	0,974

С чем же связано различие классов бонитета древостоев, произрастающих, казалось бы, в одном и том же типе лесорастительных условий A_5 , и не является ли это ошибкой таксаторов? Натурные учеты, показали, что высота одновозрастных древостоев, возникших на вырубках и гарях, изменяется в очень больших пределах (табл. 4.20), что связано с их исходной густотой (рис. 4.42), а также с особенностью лесорастительных условий биотопов. Положение древостоев в ранговом ряду по высоте часто не остается постоянным: древостои, имеющие первоначально низкие показатели, со временем могут обогнать в росте исходно лидировавшие древостои (рис. 4.43). Этот факт свидетельствует о том,

что класс бонитета древостоя с возрастом может изменяться и математические модели хода роста, созданные на бонитетной основе, не отражают реального изменения таксационных параметров конкретных насаждений. Проведенные нами расчеты показали, что кривые динамики высоты реальных одновозрастных древостоев и параметры описывающей их функции Митчерлиха даже в пределах одного болотного массива довольно разнообразны (табл. 4.21, рис. 4.44). Так, параметр K изменяется от 3,9 до 16,5 м, параметр a - от 1,291 до 9,665, параметр b - от 1,211 до 2,910. Значение точки кульминации прироста ($X_{КП}$) варьирует в пределах от 8 лет до 41 года. По сводным данным пробных площадей подобраны модели хода роста средних, лучших и худших древостоев (рис. 4.45, табл. 4.22), которые могут явиться основой для разработки местных бонитировочных шкал применительно к верховым болотам Марийского Полесья.

Таблица 4.20 - Границы изменчивости средней высоты древостоев сосны на верховых болотах Марийского Полесья

Параметр	Значения параметра в различном возрасте				
	10 лет	20 лет	30 лет	40 лет	50 лет
Минимальная высота, м	0,7	1,7	3,0	4,0	4,5
Максимальная высота, м	1,4	3,4	5,1	7,5	11,0
Размах высоты, м	0,7	1,7	2,1	3,5	6,5

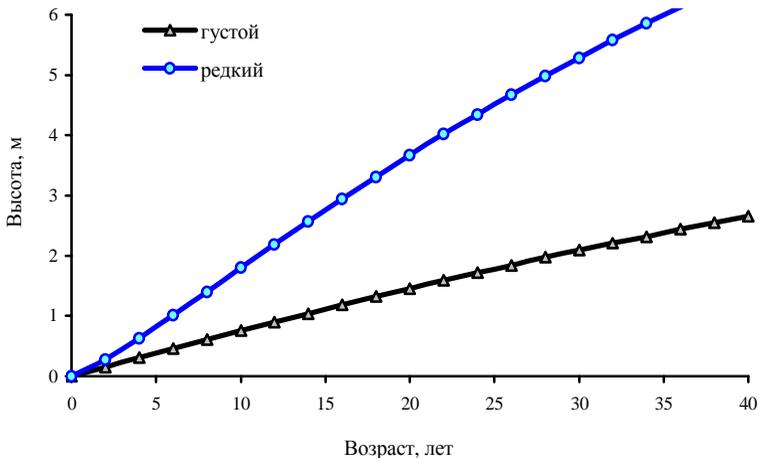


Рис. 4.42. Характер роста постпирогенных сосняков разной густоты

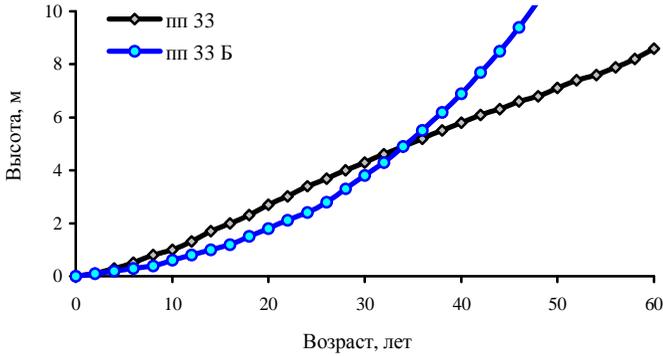


Рис. 4.43. Ход роста в высоту деревьев сосны на вырубках в болоте «Илюшкино»

Таблица 4.21 – Параметры математической модели хода роста постпирогенных древостоев сосны в высоту на верховом болоте «Гетёркино»

Шифр пробной площади	Значение параметров математической модели				
	K	a	b	T _{кп}	R ²
А	15,6	1,437	1,211	13	0,998
Б	16,5	1,291	1,511	32	0,997
В	3,9	9,665	2,250	8	0,996
Г	7,6	6,898	2,910	15	0,997
Д	14,7	1,867	2,153	41	0,995
Е	3,9	3,627	1,731	15	0,999

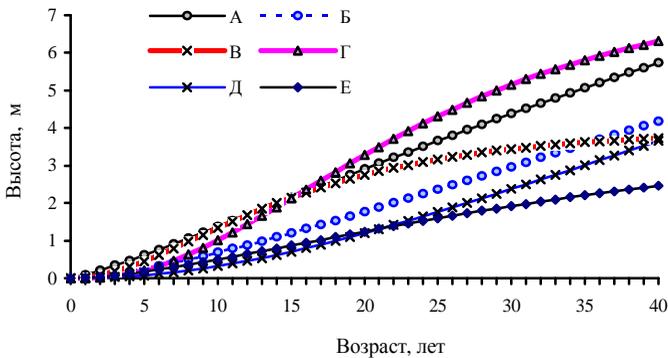


Рис. 4.44. *Ход роста постпирогенных древостоев сосны в высоту на верховом болоте «Тетёркино»*

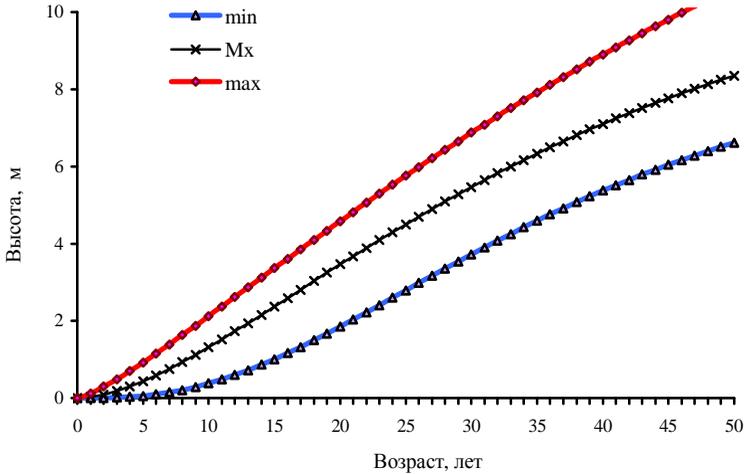


Рис. 4.45. *Ход роста худших, средних и лучших древостоев сосны в высоту на верховых болотах Марийского Полесья*

Таблица 4.22 – Параметры математической модели хода роста худших, средних, и лучших древостоев сосны в высоту на верховых болотах Марийского Полесья

Категория древостоев	Значение параметров математической модели				
	K	a	b	T _{кп}	R ²
Худшие	9,0	4,847	3,318	25	0,998
Средние	11,5	3,666	1,835	17	0,999
Лучшие	19,5	1,960	1,286	13	0,997

Особенности роста деревьев лучше всего выявляются при анализе не изменения размеров деревьев с возрастом, а их текущего годовичного прироста в высоту, который на верховых болотах изменяется под действием различных факторов от 1 до 63 см (рис. 4.46). Роль погодных условий года и возраста деревьев в изменении годовичного прироста, как показал дисперсионный анализ (табл. 4.23), невелика. Основная доля изменчивости параметра приходится на особенности лесорастительных условий биотопов и специфичность реакций деревьев на изменения внешних условий.

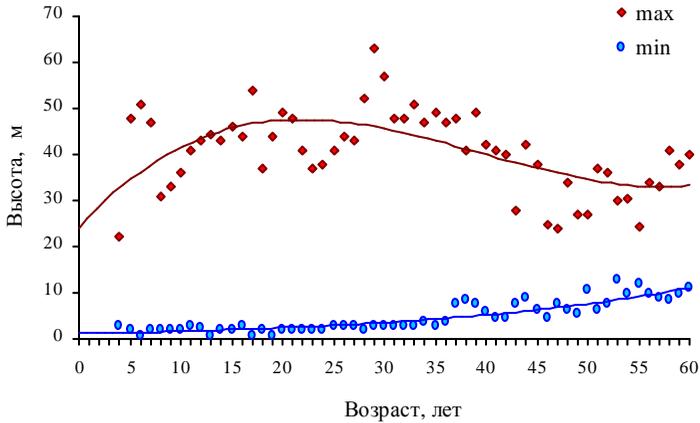


Рис. 4.46. Пределы возрастных изменений текущего годичного прироста в высоту деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья

Таблица 4.23 - Результаты дисперсионного анализа рядов годичного прироста древостоев сосны на верховых болотах Марийского Полесья

Источник вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
<i>Средняя величина прироста, 11 пробных площадей, 1981-2006 гг.</i>						
Возраст и погода	1580,9	25	63,2	3,14	1,55	9,6
Особенности биотопа	9827,7	10	982,8	48,81	1,87	59,8
Погрешность (специфичность реакции)	5033,9	250	20,1			30,6
Итого	16442,6	285				100,0
<i>Максимальная величина прироста, 11 пробных площадей, 1981-2006 гг.</i>						
Возраст и погода	3127,6	25	125,1	2,69	1,55	9,2
Особенности биотопа	19132,3	10	1913,2	41,14	1,87	56,5
Погрешность (специфичность реакции)	11625,8	250	46,5			34,3
Итого	33885,7	285				100,0

Характер динамики годичного прироста древостоев неоднороден даже в пределах одного болотного массива (рис. 4.47). Особенно выделяются ценопопуляции В и Е, которые практически не реагируют на изменения погодных условий, т.к. лимитирующим фактором в них является

ся густота древостоя. Слабо реагирует на колебания климата подрост сосны, произрастающий под пологом взрослого древостоя (ценопопуляция Д). О различиях динамики прироста древостоев свидетельствуют также данные корреляционного анализа (табл. 4.24).

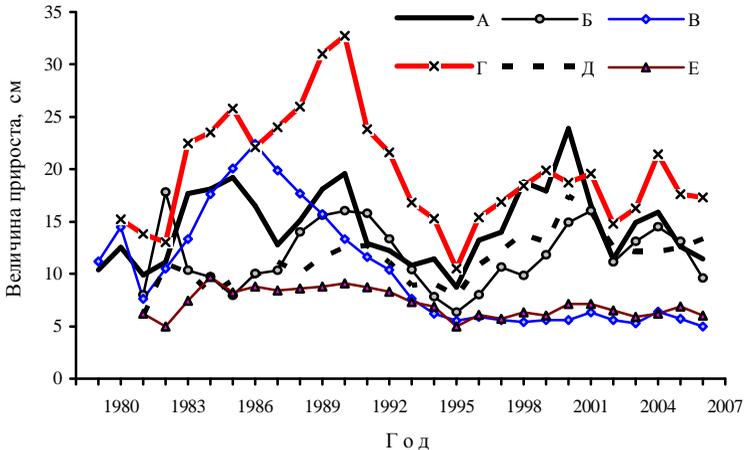


Рис. 4.47. Динамика средней величины годичного прироста в высоту постпирогенных сосновых молодняков на верховом болоте «Тетёркино»

Таблица 4.24 – Матрица коэффициентов корреляции рядов годичного прироста в высоту постпирогенных древостоев сосны на верховом болоте «Тетёркино»

Шифр пробной площади	Значения коэффициентов корреляции между ценопопуляциями					
	А	Б	В	Г	Д	Е
А	1,000					
Б	0,305	1,000				
В	0,279	0,023	1,000			
Г	0,604	0,391	0,676	1,000		
Д	0,495	0,575	-0,353	0,126	1,000	
Е	0,410	0,182	0,777	0,827	-0,099	1,000

Для оценки реакции древостоев на изменение условий среды обитания исследователи обычно используют *индексы прироста* (Комин, 1970; Шиятов, 1973; Битвинкас, 1974), которые представляют собой отношение фактических значений годичного прироста к теоретическим,

вычисленным по параметрам функции возрастного тренда. Анализ полученных данных показал, что индекс годичного прироста изменяется у ценопопуляций сосны на верховых болотах в пределах от 63,2 до 161,6%, а размах колебаний достигает 107,7% (табл. 4.25). Изменение величины индексов у разных ценопопуляций происходит не одинаково, а в ряде случаев даже асинхронно (табл. 4.26, рис. 4.48), что указывает на различие реакций древостоев в ответ на колебания климата и на большое влияние внутриценотических факторов.

Таблица 4.25 - Изменчивость индексов годичного прироста в высоту постпирогенных молодняков сосны на верховом болоте «Тетёркино»

Шифр пробной площади	Показатели изменчивости величины индекса, %			
	min	max	Размах	S_x
А	56,3	159,1	102,7	24,2
Б	53,2	157,7	104,4	26,7
В	56,5	137,1	80,6	15,5
Г	53,9	161,6	107,7	25,3
Д	66,7	137,4	70,7	16,8
Е	68,1	141,6	73,5	16,2

Таблица 4.26 – Матрица коэффициентов парной корреляции рядов индексов годичного прироста в высоту древостоев сосны на верховом болоте «Тетёркино»

Шифр пробной площади	Значения коэффициентов корреляции между ценопопуляциями					
	А	Б	В	Г	Д	Е
А	1,000					
Б	0,293	1,000				
В	-0,419	-0,673	1,000			
Г	0,600	0,455	-0,694	1,000		
Д	0,600	0,702	-0,481	0,423	1,000	
Е	0,218	-0,046	-0,099	0,190	-0,003	1,000

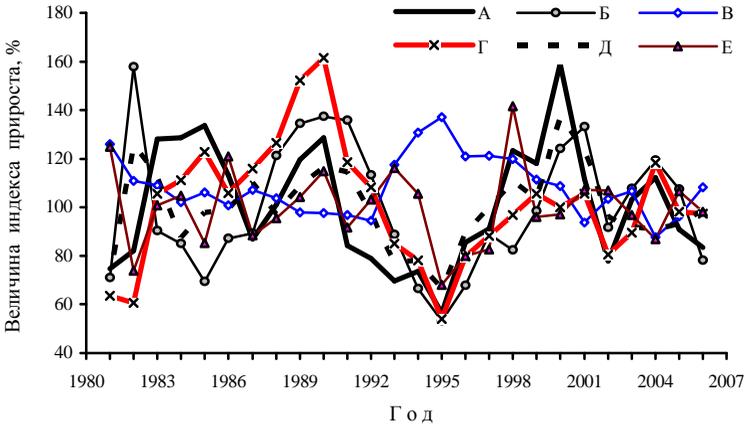


Рис. 4.48. Динамика индексов годичного прироста в высоту постпожарных сосновых молодняков на верховом болоте «Тетёркино»

В динамике индексов прироста древостоев, несмотря на имеющиеся значительные различия ценопопуляций, можно выделить общую закономерность, выражающуюся в наличии определенных периодов подъема и спада значений показателя. Особенно резко это проявляется при рассмотрении более длинных, чем в молодняках, временных рядов (рис. 4.49), спектральный анализ которых показал наличие в них не только довольно мощных флуктуаций, но и более или менее четко выраженной волновой компоненты с периодом порядка 30 лет.

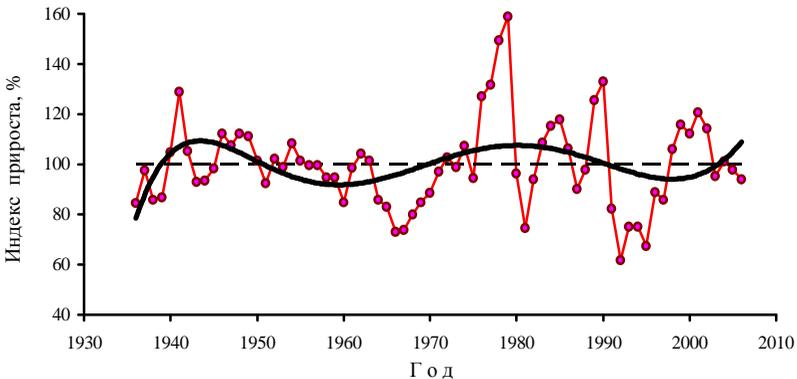


Рис. 4.49. Динамика прироста в высоту древостоев сосны на болоте «Илюшкино» (п. 33)

Логичным было бы предположение о причинной связи величины прироста с изменениями погодных условий. Расчеты, однако, не подтвердили этой гипотезы: связь между параметрами является в большинстве случаев не только крайне слабой, но и сугубо специфичной для каждой ценопопуляции в пределах одного болотного массива (табл. 4.27). Ритмика роста древостоев не является, на наш взгляд, прямым следствием изменений метеопараметров, а определяется действием других факторов, в том числе физиологических, определяющих скорость накопления и трансформации органических соединений в органах растений в зависимости от концентрации питательных веществ в прикорневой зоне (Цельникер, 1950), которые в каждой ценопопуляции изменяются во времени по-разному. Колебания метеопараметров оказывают на этот процесс лишь некоторое модифицирующее воздействие, зависящее от внутренних свойств ценопопуляции, в частности от густоты древостоя. Реакция на воздействие внешних факторов специфична не только у ценопопуляций, но и у деревьев внутри них, определяющая 49,3-58,7% дисперсии прироста (табл. 4.28), величина которого не связана с размерами особей (рис. 4.50, 4.51). В пределах ценопопуляции выделяются деревья, рост которых асинхронен (рис. 4.52). Оказалось, что теснота и даже направленность (знак) связи между индексом прироста древостоя и метеофакторами не остаются постоянными во времени, а изменяются на коротких отрезках в очень больших пределах. Так, величина скользящего коэффициента корреляции между рядами значений показателей, вычисленного с лагом 11 лет и шагом скольжения 1 год, изменяется от -0,40 до +0,81 (рис. 4.53), что вполне объясняет противоречия, встречающиеся в литературных источниках (Рубцов, 1956; Мартынов, 1978).

Таблица 4.27 – Значения коэффициентов парной корреляции между рядами индексов годичного прироста в высоту древостоев сосны на верховом болоте «Тетёркино» и метеорологическими параметрами предшествующего года

Шифр пробной площади	Значения коэффициентов корреляции между параметрами различных месяцев					
	Май	Июнь	Июль	Август	Июнь-июль	Май-август
<i>Средняя температура</i>						
А	-0,160	0,136	0,393	0,063	0,316	0,173
Б	-0,269	0,361	0,608	0,421	0,607	0,446
В	-0,228	0,210	-0,311	-0,349	-0,016	-0,246
Г	-0,007	0,267	0,229	0,051	0,321	0,249
Д	-0,318	0,387	0,494	0,343	0,560	0,364
Е	-0,199	0,008	-0,156	-0,154	-0,083	-0,204
Свод	-0,364	0,442	0,439	0,128	0,566	0,276

Окончание таблицы 4.27

Шифр пробной площади	Значения коэффициентов корреляции между параметрами различных месяцев					
	Май	Июнь	Июль	Август	Июнь-июль	Май-август
<i>Сумма осадков</i>						
А	-0,007	0,077	-0,173	0,187	-0,040	0,061
Б	-0,104	-0,223	-0,140	0,158	-0,280	-0,165
В	0,302	0,004	-0,019	0,037	-0,008	0,101
Г	0,055	0,002	0,002	0,106	0,003	0,072
Д	-0,065	-0,038	-0,423	0,137	-0,293	-0,174
Е	0,464	0,152	-0,065	0,144	0,092	0,275
Свод	0,186	0,004	-0,246	0,250	-0,149	0,067
<i>Продолжительность солнечного сияния</i>						
А	-0,109	0,031	0,175	0,038	0,139	0,087
Б	-0,063	0,255	0,373	0,018	0,427	0,322
В	-0,311	0,151	-0,108	-0,176	0,029	-0,152
Г	0,076	-0,020	-0,052	0,076	-0,049	0,016
Д	-0,096	0,210	0,378	0,124	0,399	0,330
Е	-0,297	-0,023	0,028	0,166	0,003	-0,034
Свод	-0,229	0,183	0,256	0,072	0,297	0,184

Таблица 4.28 - Результаты дисперсионного анализа рядов годичного прироста деревьев сосны в поспирогенных молодняках на верховых болотах Марий Эл

Источник вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
<i>Болото «Илюшкино», гарь 1972 года, 15 деревьев, 1984-2006 гг.</i>						
Возраст и погода	2069,9	22	94,1	3,40	1,58	14,3
Энергия роста дерева	3909,5	14	279,3	10,10	1,72	27,0
Погрешность	8513,8	308	27,6			58,7
Итого	14493,2	344				100,0
<i>Болото «Тетёркино», гарь 1972 года, пп А, 15 деревьев, 1984-2006 гг.</i>						
Возраст и погода	4300,1	22	195,5	10,44	1,58	40,0
Энергия роста дерева	692,2	14	49,4	2,64	1,72	6,4
Погрешность	5764,2	308	18,7			53,6
Итого	10756,5	344				100,0
<i>Болото «Безымянное», гарь 1972 года, 15 деревьев, 1984-2006 гг.</i>						
Возраст и погода	3660,1	22	166,4	6,64	1,58	23,4
Энергия роста дерева	4272,4	14	305,2	12,19	1,72	27,3
Погрешность	7712,3	308	25,0			49,3
Итого	15644,8	344				100,0

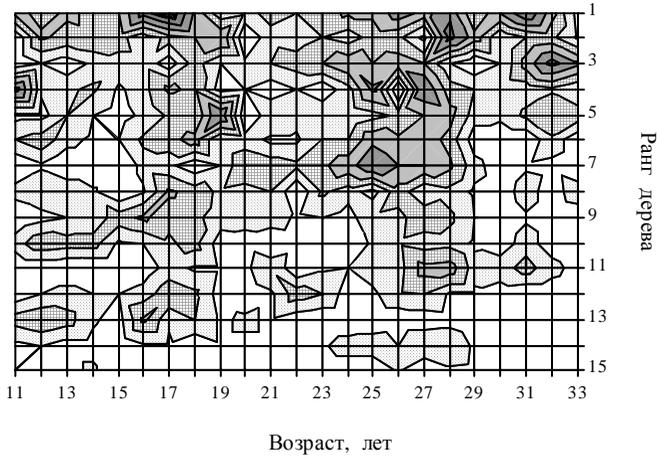


Рис. 4.50. Динамика абсолютного прироста в высоту деревьев сосны разного рангового положения на олиготрофном болоте «Илюшкино» (ранги деревьев расположены в порядке убывания средней величины годичного прироста)

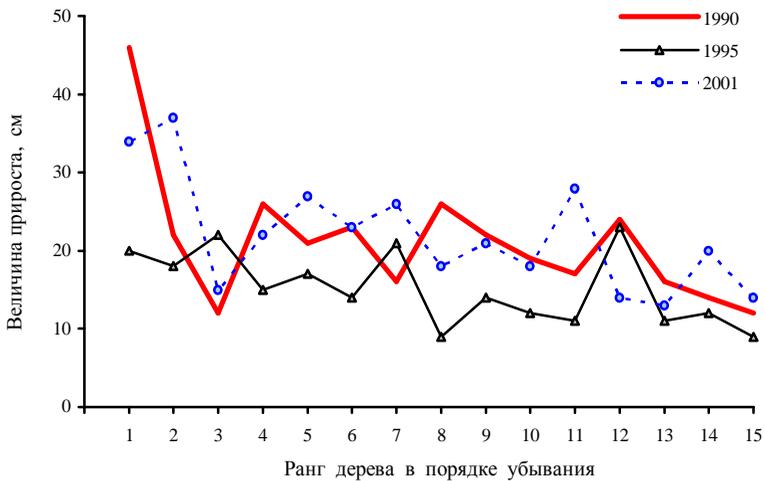


Рис. 4.51. Зависимость величины годичного прироста деревьев сосны в разные годы от их рангового положения по высоте на болоте «Илюшкино»

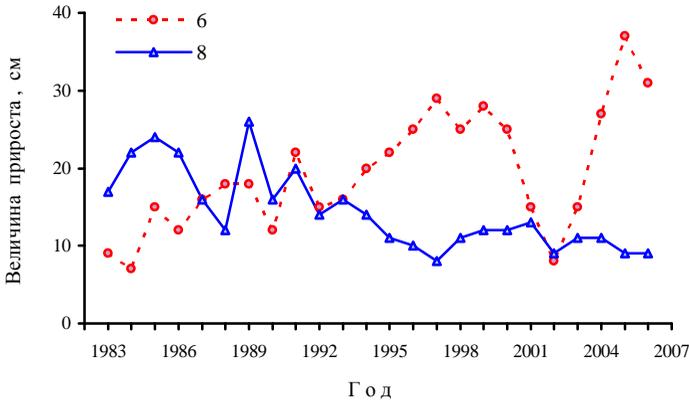


Рис. 4.52. Динамика абсолютного прироста в высоту у наиболее сильно различающихся между собой деревьев сосны в постпирогенных молодняках на болоте «Илюшкино»

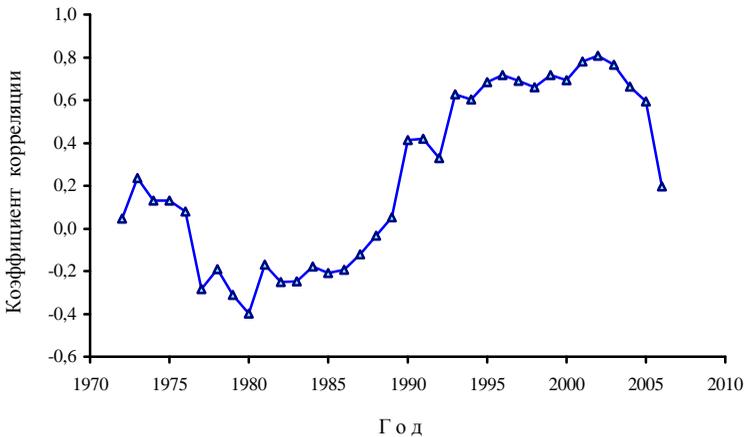


Рис. 4.53. Динамика значений «скользящего» коэффициента корреляции между рядами значений индекса прироста деревьев в заболоченных сосняках и средней температуры воздуха в июле-августе предыдущего года, вычисленных с лагом 11 лет и шагом скольжения 1 год

Попробуем подойти к оценке влияния метеофакторов менее строго и рассмотрим характер их изменения при различных значениях индексов годового прироста деревьев. Расчеты показали, что высокие значения индексов прироста отмечались в тех случаях, когда температура воздуха и суммы осадков в июне-июле предыдущего года были повышенными

(табл. 4.29). Существенных различий между значениями метеопоказателей остальных месяцев года, соответствующих разным значениям индексов прироста не обнаружено. Очевидно, что при поиске корреляционных зависимостей годичного прироста с параметрами среды необходимо учитывать то обстоятельство, что величина ответной реакции деревьев на внешнее воздействие определяется не суммарным действием всех факторов, а, согласно правилу Либиха, лишь одного из них, который является в текущий момент времени лимитирующим. Выделить же его довольно сложно, т.к. и лимитирующие факторы могут меняться между собой местами не только в многолетнем плане, но и в течение одного года.

Таблица 4.29 - Средние значения метеорологических условий лет, соответствующих различной величине индекса годичного прироста деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья

Месяц	Значения показателей при различной величине индексов прироста					
	Средняя температура воздуха, °С			Сумма осадков, мм		
	>120	90-110	<80	>120	90-110	<80
<i>Предыдущий год</i>						
Январь	-12,1	-12,7	-12,2	24,1	32,8	34,9
Февраль	-11,8	-11,8	-13,2	21,9	21,7	26,4
Март	-4,0	-6,1	-5,0	25,1	22,7	19,6
Апрель	5,0	3,4	4,8	21,9	38,4	36,5
Май	11,7	11,8	12,1	41,5	41,2	49,8
Июнь	17,0	16,5	16,3	82,7	60,7	52,0
Июль	19,2	18,5	17,4	72,8	73,4	89,3
Август	15,8	16,4	15,4	74,4	55,1	67,8
Сентябрь	10,4	10,0	10,3	51,1	52,4	64,8
Октябрь	1,8	3,2	3,6	54,1	50,2	55,3
Ноябрь	-4,2	-4,1	-4,4	38,5	36,7	41,4
Декабрь	-11,3	-9,1	-8,9	38,1	30,4	34,9
<i>Текущий год</i>						
Январь	-12,3	-13,2	-11,6	36,0	26,2	38,1
Февраль	-11,6	-12,5	-11,8	29,5	19,9	33,0
Март	-4,4	-6,2	-4,4	27,1	23,9	27,0
Апрель	3,6	4,0	5,0	28,9	32,8	33,5
Май	11,2	11,8	12,5	53,4	42,2	36,7
Июнь	15,4	16,5	16,7	71,0	59,7	48,3

Рассмотрим характер реакции древостоев на погодные аномалии, в частности на засуху 2010 года. Исследования показали, что величина годичного прироста деревьев в молодняках на верховых болотах существенно не изменилась по сравнению с тремя предыдущими годами и находилась на уровне 88-128% (рис. 4.54). Наиболее низкие значения прироста у данных древостоев были в 2003 году, что связано с недобором летних осадков в предыдущем 2002 году (рис. 4.55). Температура воздуха летних месяцев в этот период весьма незначительно отличалась от средней многолетней нормы. В последующие 2-3 года после засухи прирост древостоев увеличился. Более жесткой была засуха 1972 года, признаки проявления которой стали отмечаться уже в апреле. В течение трех летних месяцев с температурой воздуха 30° и выше было 34 дня, с температурой 25° и выше – 68 дней. Осадков за этот период выпало 36% от нормы. В течение 60 дней не было ни одного значительного (с осадками более 5 мм) дождя. Засуха продолжилась и в следующем 1973 году, хотя она была и менее суровой: количество осадков в апреле составило 20% от нормы, в мае-июне – 42-43%, в августе 55%. Средняя температура воздуха в эти месяцы, особенно в апреле, была выше нормы. В течение вегетационного периода 1974 года осадков выпало 140% нормы, а температура воздуха соответствовала среднемноголетним значениям, однако следующий 1975 год вновь был засушливым (особенно жарким и сухим был май). Реакция средневозрастных сосняков сфагновых на эти погодные аномалии была специфичной: годичный прирост деревьев в высоту в этот период изменялся незначительно и пошел на увеличение в 1976 году, достигнув максимума в 1979 году (рис. 4.56). После чего он резко пошел на спад, причиной чего явились значительные отрицательные аномалии летних температур в 1978 и 1980 годах, сопровождавшиеся избытком осадков (значение ГТК составило 2,0-2,6). Из всего изложенного следует, казалось бы, вполне очевидный вывод: между приростом деревьев и количеством осадков наблюдается обратная зависимость. Более глубокий анализ показывает, что связь эта не столь очевидна, т.к. в динамике значений данных показателей более или менее четко выделяется волновая компонента, изменяющаяся у них на отрезке с 1960 по 2010 годы практически синхронно (рис. 4.57). Деревья, вероятно, реагируют в большей степени не на флуктуации погодных условий, а на общую тенденцию изменения режима увлажнения, оказывающего влияние на залегание уровня грунтовых вод и глубину деятельного слоя торфа.

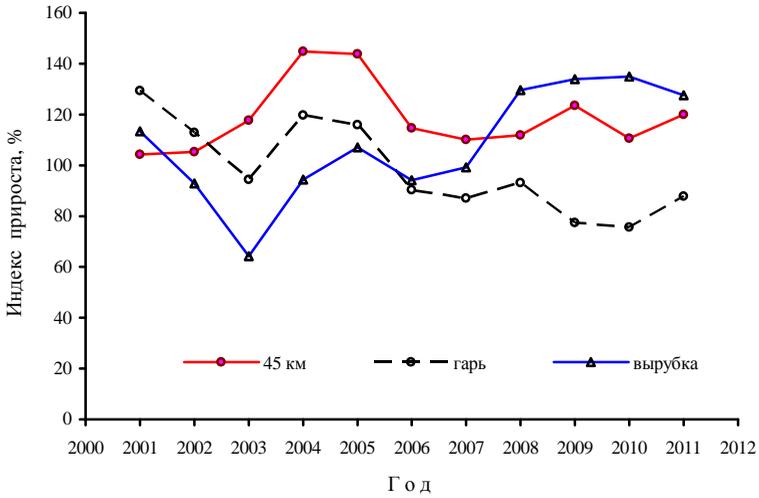


Рис. 4.54. Реакция молодняков сосны в сфагновых болотах на засуху 2011 года

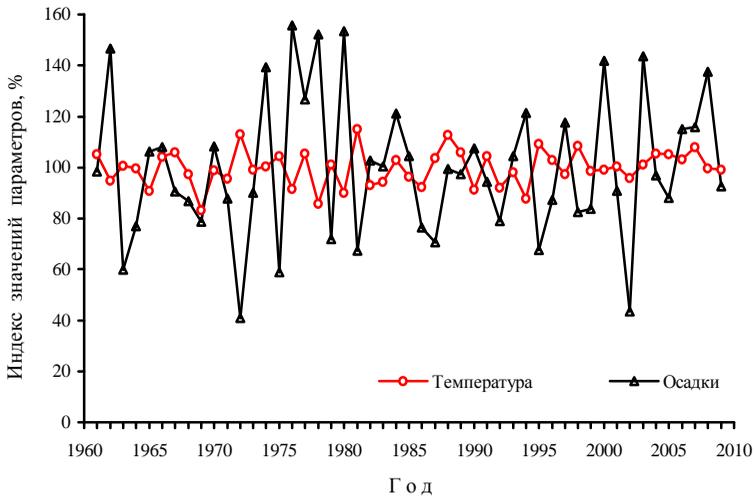


Рис. 4.55. Динамика метеопараметров за 1960-2010 гг. по Республике Марий Эл

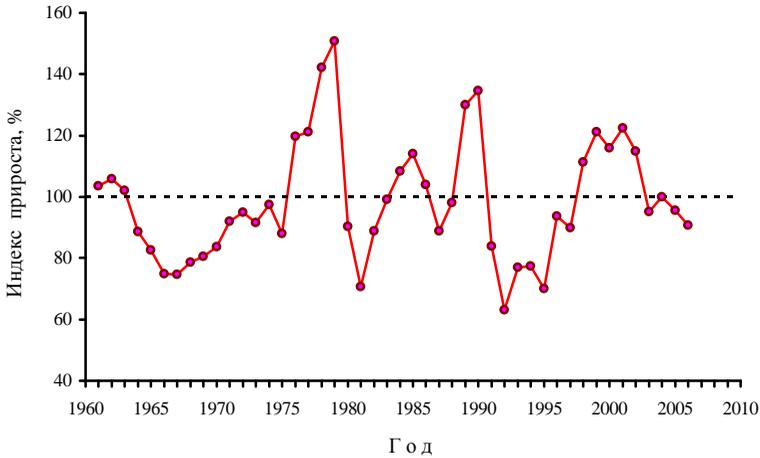


Рис. 4.56. Динамика годичного прироста в высоту древостоя на верховом болоте (пп 33)

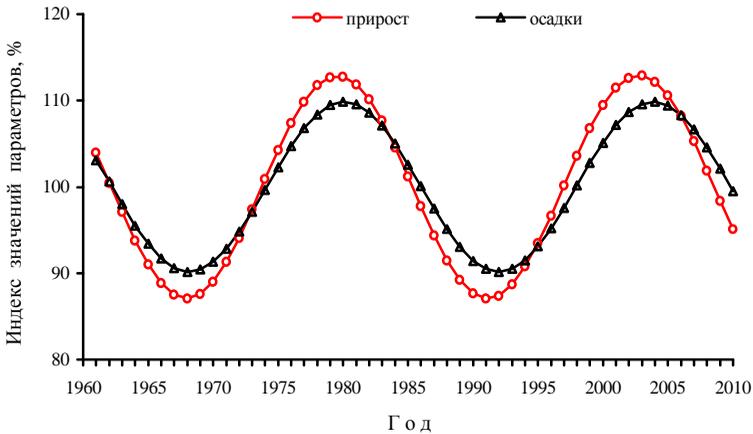


Рис. 4.57. Сложная волновая компонента в рядах динамики индексов годичного прироста деревьев в сосняке сфагновом и суммы осадков за май-август

Следует еще раз вернуться к вопросу о неоднородности ценопопуляций сосны на верховых болотах по характеру изменений годичного прироста деревьев, а значит их различной реакции на колебания условий среды, о чем убедительно свидетельствуют результаты корреляци-

онного анализа столбцов и строк матрицы исходных данных (табл. 4.30, рис. 4.58). Дополнительным свидетельством является также варьирование величины стандартного отклонения годовых приростов, рассчитанной в разрезе каждого года (рис. 4.59). В процессе роста деревьев не остается постоянным и их ранговое положение в древостое (рис. 4.60). Так, ранговое положение дерева № 5 в биогеоценозе на верховом болоте «Илюшкино» в первые годы жизни не было высоким. Лишь с 13-летнего возраста оно вышло в лидеры и продолжает далее оставаться им. Деревья же № 9 и № 11, наоборот, из лидеров постепенно стали уходить в аутсайдеры. Ранговое положение деревьев № 10 и № 14 осталось за все годы практически неизменным.

Таблица 4.30 - Параметры изменчивости значений коэффициентов корреляции между рядами величин годового прироста деревьев сосны в болотных фитоценозах

Шифр пробной площади	Значения статистических показателей						
	N	Mx	min	max	Sx	A	E
А	105	0,370	-0,150	0,738	0,218	-0,278	-0,543
Б	105	0,267	-0,534	0,818	0,305	-0,527	-0,364
В	105	0,737	0,414	0,949	0,128	-0,654	-0,381
Г	45	0,341	-0,360	0,816	0,310	-0,555	-0,684
Д	105	0,323	-0,351	0,799	0,236	-0,395	-0,265
Е	105	0,130	-0,551	0,914	0,382	-0,042	-1,143

Примечание: N – число коэффициентов корреляции в матрице.

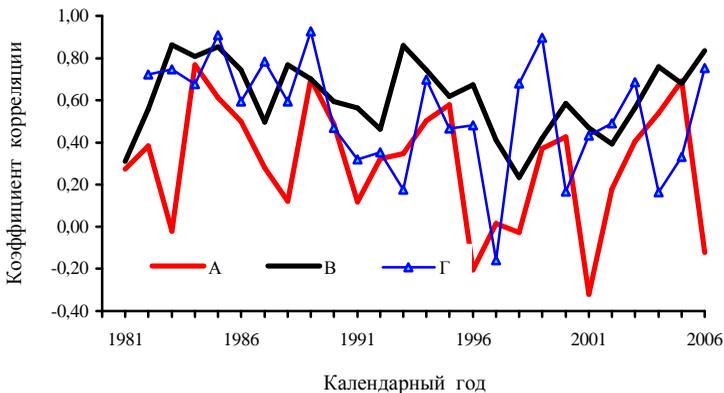


Рис. 4.58. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами годового прироста деревьев смежных лет в болотных биогеоценозах

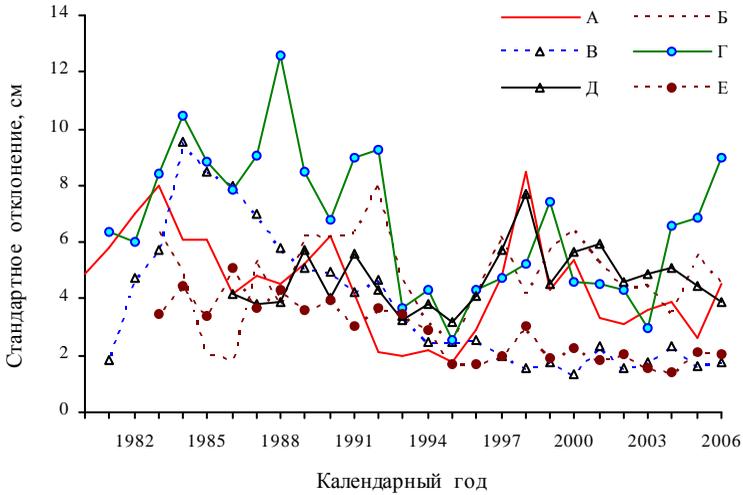


Рис. 4.59. Динамика величины стандартного отклонения годичного прироста деревьев сосны в различных биогеоценозах на верховом болоте «Тетёркино».

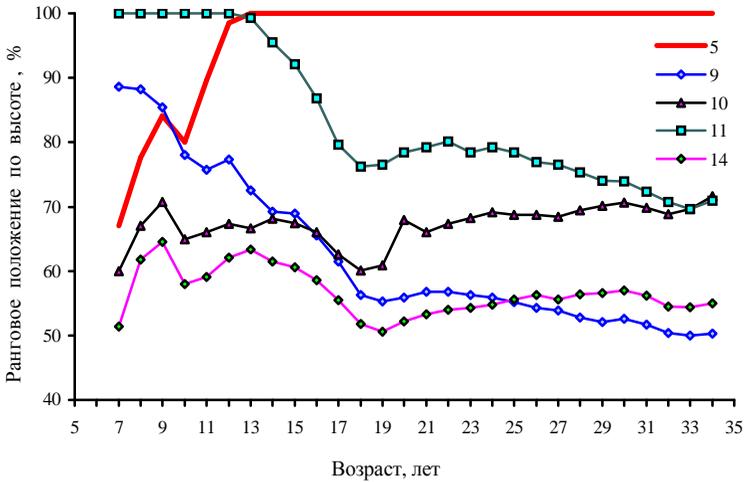


Рис. 4.60. Динамика рангового положения деревьев сосны по их высоте в ценопопуляции на верховом болоте «Илюшкино»

4.5. Закономерности радиального прироста и изменения диаметра деревьев с возрастом

Величина радиального годичного прироста у деревьев сосны варьирует на верховых болотах Марийского Полесья, как показал анализ исходных материалов, в очень больших, но специфичных для каждого биотопа пределах (табл. 4.31), ограниченных линиями возрастных изменений минимального и максимального значений ширины годичных колец (рис. 4.61). **Важно отметить, что деревья сохраняют достаточно высокие потенциальные способности к росту в толщину до возраста 260 лет и более.** Основной вклад в общую дисперсию показателя вносят, как и по величине годичного прироста в высоту, индивидуальные особенности реакции деревьев на флуктуации состояния внешней среды: от 38,5 до 71,8 % в различных биотопах, в то время как доля их возраста и условий среды изменяется от 15,3 до 51,2 % (табл. 4.32). О неоднородности ценопопуляций сосны по характеру роста слагающих их особей свидетельствует также изменчивость значений коэффициентов корреляции между рядами годичного прироста деревьев (табл. 4.33).

В рядах исходных данных, характеризующих динамику ширины годичных колец деревьев, содержится информация о возрастных изменениях показателя, вклад которых в общую его дисперсию можно оценить с помощью регрессионного анализа, проводя подбор соответствующих функций возрастного тренда, адекватность коих количественно отражает величина коэффициента детерминации. Расчеты показали, что форма и степень выраженности возрастного тренда у каждого дерева различны. Так, у 11 деревьев в возрасте старше 200 лет возрастной тренд либо очень слабо выражен, либо вообще отсутствует (рис. 4.62). Только у 3 деревьев из 33 в данной выборке фактор возраста определяет более 70% дисперсии данного параметра. Линии возрастного тренда имеют самые разнообразные формы (рис. 4.63). У 39 % деревьев возрастной тренд лучше всего аппроксимирует обратная экспоненциальная функция Ципфа-Парето вида $Y = K \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m$. У 30 % деревьев он отображается выпуклой куполообразной кривой, которую описывают функции вида $Y = a \cdot X^{(c-1)} \cdot \exp(-b \cdot X^c)$ или $Y = X / (a \cdot X^2 + b \cdot X + c)$, а у 9 % деревьев прямой нисходящей линией. У остальных 20 % деревьев тренд фактически отсутствует.

Таблица 4.31 - Общая изменчивость ширины годичных колец деревьев в биотопах

Название болота	N	Показатели изменчивости ширины годичных колец, мм				
		M_x	min	max	S_x	V, %
Илошкино	7030	0,64	0,05	4,00	0,43	67,2
Безымянное – 45 км	5101	0,55	0,05	3,10	0,38	69,3
Тетёркино	3048	0,86	0,05	4,95	0,77	89,3
Изи куп	2447	0,62	0,05	4,80	0,54	87,1
Кундышское	1563	0,85	0,05	5,50	0,62	73,2
Визимьярское	1784	0,73	0,05	5,25	0,60	82,7
Красный Яр	2121	0,91	0,05	4,50	0,67	73,1
Кошеер, сплавина	612	0,62	0,05	1,90	0,33	52,9
Кошеер, берег	642	0,84	0,10	4,15	0,53	63,0
Безымянное – 30 км	711	1,00	0,10	5,00	0,65	65,1

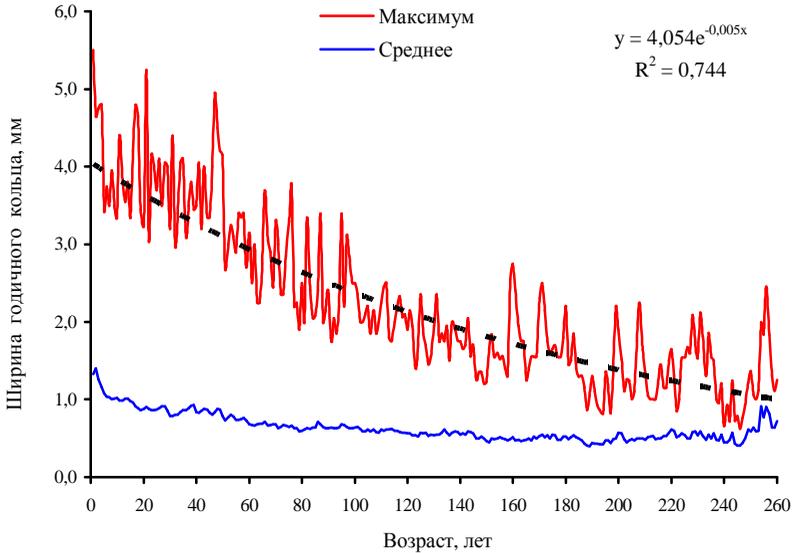


Рис. 4.61. Пределы возрастных изменений ширины годичных колец деревьев сосны

Таблица 4.32 – Оценка доли влияния факторов на дисперсию ширины годичных колец деревьев сосны в различных болотных массивах Марийского Полесья

Название болота	Доля влияния факторов, %		
	Возраста и погоды	Энергии роста деревьев	Особенностей реакции деревьев
Илошкино	15,5	12,7	71,8
Безымянное – 45 км	17,1	20,3	62,6
Тетеркино	51,2	5,9	43,0
Изи куп	39,5	9,3	51,1
Кундышское	39,1	22,4	38,5
Визимьярское	20,9	10,8	68,3
Красный Яр	15,9	20,2	63,8
Кошеер, сплавина	15,3	33,9	50,7
Кошеер, берег	22,2	25,7	52,1
Безымянное – 30 км	20,0	11,7	68,2

Таблица 4.33 - Параметры изменчивости значений коэффициентов корреляции между рядами величин годового радиального прироста деревьев сосны на болотах

Название болота	Значения статистических показателей						
	N	Mx	min	max	Sx	A	E
Илошкино	496	0,152	-0,531	0,867	0,278	0,074	-0,503
Безымянное – 45 км	253	0,183	-0,449	0,789	0,258	-0,062	-0,572
Тетеркино	190	0,541	0,019	0,923	0,192	-0,358	-0,554
Изи куп	190	0,467	-0,171	0,904	0,223	-0,254	-0,393
Кундышское	36	0,358	-0,146	0,757	0,197	-0,267	0,383
Визимьярское	45	0,177	-0,125	0,641	0,184	0,585	-0,309
Красный Яр	91	0,225	-0,546	0,770	0,299	-0,840	0,259
Кошеер, сплавина	36	0,134	-0,489	0,622	0,304	-0,349	-0,672
Кошеер, берег	55	0,220	-0,301	0,822	0,335	0,166	-1,248
Безымянное – 30 км	45	0,151	-0,254	0,627	0,216	0,084	-0,717

Примечание: N – число коэффициентов корреляции в матрице.

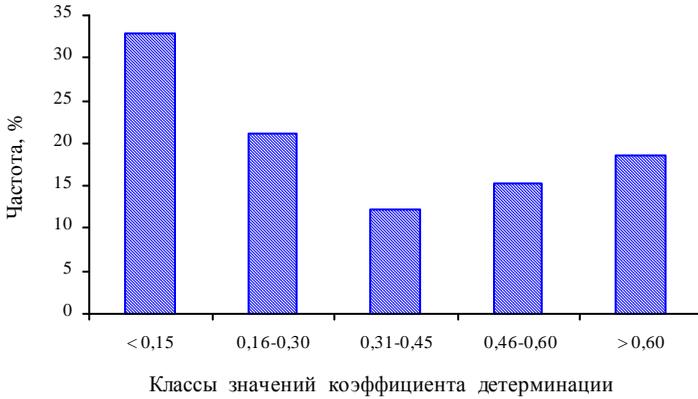


Рис. 4.62. Встречаемость деревьев с различными значениями коэффициента детерминации функции возрастного тренда ширины годичного кольца.

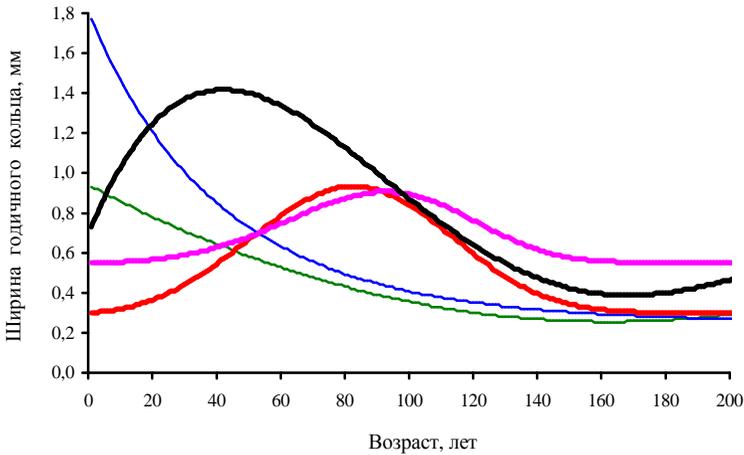


Рис. 4.63. Вариабельность линий возрастного тренда ширины годичных колец наиболее старых деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья.

Для оценки реакции дендроценозов на изменение условий среды целесообразнее рассматривать, как уже отмечалось, не ряды абсолютной величину годичного прироста, а индексов прироста. По характеру изменения показателя древостои разных болотных систем существенно различаются между собой (рис. 4.64), что свидетельствует как о наличии

внутренних автоколебаний, так и о специфичности реакций ценозов на действие внешних факторов. Расчеты показали, что коэффициент корреляции между рядами значений индексов изменяется от $-0,094$ до $+0,735$ (табл. 4.34).

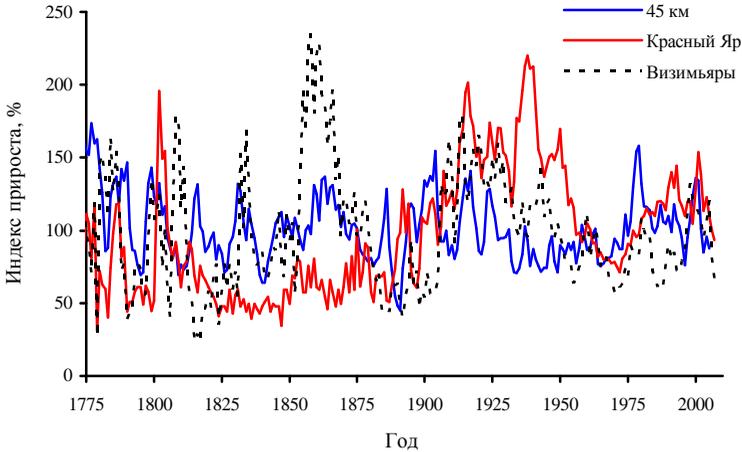


Рис. 4.64. Динамика индексов радиального прироста древостоев в различных фациях

Таблица 4.34 – Матрица коэффициентов парной корреляции между рядами индексов годичного радиального прироста древостоев сосны на верховых болотах

Название болота	Значения коэффициентов корреляции между болотами						
	1	2	3	4	5	6	7
1. Илюшкино	1,000						
2. Безымянное – 45 км	0,457	1,000					
3. Тетеркино	0,735	0,297	1,000				
4. Изи куп	0,445	0,628	0,362	1,000			
5. Кундышское	0,606	0,460	0,590	0,378	1,000		
6. Визимьярское	0,205	0,202	0,455	0,431	0,205	1,000	
7. Красный Яр	0,560	-0,094	0,600	-0,019	0,347	0,078	1,000

В рядах индексов прироста древостоев четко выделяются определенные ритмы, особенно длинноволновая компонента. Регрессионный анализ, проведенный по усредненному временному ряду индексов, позволил уточнить значения периодов гармоник и оценить их вес. Слож-

ная волновая функция, состоящая из четырех наиболее весомых гармоник (рис. 4.65), вклад которых в общую дисперсию показателя составил 43,4 %, описана следующим уравнением регрессии:

$$Y = 7,6 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot X / 113,3 + 0,366) + 12,4 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot X / 64,5 + 4,469) + \\ + 7,6 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot X / 43,8 - 0,575) - 8,9 \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot X / 14,0 - 2,057) + 100$$

где Y – величина индекса годового радиального прироста деревьев, %;
 X – условная дата ($X = t - 1760$, где t – календарный год).

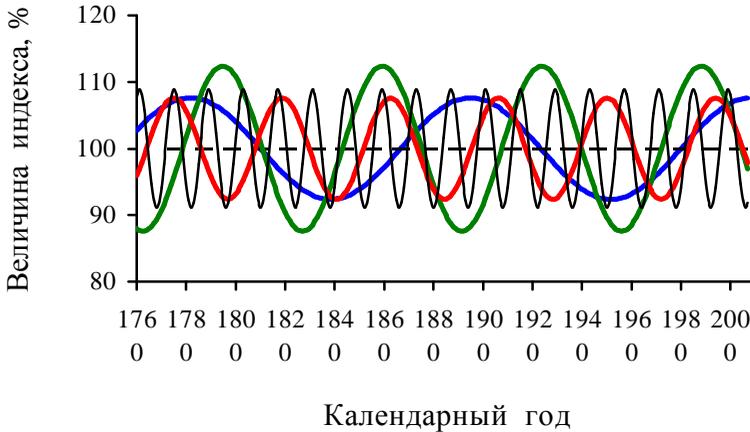


Рис. 4.65. Волновые компоненты в генерализованном временном ряду индексов годового прироста древостоев сосны на верховых болотах Марийского Полесья.

Генезис волновых компонент, взаимное наложение которых обуславливает сложный квазипериодический характер динамики индексов прироста (рис. 4.66), является не вполне ясным, однако он однозначно не связан с флуктуациями климата, а определяется действием иных факторов, к числу которых относятся, в частности, лесные пожары, пыльные бури, извержения вулканов и метеорные «дожди», вызывающие повышение концентрации атмосферной пыли, являющейся основным источником поступления элементов минерального питания растений на верховые болота (Пьявченко, Сибирева, 1959; Пьявченко, 1976; Шатилов и др., 1977). Большое влияние на концентрацию атмосферной пыли оказывает в настоящее время техногенная деятельность человека. Колебания метеопараметров оказывают на изменение запаса питатель-

ных веществ в болотных почвах лишь некоторое модифицирующее воздействие. Каждый биогеоценоз на верховом болоте является достаточно автономной саморегулирующейся динамической системой, ценопопуляции сосны в которой имеют свои специфические особенности роста в зависимости от времени восстановления запасов питательных веществ в почве, определяемых составом торфа, уровнем залегания грунтовых вод и режимом их проточности, а также возрастом и густотой древостоя. Причинами вариабельности обобщенных значений является не только специфичность болотных массивов, но и гетерогенность ценопопуляций деревьев (табл. 4.35), обуславливающая высокую изменчивость значений индексов годовичного радиального прироста у деревьев, которая значительно больше, чем у индексов годовичного прироста в высоту. Следует также отметить, что динамика индексов годовичного радиального прироста и индексов прироста в высоту у древостоев не сопряжены тесно друг с другом (величина коэффициента корреляции между рядами их значений составляет всего 0,320), особенно в начальный период роста, а имеют различный характер (рис. 4.67 и 4.68), отражая специфику перераспределения потоков питательных веществ между органами растений и прирост биомассы.

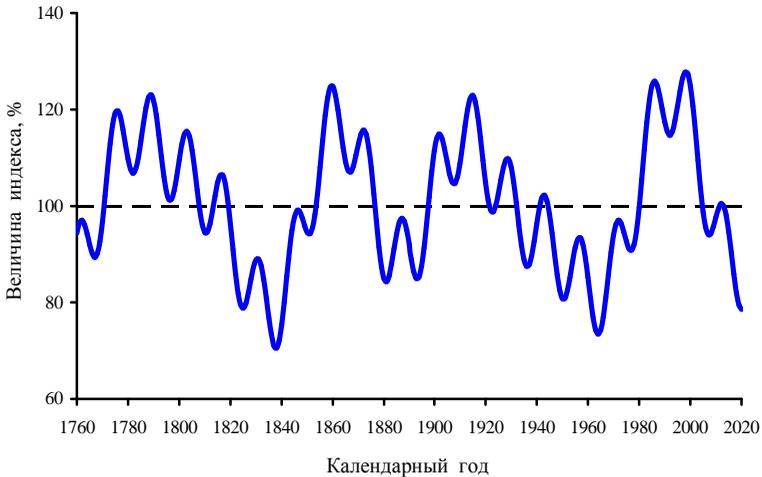


Рис. 4.66. Генерализованный модельный ряд индексов годовичного прироста древостоев сосны на верховых болотах Марийского Полесья.

Таблица 4.35 – Закономерности изменчивости значений индексов ширины годичных колец у наиболее старых деревьев сосны на верховых болотах Марийского Полесья и коэффициентов корреляции между рядами индексов

Параметр	Значения статистических показателей						
	N	Mx	min	max	Sx	A	E
Индекс прироста	7576	100,1	8,9	476,7	48,6	1,475	4,523
Коэффициент корреляции	528	0,160	-0,311	0,686	0,180	0,086	-0,229

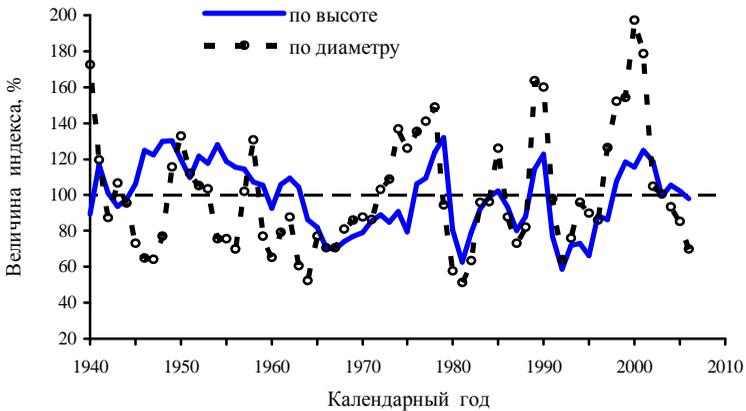


Рис. 4.67. Динамика индексов годичного прироста по высоте и диаметру древостоя сосны на верховом болоте «Илюшкино» (пп 33).

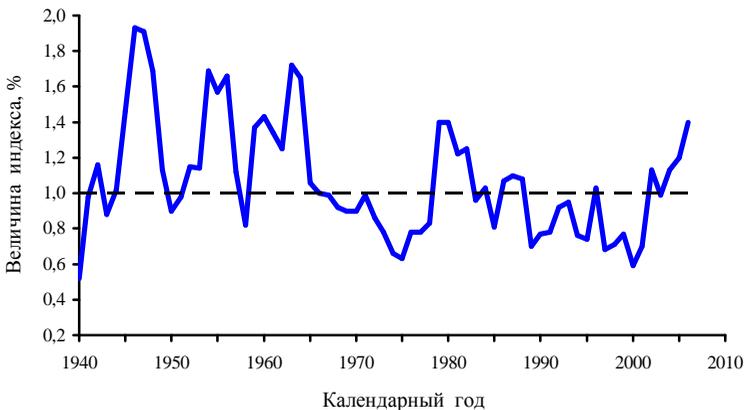


Рис. 4.68. Динамика отношения индекса годичного прироста по высоте к индексу прироста по диаметру у древостоя сосны на верховом болоте «Илюшкино» (пп 33)

При таком непостоянстве текущего годового прироста деревьев на верховых болотах и зависимости его от большого числа невыясненных факторов трудно ожидать получения достаточно точных математических моделей возрастных изменений среднего диаметра деревьев в ценопопуляциях. Расчеты, проведенные по материалам таксационных описаний насаждений, показали однако, что коэффициенты детерминации уравнений, описывающих динамику этого параметра, довольно высоки, а константы уравнений закономерно изменяются по классам бонитета и породам (табл. 4.36). Так, параметр **К**, характеризующий предельный диаметр деревьев, закономерно снижается от высших классов бонитета к низшим. У сосны его значения во всех случаях выше, чем у березы. Значение параметра **а**, характеризующего сопротивление среды для роста деревьев, наоборот возрастает. У сосны оно всегда ниже, чем у березы, что свидетельствует о лучших условиях роста на верховых болотах для первой из пород деревьев. Данные математические модели, таким образом, адекватно отображают реальное состояние объекта исследования и вполне пригодны для практического использования.

Таблица 4.36 - Параметры математической модели динамики среднего диаметра деревьев в насаждениях на верховых болотах в ТЛУ А₅

Класс бонитета	Объем выборки	Значения параметров модели $Y = K \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (t - c) / 100]\}$			
		К	а	с	R ²
<i>Деревья сосны, см</i>					
III	84	43,3	0,859	5	0,952
IV	820	34,6	0,999	7	0,926
V	1606	27,2	1,188	9	0,934
V ^а	298	26,5	1,018	11	0,810
<i>Деревья березы, см</i>					
III	77	25,5	1,682	5	0,861
IV	575	22,6	1,647	7	0,826
V	793	16,0	2,385	9	0,887

Резюмируя изложенное, можно сказать, что ценопопуляции сосны в болотных биогеоценозах по характеру роста слагающих их деревьев не являются однородными, представляя собой частично упорядоченную совокупность особей, слабо и неодинаково реагирующих на флуктуации климата. Для этой совокупности деревьев можно более или менее уверенно определить лишь вероятные границы возрастных изменений вы-

соты, диаметра и текущего годовичного прироста, но нельзя прогнозировать динамику параметров каждой отдельной особи из-за стохастичности их развития. Гетерогенность ценопопуляций, выявленная многими исследователями (Синская, 1948; Маслаков, 1984; Демаков, 2000, 2001), является одним из проявлений феномена биологического разнообразия, которое служит как материалом эволюции, так и фактором ее стабилизации, потенциальным источником движения и прогресса, определяющим направление и темпы развития популяций, экосистем и биосферы (Северцов, 1990). Неоднородность ценопопуляций, т.е. наличие в них определенного хаоса, способствует поддержанию гомеостаза в биогеоценозе благодаря нивелированию годовичного прироста биомассы и повышению эффективности использования индивидуумами энергетических и материальных ресурсов среды, которые всегда ограничены. Рассматривать обобщенный ряд приростов деревьев, как это обычно делается в дендроклиматохронологии, не имеет смысла, так как это приводит к потере или искажению фактической информации о ходе реальных природных процессов.

4.6. Закономерности изменения запаса и фитомассы древостоя

Запас стволовой древесины, характеризующий реализованную продуктивность древостоев, изменяется на верховых болотах Марийского Полесья под действием различных факторов в очень больших пределах (табл. 4.37). Установлено, что к возрасту 100-120 лет величина древесного запаса достигает максимума, после чего либо стабилизируется, либо даже снижается, что особенно резко проявляется в древостоях III-IV классов бонитета. По данным таксационных описаний насаждений подобраны математические модели, адекватно отображающие возрастную динамику наличного и нормированного запаса древесины в древостоях различных классов бонитета (табл. 4.38, 4.39). Анализ полученных моделей показывает, что потенциальная продуктивность реализуется древостоями всего лишь на 40-60%; даже максимальная величина наличного запаса не превышает 85% биологического предела для лесорастительных условий верховых болот. Текущий годовичный прирост запаса древостоев наивысших значений достигает в возрасте от 35 до 50 лет (рис. 4.69), после чего медленно снижается. Особенно значительные изменения величины годовичного прироста происходят у древостоев III класса бонитета.

Таблица 4.37 – Пределы возрастных изменений наличного запаса стволовой древесины в древостоях различных классов бонитета на болотах Марийского Полесья

Класс возраста, лет	Величина запаса стволовой древесины по классам бонитета, м ³ /га			
	III	IV	V	V ^a
До 20	26 (10-40)	19 (10-60)	15 (8-50)	12 (10-15)
21-40	50 (20-100)	48 (10-100)	31 (10-80)	26 (10-40)
41-60	123 (70-160)	76 (30-130)	51 (20-80)	35 (20-70)
61-80	160 (150-170)	106 (40-150)	70 (40-110)	45 (20-80)
81-100	172 (150-200)	148 (70-200)	96 (40-170)	56 (30-110)
101-120	160 (150-170)	168 (80-230)	115 (40-170)	69 (40-160)
121-140	180 (160-220)	159 (100-250)	118 (50-190)	76 (50-110)
141-160	155 (110-200)	148 (100-170)	121 (50-200)	85 (70-110)

Таблица 4.38 - Параметры математической модели динамики запаса стволовой древесины в насаждениях на верховых болотах Марийского Полесья

Класс бонитета	Объем выборки	Значения параметров модели $V = K \cdot [1 - \exp(-a \cdot t / 100)]^b$			
		K	a	b	R ²
<i>Средняя величина наличного запаса</i>					
III	91	169,8	6,810	8,797	0,952
IV	858	170,8	2,596	2,170	0,926
V	1686	148,0	1,573	1,655	0,934
V ^a	300	121,0	0,801	1,083	0,810
V ^b	14	89,0	0,575	0,908	0,480
<i>Максимальная величина наличного запаса</i>					
III	9	205,8	3,041	1,272	0,971
IV	9	237,2	1,611	0,855	0,895
V	9	220,0	1,306	0,986	0,941
V ^a	9	129,2	2,912	2,199	0,883
<i>Величина запаса стволовой древесины при полноте 1,0 (нормированный запас)</i>					
III	91	368,5	2,583	2,371	0,941
IV	858	385,0	1,438	1,784	0,948
V	1686	257,8	1,797	2,138	0,986
V ^a	300	220,0	1,128	1,571	0,679
V ^b	14	150,0	1,395	1,941	0,554

Таблица 4.39 – Динамика нормированного запаса стволовой древесины в древостоях различных классов бонитета на верховых болотах Марийского Полесья

Возраст, лет	Величина запаса по классам бонитета, м ³ / га				
	III	IV	V	V ^a	V ^б
0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5	2,5	3,3	1,4	2,3	0,8
10	11,0	10,7	5,4	6,5	2,9
15	24,9	20,7	11,8	11,8	5,9
20	42,8	32,4	19,9	17,8	9,7
25	63,3	45,5	29,3	24,3	14,0
30	85,2	59,3	39,7	31,0	18,7
35	107,6	73,6	50,6	37,9	23,7
40	129,9	88,1	61,8	44,8	28,8
45	151,4	102,6	73,1	51,8	34,1
50	172,0	116,9	84,3	58,7	39,4
60	209,3	144,8	106,0	72,1	49,9
70	241,0	171,0	126,1	85,0	59,9
80	267,3	195,3	144,4	97,2	69,4
90	288,7	217,4	160,7	108,5	78,2
100	305,9	237,4	175,0	119,0	86,3
110	319,5	255,3	187,4	128,7	93,6
120	330,3	271,3	198,2	137,6	100,2
130	338,8	285,6	207,4	145,7	106,2
140	345,4	298,1	215,3	153,1	111,5
150	350,6	309,2	222,0	159,8	116,2
160	354,6	318,9	227,7	165,9	120,3
170	357,8	327,4	232,5	171,4	124,0
180	360,2	334,9	236,6	176,4	127,3
190	362,1	341,4	240,0	180,8	130,1
200	363,5	347,1	242,9	184,9	132,6
210	364,7	352,1	245,3	188,5	134,8
220	365,5	356,4	247,3	191,8	136,8

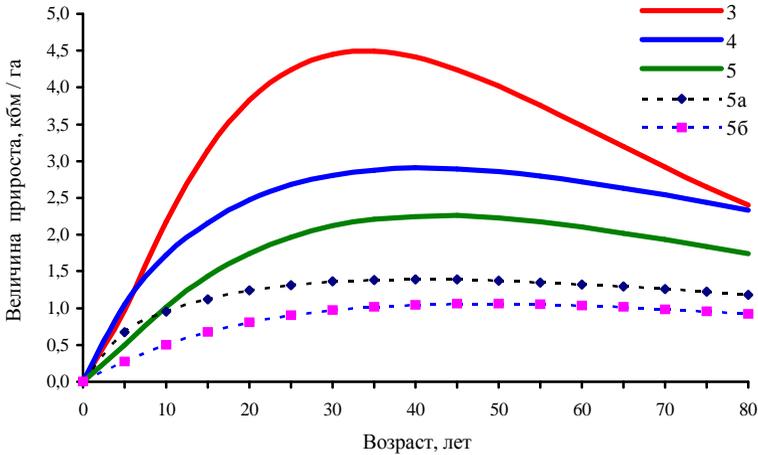


Рис. 4.69. Динамика текущего годичного прироста запаса стволовой древесины в сомкнутых насаждениях разных классов бонитета на верховых болотах Марийского Полесья

Оценивать степень реализации древостоем своей потенциальной продуктивности через отношение наличного и нормированного запаса часто бывает довольно сложно из-за некоторой неопределенности последнего из показателей, связанного с оценкой возраста. Для вычисления нормированного запаса, в связи с этим, целесообразно использовать не возрастную шкалу, а высотную, позволяющую повысить как точность, так и объективность оценок. Расчеты, проведенные нами по данным таксационных описаний насаждений, показали, что наилучшим образом для описания связи между нормированным запасом и средней высотой древостоев подходит степенная функция $M = a \cdot H^b$, параметры которой приведены в табл. 4.40. Логичным было бы предположение о независимости параметров данной функции от класса бонитета древостоев, однако на деле оно не подтвердилось. Причиной этому являются, на наш взгляд, различия между классами бонитета в процессе формирования стволов деревьев. Расчеты дополнительно показали, что определенное негативное влияние на накопление древостоями запаса стволовой древесины оказывает примесь в них березы (табл. 4.41), условия для роста которой на верховых болотах, как было показано в предыдущих разделах, значительно хуже, чем для сосны.

Таблица 4.40 - Параметры математической модели зависимости нормированного запаса стволовой древесины от средней высоты древостоя

Класс бонитета	Объем выборки	Значения параметров модели $M = a \cdot H^b$		
		a	b	R ²
III	91	2,998	1,514	0,956
IV	858	4,218	1,405	0,969
V	1686	4,399	1,104	0,994
V ^a	300	6,656	1,223	0,796
V ^б	14	11,293	0,988	0,774

Таблица 4.41 - Параметры математической модели зависимости запаса стволовой древесины от средней высоты древостоя и доли участия березы

Класс бонитета	Объем выборки	Значения параметров модели $M = a \cdot H^b \cdot \exp(-c \cdot B)$			
		a	b	c	R ²
III	83	4,587	1,399	0,513	0,968
IV	858	3,525	1,306	0,203	0,893

Математические модели динамики запаса стволовой древесины, среднего диаметра и высоты деревьев в сосняках сфагновых позволяют провести расчет общей фитомассы древостоя (табл. 4.42), используя разработанные исследователями (Замолотчиков, Уткин, Коровин, 1998, 2005) так называемые конверсионно-объемные коэффициенты. Анализ результатов расчета показал, что для поддержания наивысшей биологической продуктивности древостоев и **обеспечения максимума депонирования углерода** их необходимо вырубать в возрасте 50-60 лет. По мере дальнейшего увеличения возраста древостоев происходит снижение продукционного процесса и связанной с ним транспирации влаги, что приводит к неуклонному увеличению степени заболоченности площадей и неизбежному вступлению биогеоценозов в дистрофную стадию развития. Это не оправданно ни с хозяйственной, ни с экологической позиций.

Таблица 4.42 - Параметры математической модели $M = K \cdot \{1 - \exp[-(t/a)^b]\}$ динамики фитомассы древостоя (т/га) на верховых болотах Марийского Полесья

Параметр модели	Значения показателей по классам бонитета				
	III	IV	V	V ^a	V ^б
K	106,3	107,3	98,3	69,5	49,0
a	36,27	54,04	86,21	93,71	104,4
b	1,886	1,229	1,051	1,000	1,000

4.7. Структура и продуктивность травяно-кустарничкового яруса

Важным компонентом лесоболотных фитоценозов является подпоговая растительность, продуктивность которой в сосняках сфагновых лесной зоны Евразии изменяется, по данным В.А. Усольцева (2002), в довольно больших пределах, составляя в абсолютно сухом состоянии 0,6...16,7 т/га. Значение этого показателя, исходя из представленного автором табличного материала, слабо зависит как от возраста (рис. 4.70), так и от производительности древостоев (рис. 4.71). Целью наших исследований являлось выяснение пределов и факторов изменчивости продуктивности, а также структурной организации травяно-кустарничкового яруса на верховых болотах Марийского Полесья.

В состав травяно-кустарничкового яруса на объектах наших исследований входит 15 видов (табл. 4.42). Наиболее высокую встречаемость, приближающуюся к 100%, имеют два вида: мирт болотный *Chamaedaphne caljculata* L. и багульник болотный *Ledum palustre* L., а наименьшую – черника *Vaccinium myrtillus* L., которая обнаружена только на одной пробной площади. Встречаемость подбела *Andromeda polifolia* L. и голубики *Vaccinium uliginosum* L. очень изменчива (от 7 до 80%). Присутствие клюквы болотной *Vaccinium oxococcus* L. везде довольно высокое, однако проективное покрытие ею почвы, вследствие сильного угнетения более крупными кустарничками, крайне низкое. В среднем на 1 м² поверхности почвы встречается 3-4 вида кустарничков. Довольно редко встречаются черника, брусника, осоки и даже марьянник луговой. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса изменяется от 12,4 до 73,0%.

Доминирующим видом, определяющим аспект фитоценозов, является мирт болотный (табл. 4.43). Надземная фитомасса этого кустарничка сильно изменяется как в пределах одного биотопа, достигая на отдельных площадках в воздушно-сухом состоянии 231 г/м², так и между ними (табл. 4.44). Из общей величины дисперсии показателя 62,4% приходится на внутрипробную, 28,3% на межпробную и 9,3% на случайные факторы. Наиболее высока фитомасса кустарничка на пп 17-1 (болото Изи куп), которая составляет в среднем 108,42 г/м² (1,08 т/га). Внутрипробная изменчивость показателя здесь самая низкая. Самая же малая фитомасса отмечена на пп 48-1, расположенной на болоте «Илюшкино». Внутрипробная её изменчивость здесь, наоборот, самая высокая. Различия между отметками этих биотопов достигают 380% и статистически являются достоверными ($t = 5,31$ при $t_{0,05} = 2,05$). Достоверно отличает-

ся среднее значение фитомассы мирта на пп 48-1 и от отметок других биотопов. Различия же показателя на пп 3-1, 17-1 и 34-4 статистически между собой не различаются.

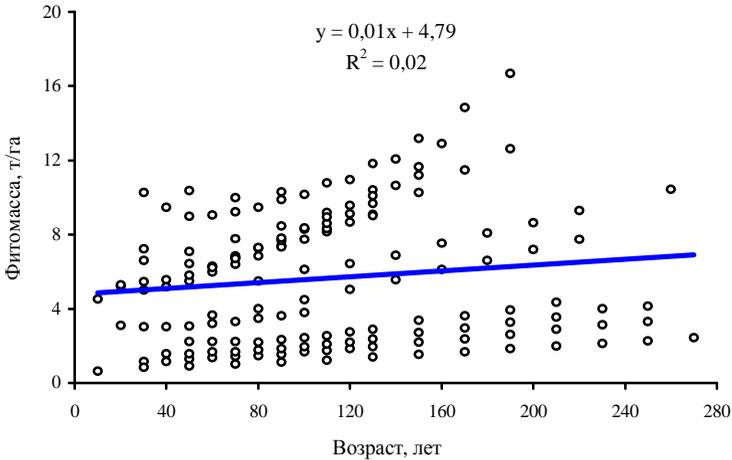


Рис. 4.70. Характер изменения фитомассы подполовой растительности с возрастом древостоя в сосняках сфагновых лесной зоны Евразии

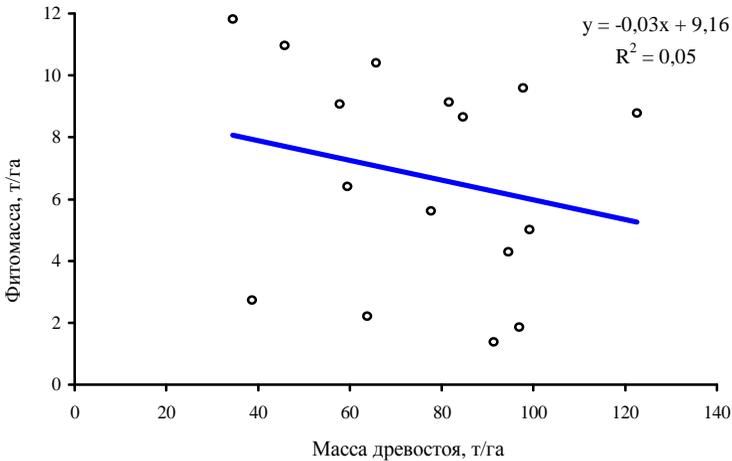


Рис. 4.71. Характер связи фитомассы подполовой растительности с производительностью древостоев в возрасте 120 лет в сосняках сфагновых лесной зоны Евразии

Таблица 4.42 - Структура травяно-кустарничкового покрова в древостоях на верховых болотах Марийского Полесья

№№ п/п	Название вида латинское	Индекс присутствия, %	Встречаемость, %				Проективное покрытие, %			
			M _x	min	max	S _x	M _x	min	max	S _x
1	<i>Chamaedaphne calyculata Moench.</i>	100	74,9	30	100	25,6	10,2	0,3	35,5	10,9
2	<i>Ledum palustre L.</i>	89	69,3	0	100	36,3	7,7	0,0	34,3	8,9
3	<i>Andromeda polifolia L.</i>	50	18,9	0	100	27,2	0,7	0,0	6,5	1,6
4	<i>Oxycoccus palustris Pers.</i>	94	81,4	0	100	27,5	6,8	0,0	17,6	6,0
5	<i>Vaccinium uliginosum L.</i>	56	29,8	0	80	31,5	5,0	0,0	20,7	6,5
6	<i>Vaccinium myrtillus L.</i>	28	7,9	0	70	17,7	0,7	0,0	9,0	2,2
7	<i>Vaccinium vitis-idaea L.</i>	22	3,1	0	20	6,7	0,2	0,0	3,2	0,8
8	<i>Salix myrtilloides L.</i>	6	1,1	0	20	4,7	0,0	0,0	0,4	0,1
9	<i>Eriophorum vaginatum L.</i>	100	91,1	30	100	20,8	10,9	0,7	33,0	11,3
10	<i>Drosera rotundifolia L.</i>	6	0,6	0	10	2,4	0,0	0,0	0,1	0,0
11	<i>Carex lasiocarpa Ehrh.</i>	6	5,6	0	100	23,6	2,3	0,0	40,8	9,6
12	<i>Carex vaginata Tausch</i>	11	4,4	0	70	16,5	0,2	0,0	2,7	0,6
13	<i>Carex omskiana Meinsh.</i>	6	3,9	0	70	16,5	0,1	0,0	2,3	0,5
14	<i>Carex pilosa Scop.</i>	6	5,6	0	100	23,6	2,1	0,0	38,0	9,0
15	<i>Melampyrum pratense L.</i>	6	2,8	0	50	11,8	0,2	0,0	2,9	0,7
	Общее проективное покрытие						46,6	12,4	73,0	16,0

Таблица 4.43 - Встречаемость кустарничков на болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Встречаемость различных видов кустарничков, %						ВН*
	Мирт болотный	Багульник	Голубика	Подбел	Черника	Клюква	
3-1	100	93	7	60	33	67	3,60
17-1	100	93	67	80	0	53	3,93
34-4	100	100	47	47	0	60	3,54
48-1	93	93	80	7	7	40	3,20
В среднем	98,3	94,8	50,3	48,5	10,0	55,0	3,57

Примечание: ВН – видовая насыщенность кустарничков, соответствующая среднему числу видов, приходящемуся на 1 м².

Таблица 4.44 - Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части мирта болотного на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Значения статистических показателей*							
	M _x	min	max	размах	S _x	m _x	V, %	p, %
<i>Общая фитомасса, г/м²</i>								
3-1	78,48	17,08	230,82	213,74	60,55	15,63	77,2	19,9
17-1	108,42	6,39	207,14	200,75	52,55	13,57	48,5	12,5
34-4	76,14	12,29	149,90	137,61	42,94	11,09	56,4	14,6
48-1	28,50	0,00	102,60	102,60	25,25	6,52	88,6	22,9
<i>Стебли, г/м²</i>								
3-1	66,56	13,33	215,57	202,24	55,51	14,33	83,4	21,5
17-1	74,26	4,39	164,45	160,06	38,53	9,95	51,9	13,4
34-4	51,54	7,92	112,29	104,37	31,39	8,11	60,9	15,7
48-1	20,22	0,00	80,35	80,35	19,40	5,01	96,0	24,8
<i>Листья, г/м²</i>								
3-1	11,91	3,75	24,41	20,66	7,33	1,89	61,5	15,9
17-1	34,16	2,00	57,59	55,59	15,99	4,13	46,8	12,1
34-4	24,60	4,37	52,08	47,71	12,94	3,34	52,6	13,6
48-1	8,28	0,00	22,25	22,25	6,44	1,66	77,7	20,1
<i>Доля листовой массы, %</i>								
3-1	17,59	6,61	30,52	23,91	5,64	1,46	32,1	8,3
17-1	31,74	20,61	35,76	15,15	4,13	1,07	13,0	3,4
34-4	33,54	25,09	42,94	17,85	5,09	1,32	15,2	3,9
48-1	32,71	15,64	60,53	44,89	10,96	2,93	33,5	9,0

Сравнение полученных нами результатов с литературными данными показало, что фитомасса мирта на верховых болотах Марийского Полесья в целом ниже, чем в других регионах. Так, на болотах Подмосковья она составляет в воздушно-сухом состоянии 130-132 г/м² (Баландина, Мусина, 1990), а Западной Сибири – 139-186 г/м² (Храмов, Валуцкий, 1977). Наибольшая доля в общей надземной фитомассе приходится у мирта на стебли. Доля листьев, которая служит индикатором жизнеспособности и онтогенетического состояния кустарничков, составляет от 17,6 до 33,5%. Наиболее молоды и жизнеспособны, исходя из этого, популяции мирта на болоте «Илюшкино (пп 34-4 48-1), а более стары и наименее жизнеспособны – на болоте «Безымянное» (пп 3-1), где грунтовые воды залегают глубже, чем в других биотопах. Вариабельность величины этого показателя в пределах биотопов изменяется от слабой до средней ($V = 13,0 \dots 33,5\%$). Установлено, что значение как общей величины фитомассы кустарничка, так и отдельных его фракций изменяется обратно пропорционально толщине торфяной залежи, запасу и полноте древостоя.

Изменчивость надземной фитомассы багульника болотного, которая достигает на отдельных площадках в воздушно-сухом состоянии 191,7 г/м², еще более значительна (табл. 4.45). Из общей величины дисперсии показателя 53,3% приходится на внутривидовую, 23,4% - на межвидовую и 23,3% - на случайные факторы. Наиболее высокие и низкие значения фитомассы кустарничка, составляющие соответственно 60,73 и 11,62 г/м², отмечаются в тех же биотопах, как у мирта болотного. Различия между отметками этих биотопов достигают значительно больших величин (523%) и статистически являются достоверными. Достоверно отличается среднее значение фитомассы мирта на пп 48-1 и от отметок других биотопов. Сделать сравнения полученных нами результатов по фитомассе багульника с литературными данными не удалось, так как в них приведены сведения лишь о сырой массе годичных побегов, используемых в качестве лекарственного сырья. Эта величина в различных биотопах изменяется от 82,2 до 158,9 г/м² (Крылова, Прокошева, 1995), что несомненно выше, чем на верховых болотах Марийского Полесья. Наибольшая доля в общей надземной фитомассе кустарничка приходится, как и у мирта, на стебли, однако доля листьев у багульника более весома (на нее приходится от 19,1 до 46,5%). Наиболее молоды и жизнеспособны популяции багульника, так же как и у мирта, на болоте «Илюшкино (пп 34-4, 48-1), а более стары и слабы – на болоте «Безымянное» (пп 3-1). Значение фитомассы данного кустарничка, как и у

мирта, изменяется обратно пропорционально толщине торфяной залежи, запасу и полноте древостоя, хотя в изменении значений этих двух видов на учетных площадках сопряженности практически не отмечается ($r = 0,32$).

Таблица 4.45 - Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части багульника

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V, %	p, %
<i>Общая фитомасса, г/м²</i>								
3-1	32,86	0,00	81,82	81,82	28,43	7,34	86,5	22,3
17-1	60,73	0,00	191,70	191,70	57,90	14,95	95,3	24,6
34-4	24,50	2,93	62,05	59,12	15,92	4,11	65,0	16,8
48-1	11,62	0,00	39,52	39,52	12,10	3,12	104,2	26,9
<i>Стебли, г/м²</i>								
3-1	26,44	0,00	64,02	64,02	23,02	5,94	87,1	22,5
17-1	37,51	0,00	124,93	124,93	37,38	9,65	99,7	25,7
34-4	13,67	1,54	42,76	41,22	10,35	2,67	75,7	19,5
48-1	7,68	0,00	25,22	25,22	8,54	2,20	111,1	28,7
<i>Листья, г/м²</i>								
3-1	6,42	0,00	18,07	18,07	5,79	1,49	90,2	23,3
17-1	23,23	0,00	66,77	66,77	20,89	5,39	89,9	23,2
34-4	10,83	1,39	23,69	22,30	6,18	1,60	57,1	14,7
48-1	3,94	0,00	14,30	14,30	3,88	1,00	98,5	25,4
<i>Доля листовой массы, %</i>								
3-1	19,14	3,17	27,86	24,69	7,03	1,88	36,7	9,8
17-1	38,51	9,29	48,22	38,93	10,01	2,68	26,0	6,9
34-4	46,51	31,09	57,43	26,34	7,03	1,82	15,1	3,9
48-1	40,98	20,31	69,23	48,93	14,61	1,37	35,6	3,3

Довольно широко распространена на верховых болотах Марийского Полесья голубика, изменчивость надземной фитомассы которой еще более значительна (табл. 4.46). Наиболее высокие и самые низкие значения её фитомассы, составляющие соответственно 67,06 и 3,92 г/м², отмечаются совсем в других биотопах, нежели у двух предыдущих кустарничков. Различия между отметками двух крайних биотопов достигают значительно больших величин (17,1 раза). Наибольшая доля в об-

щей надземной фитомассе кустарничка приходится, как и у двух предыдущих кустарников, на стебли, однако доля листьев у голубики менее весома (на нее приходится от 11,8 до 33,7%). Наиболее молоды и жизнеспособны её популяции на болоте «Изи куп» (пп 17-1), а более стары и слабы – на болоте «Безымянное» (пп 3-1).

Таблица 4.46 - Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части голубики

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V, %	p, %
<i>Общая фитомасса, г/м²</i>								
3-1	3,92	0,00	58,85	58,85	15,20	3,92	387,3	100,0
17-1	52,85	0,00	238,80	238,80	68,01	17,56	128,7	33,2
34-4	10,60	0,00	58,41	58,41	19,80	5,11	186,8	48,2
48-1	67,06	0,00	166,92	166,92	63,24	16,33	94,3	24,4
<i>Стебли, г/м²</i>								
3-1	3,46	0,00	51,90	51,90	13,40	3,46	387,3	100,0
17-1	36,05	0,00	170,69	170,69	47,19	12,18	130,9	33,8
34-4	8,16	0,00	44,30	44,30	15,32	3,96	187,7	48,5
48-1	48,56	0,00	128,18	128,18	46,26	11,94	95,2	24,6
<i>Листья, г/м²</i>								
3-1	0,46	0,00	6,95	6,95	1,79	0,46	387,3	100,0
17-1	16,80	0,00	68,11	68,11	21,42	5,53	127,5	32,9
34-4	2,44	0,00	15,72	15,72	4,61	1,19	188,9	48,8
48-1	18,50	0,00	51,77	51,77	17,86	4,61	96,6	24,9
<i>Доля листовой массы, %</i>								
3-1	11,81	11,81	11,81					
17-1	33,67	27,34	48,80	21,45	6,49	2,05	19,3	6,1
34-4	28,90	18,49	43,59	25,10	9,79	3,70	33,9	12,8
48-1	27,82	20,73	38,17	17,44	5,55	1,60	20,0	5,8

Обычен на олиготрофных болотах и подбел многолистный, однако фитомасса его на порядок ниже, чем у мирта и багульника, а изменчивость её как в пределах одного биотопа, так и между ними гораздо выше (табл. 4.47), что свидетельствует об агрегированном распределении его популяции. Самые низкие значения фитомассы кустарничка отмечаются на болоте «Илюшкино» (пп 48-1), а наиболее высокие, превышающие

отметку этого биотопа в 45,3 раза, - на болоте «Изи куп» (пп 17-1). Этот вид кустарничка является, судя по всему, индикатором условий среды.

Таблица 4.47 - Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части подбела многолистного на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V, %	p, %
<i>Общая фитомасса, г/м²</i>								
3-1	1,15	0,00	3,82	3,82	1,57	0,40	136,0	35,1
17-1	2,72	0,00	9,19	9,19	2,65	0,69	97,5	25,2
34-4	0,33	0,00	2,66	2,66	0,69	0,18	208,3	53,8
48-1	0,06	0,00	0,84	0,84	0,22	0,06	387,3	100,0
<i>Стебли, г/м²</i>								
3-1	0,73	0,00	2,55	2,55	1,02	0,26	138,7	35,8
17-1	1,50	0,00	4,67	4,67	1,50	0,39	100,2	25,9
34-4	0,13	0,00	1,19	1,19	0,31	0,08	227,7	58,8
48-1	0,03	0,00	0,46	0,46	0,12	0,03	387,3	100,0
<i>Листья, г/м²</i>								
3-1	0,42	0,00	1,42	1,42	0,56	0,15	134,1	34,6
17-1	1,23	0,00	4,52	4,52	1,21	0,31	99,0	25,6
34-4	0,20	0,00	1,47	1,47	0,39	0,10	196,5	50,7
48-1	0,03	0,00	0,38	0,38	0,10	0,03	387,3	100,0
<i>Доля листовой массы, %</i>								
3-1	38,08	29,52	51,52	22,00	6,48	2,16	17,0	5,7
17-1	47,45	30,57	66,81	36,24	10,60	3,06	22,3	6,5
34-4	61,98	52,17	72,73	20,55	7,84	2,97	12,7	4,8
48-1	45,24	45,24	45,24					

Доля листовой массы в общей надземной фитомассе у подбела гораздо выше, чем у всех других кустарничков, что свидетельствует о высокой его жизнеспособности и хорошей приспособленности к произрастанию на олиготрофных болотах. Наиболее молоды и жизнеспособны его популяции на пп 34-4, а более стары и слабы, как и у всех остальных кустарничков, – на болоте «Безымянное» (пп 3-1).

На некоторых верховых болотах Марийского Полесья встречается черника и её парцеллярные кусты распределяются в пространстве биотопов крайне неравномерно, что находит отражение в высокой измен-

чивости величины фитомассы на учетных площадках (табл. 4.48). Наиболее обильна черника на болоте «Безымянное» (пп 3-1), которое является наименее обводненным. На долю листьев у неё приходится 10,8-25,9% фитомассы, что меньше, чем у других кустарничков.

Таблица 4.48 - Изменчивость воздушно-сухой массы надземной части черники

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V, %	p, %
<i>Общая фитомасса, г/м²</i>								
3-1	35,70	0,00	157,77	157,77	61,60	15,91	172,5	44,6
17-1	0,00	0,00	0,00					
34-4	0,00	0,00	0,00					
48-1	5,38	0,00	80,70	80,70	20,84	5,38	387,3	100,0
<i>Стебли, г/м²</i>								
3-1	32,54	0,00	146,68	146,68	56,44	14,57	173,5	44,8
48-1	3,99	0,00	59,82	59,82	15,45	3,99	387,3	100,0
<i>Листья, г/м²</i>								
3-1	3,16	0,00	19,82	19,82	6,28	1,62	198,6	51,3
48-1	1,39	0,00	20,88	20,88	5,39	1,39	387,3	100,0
<i>Доля листовой массы, %</i>								
3-1	10,80	2,33	18,30	15,97	6,77	3,03	62,6	28,0
48-1	25,87	25,87	25,87					

Надземная фитомасса всех кустарничков изменяется от 111,58 до 224,73 г/м² (1,12...2,25 т/га), достигая на отдельных площадках в воздушно-сухом состоянии 410 г/м² (табл. 4.49), что не выходит за пределы, приведенные в монографии В.А Усольцева (2002). Наиболее высокая фитомасса кустарничков на пп 17-1 (болото Изи куп), где грунтовые воды расположены ближе всего к поверхности почвы, а запас древостоя минимален. Самая же малая фитомасса отмечена на болоте «Илюшкино» (пп 34-4 и 48-1), где мощность торфяной залежи и запас древостоя, наоборот, самые высокие. Различия между крайними отметками биотопов достигают 200% и статистически являются достоверными ($t = 4,37$). Отмечено, что вырубка древостоя не приводит к снижению фитомассы кустарничков, негативное влияние на которую оказывает лишь высокая густота древостоя, сформировавшегося со временем на лесосеках. Вариабельность данного параметра как в пределах одного биотопа, так и

между ними значительно меньше, чем вариабельность фитомассы отдельных видов кустарничков. Из общей величины дисперсии показателя 63,8% приходится на внутривидовую, 32,2% на межвидовую и 4,0% на случайные факторы. Для оценки фитомассы с относительной погрешностью $\pm 10\%$ требуется, исходя из известной формулы математической статистики $n = (V/p)^2$, провести учет в пределах одного биотопа на 14...36 площадках размером 1x1 м, а с погрешностью $\pm 5\%$ - на 56...142 площадках, что весьма трудоёмко.

Таблица 4.49 - Закономерности изменчивости воздушно-сухой фитомассы наземной части кустарничков на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Значения статистических показателей							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V, %	p, %
<i>Общая фитомасса, г/м²</i>								
3-1	152,11	49,63	281,07	231,44	67,10	17,33	44,1	11,4
17-1	224,73	88,64	410,07	321,43	84,07	21,71	37,4	9,7
34-4	111,58	58,91	266,30	207,39	54,54	14,08	48,8	12,6
48-1	112,61	5,34	235,20	229,86	67,08	17,32	59,6	15,4
<i>Стебли, г/м²</i>								
3-1	129,74	39,89	229,35	189,46	61,11	15,78	47,1	12,2
17-1	149,32	61,38	287,02	225,64	61,52	15,88	41,2	10,6
34-4	73,51	33,14	199,35	166,21	42,06	10,86	57,2	14,8
48-1	80,48	2,49	177,60	175,11	51,66	13,34	64,2	16,6
<i>Листья, г/м²</i>								
3-1	22,38	9,48	51,72	42,24	10,50	2,71	46,9	12,1
17-1	75,41	27,26	123,05	95,79	25,17	6,50	33,4	8,6
34-4	38,07	19,72	68,63	48,91	14,44	3,73	37,9	9,8
48-1	32,13	2,85	62,63	59,78	16,58	4,28	51,6	13,3

Доминантом на верховых болотах Марийского Полесья по величине фитомассы является в целом мирт (рис. 4.72), хотя структура кустарничкового яруса в биотопах непостоянна (табл. 4.50). Так, его доля в общей фитомассе изменяется от 25,3 до 68,2%, багульника – от 10,3 до 27%, голубики – от 2,6 до 59,5%, черники – от 0 до 23,5%. Наименьшая доля приходится на подбел многолистный, а роль клюквы болотной в сложении кустарничкового покрова вообще ничтожна.

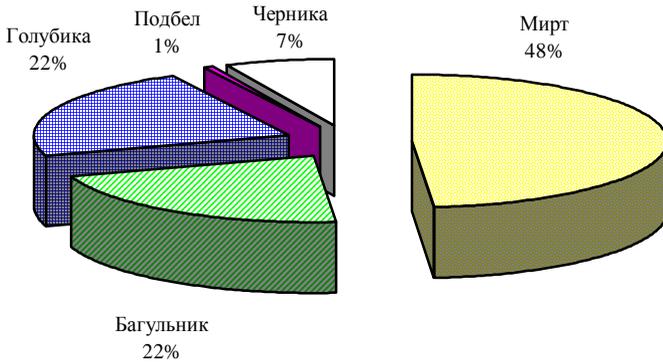


Рис. 4.72. Структура кустарничкового покрова по фитомассе видов на верховых болотах Марийского Полесья

Таблица 4.50 - Видовая структура кустарничкового яруса по общей его фитомассе на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Доля участия вида в сложении яруса, %				
	Мирт болотный	Багульник	Голубика	Подбел	Черника
3-1	51,5	21,6	2,6	0,8	23,5
17-1	48,3	27,0	23,5	1,2	0,0
34-4	68,2	22,0	9,5	0,3	0,0
48-1	25,3	10,3	59,5	0,1	4,8

Важным показателем продуктивности клюквы, практически повсеместно присутствующей на верховых болотах Марийского Полесья, является урожай ее ягод, регулярные учеты которого проводятся сотрудниками заповедника «Большая Кокшага» (Демаков, Богданов, Богданова, 2010). Анализ многолетних данных (табл. 4.51) показал, что урожайность клюквы очень сильно изменяется по годам (от 1,10 до 985,1 г на 10 м², что соответствует 1,10 ... 985,1 кг/га). В пределах отдельных учетных площадок урожай изменяется в еще больших пределах. Основным источником варьирования урожайности являются условия конкретного года, на которые приходится от 71,7 до 84,3% общей дисперсии значений показателя (табл. 4.52). Абсолютная погрешность оценки изменяется прямо пропорционально величине урожая (рис. 4.73).

Таблица 4.51 – Динамика статистических показателей урожайности ягод клюквы

Год	Значения статистических показателей урожайности, г на 10 м ²									
	Пробная площадь № 1					Пробная площадь № 2				
	M _x	m _x	S _x	V, %	p, %	M _x	m _x	S _x	V, %	p, %
1995	92,9	10,7	33,8	36,4	11,5	94,1	11,1	35,1	37,3	11,8
1996	30,2	9,7	30,6	101,4	32,1	40,8	7,9	24,9	60,9	19,3
1997	253,9	52,4	165,6	65,2	20,6	985,1	118,0	373,2	37,9	12,0
1998	297,9	22,2	70,3	23,6	7,5	155,7	10,0	31,5	20,2	6,4
1999	102,8	10,0	31,5	30,6	9,7	153,0	19,1	60,3	39,4	12,5
2000	135,8	15,7	49,5	36,5	11,5	211,1	33,6	106,2	50,3	15,9
2001	270,1	16,6	52,4	19,4	6,1	176,7	8,0	25,4	14,4	4,5
2002	36,3	7,7	24,2	66,7	21,1	56,6	13,2	41,8	73,8	23,3
2003	13,7	3,6	11,3	82,6	26,1	15,2	2,6	8,1	53,2	16,8
2004	27,1	3,7	11,7	43,2	13,7	62,4	10,8	34,1	54,7	17,3
2005	2,8	1,1	3,5	125,8	39,8	1,1	0,3	1,1	98,7	31,2
2006	73,5	5,4	17,2	23,4	7,4	66,6	10,2	32,1	48,2	15,2
2007	6,6	1,4	4,6	69,4	22,0	6,5	1,2	3,9	60,1	19,0
2008	244,1	48,0	151,9	62,2	19,7	233,1	23,8	75,2	32,3	10,2
2009	84,0	14,6	46,0	54,8	17,3	94,7	9,0	28,3	29,9	9,5
2010	1,1	0,3	1,1	104,9	31,6	1,0	0,3	0,9	88,0	27,8

Таблица 4.52 - Результаты дисперсионного анализа динамики урожая клюквы на стационарных объектах

Источник вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния фактора, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
Стационарная пробная площадь № 1						
Годы	1642260,0	15	109484,0	26,24	1,74	73,1
Площадки	39567,2	9	4396,4	1,05	1,95	1,8
Погрешность	563322,1	135	4172,8			25,1
Итого	2245149,2	159				100,0
Стационарная пробная площадь № 2						
Годы	8331902,8	15	555460,2	52,13	1,74	84,6
Площадки	75264,5	9	8362,7	0,78	1,95	0,8
Погрешность	1438329,8	135	10654,3			14,6
Итого	9845497,2	159				100,0



Рис. 4.73 Характер связи между средней величиной урожая ягод клюквы и ее ошибкой

Картина изменения урожайности ягод по годам в пределах пробной площади довольно пестрая (рис. 4.74), поскольку ранговое положение учетных площадок по относительной величине показателя не остается постоянным. Все площадки объединяются между собой в два кластера (рис. 4.75), различающихся по характеру динамики урожайности ягодников (рис. 4.76): их ранговое положение периодически меняется местами, т.е. ягодники на одних площадках переходят к отдыху, а на других – к активной деятельности. Ягодники же на некоторых площадках постоянно малоактивны.

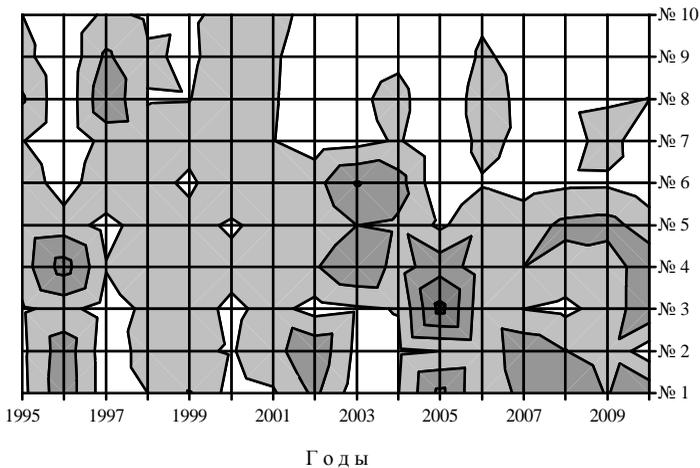


Рис. 4.74. Пространственно-временная динамика урожая ягод клюквы на ПП-1

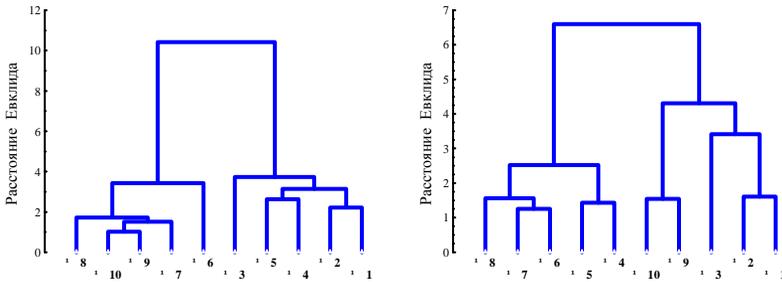


Рис. 4.75. Дендрограмма сходства рядов динамики урожайности ягод клюквы на учетных площадках стационарных пробных площадей (слева – III-1)

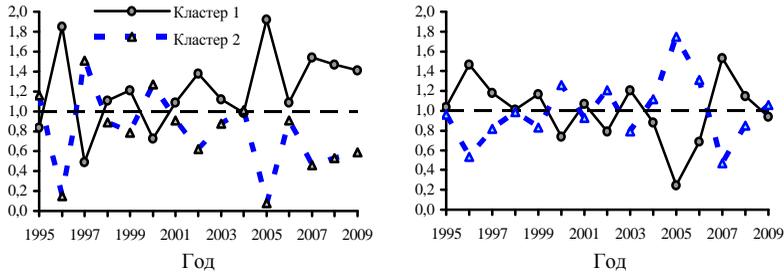


Рис. 4.76. Характер изменения относительной величины урожая ягод на площадках, относящихся к разным кластерам (слева – III-1)

Из 15 лет наблюдений наиболее высокая урожайность ягод клюквы отмечалась в 1997 году. В последующие четыре года величина урожая заметно снизилась, но оставалась еще на довольно высоком уровне (102,8 ... 297,9 г на 10 м²). Затем последовал неурожайный период, продолжавшийся шесть лет (2002-2007 гг.), в течение которого урожайность изменялась от 1,10 до 73,45 г на 10 м². В 2008-2009 гг. урожай ягод вновь повысился до уровня 84 ... 244 г на 10 м². В 2010 году отмечалась сильная засуха и урожая клюквы практически не было. Таким образом, повторение урожайных и неурожайных лет не имеет какой-либо четкой регулярности.

Какие же факторы обуславливают динамику урожайности клюквенников? Одним из факторов, как подсказывает логика, должны являться колебания климатических параметров. Расчеты показали, что из всех

факторов наибольшее влияние на величину урожая ягод клюквы (Y , кг/га) оказывает средняя температура сентября предшествующего года (X , °C), когда закладываются цветочные почки у этого растения. Подобная связь отмечена исследователями в Карелии (Юдина, Максимова, 2005а). Наилучшую аппроксимацию исходных данных обеспечивают следующие функции:

$$\text{ПП-1: } Y = 10 \cdot (X - 8) / [0,259 \cdot (X - 8)^2 - 0,701 \cdot (X - 8) + 0,515]; R^2 = 0,73;$$

$$\text{ПП-2: } Y = 10 \cdot (X - 8) / [0,101 \cdot (X - 8)^2 - 0,167 \cdot (X - 8) + 0,090]; R^2 = 0,66;$$

Анализ уравнений и построенных по ним графиков (рис. 4.77) показывает, что температурный оптимум, обеспечивающий наивысшую урожайность клюквы, заключен в весьма узком диапазоне - от 8,9 до 9,5°C. При средней температуре сентября 8°C урожай на следующий год будет практически отсутствовать. Число лет с температурой, близкой к этому значению, в Республике Марий Эл, по данным многолетних наблюдений, невелико (рис. 4.77). В большинстве случаев средняя температура сентября близка к оптимуму, что свидетельствует в целом о благоприятных климатических условиях для плодоношения клюквы на территории заповедника.

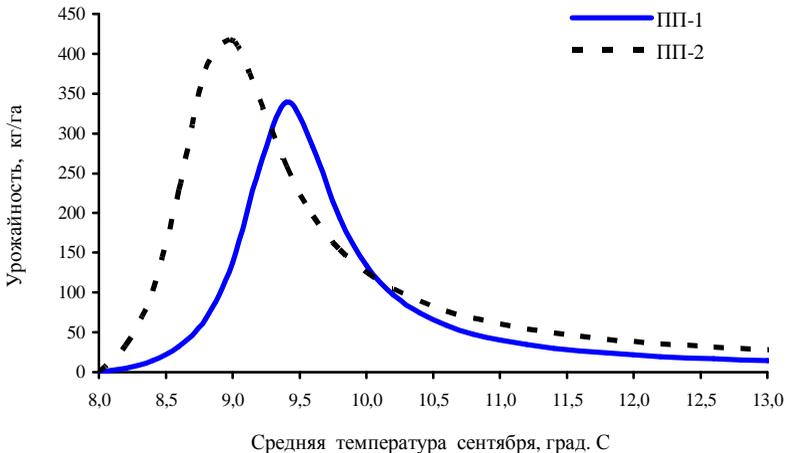


Рис. 4.77. Влияние средней температуры сентября предшествующего года на величину урожая ягод клюквы в условиях Марийского Полесья

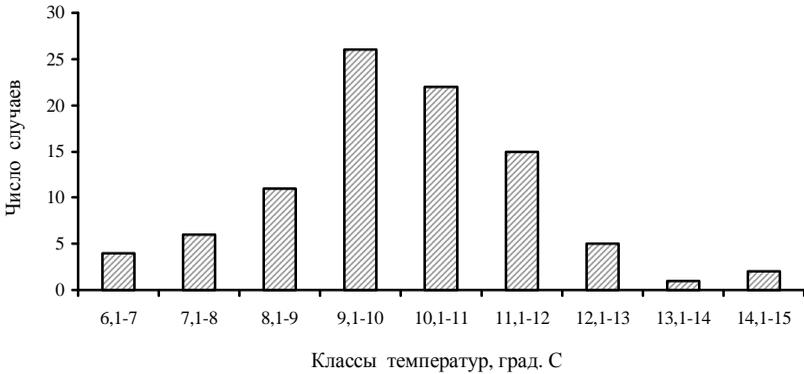


Рис. 4.78. Характер распределения средней температуры сентября в Республике Марий Эл по данным многолетних наблюдений

Важным фактором, влияющим на урожайность клюквы, является полнота древостоя. Так, на пробной площади № 1, заложенной под пологом низкополнотного древостоя, средний за 15 лет урожай ягод составил $11,1 \pm 1,49$ г/м², а на пробной площади № 2, расположенной на открытом месте сфагновой сплавины оз. Кошеер, - $15,7 \pm 1,86$ г/м². Особенно большие различия проявились в 1997 году, когда отмечался обильный урожай ягод: на пп № 1 он составил $25,4 \pm 5,24$ г/м², а на пп № 2 – $98,5 \pm 11,8$ г/м². К такому же выводу о влиянии полноты древостоя пришли и другие исследователи (Денисов и др., 1978; Кусакин и др., 2003; Юдина Максимова, 2005).

4.8. Структура и продуктивность мохового покрова

На объектах исследования обнаружено в общей сложности 11 видов мхов (табл. 4.53), среди которых наибольшую роль в сложении фитомассы играют три вида *Sphagnum angustifolium*, *Sph. magellanicum* и *Sph. fallax*. Экологические условия биотопа и биологическую продуктивность мохового покрова в большей степени характеризует не встречаемость видов, позволяющая сделать лишь грубую оценку, а густота стеблестоя мхов, которая, как показал анализ литературы (Смоляницкий, 1971; Грабовик, 2001), является индикатором гидрологического режима болот (рис. 4.79).

Таблица 4.53 - Видовая структура мохового покрова в древостоях на верховых болотах Марийского Полесья

Вид мха	Встречаемость (проективное покрытие), %			
	M_x	min	max	S_x
1. <i>Sphagnum angustifolium</i> C.	98,9 (48,3)	80 (6,7)	100 (91,5)	4,7 (34,5)
2. <i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	60,7 (26,5)	0 (0,0)	100 (77,0)	44,5 (26,9)
3. <i>Sphagnum fallax</i> Klinggr.	44,1 (13,4)	0 (0,0)	100 (71,8)	47,3 (22,6)
4. <i>Sphagnum capillifolium</i> Hedw.	13,1 (0,7)	0 (0,0)	90 (8,6)	25,0 (2,1)
5. <i>Sphagnum riparium</i> Hedw.	8,3 (0,8)	0 (0,0)	80 (8,3)	24,3 (2,3)
6. <i>Sphagnum centrale</i> C.	0,6 (0,4)	0 (0,0)	10 (7,0)	2,4 (1,7)
7. <i>Polytrichum strictum</i> Brid.	23,9 (2,2)	0 (0,0)	100 (16,1)	38,5 (4,8)
8. <i>Polytrichum commune</i> Hedw.	4,4 (0,2)	0 (0,0)	20 (1,7)	7,0 (0,5)
9. <i>Dicranum polysetum</i> Sw.	17,7 (1,3)	0 (0,0)	60 (7,4)	20,8 (2,1)
10. <i>Pleurozium schreberi</i> Mitt.	15,3 (1,1)	0 (0,0)	78 (5,7)	25,6 (1,9)
11. <i>Aulacomnium palustre</i> Schwägr.	7,2 (0,4)	0 (0,0)	90 (5,7)	21,9 (1,3)
Общее проективное покрытие	94,6	81,0	100,0	6,5

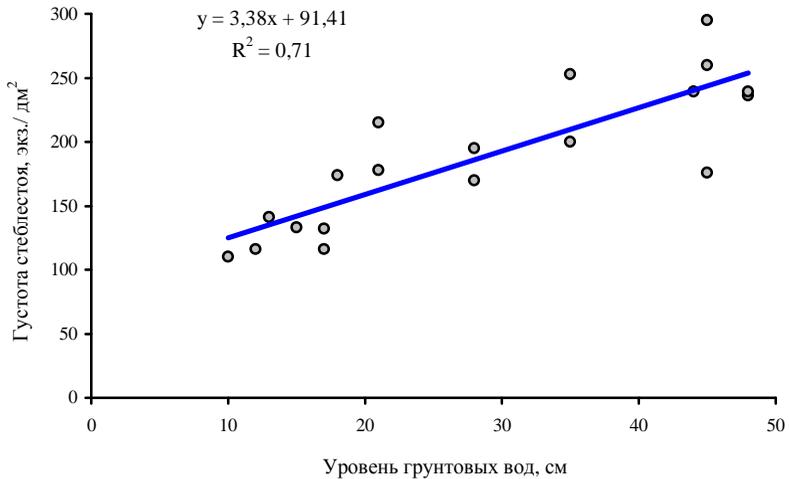


Рис. 4.79. Влияние глубины залегания грунтовых вод на густоту стеблестоя Sphagnum magellanicum

Проведенный нами учет показал, что густота стеблестоя мхов в биотопах довольно изменчива, особенно у *Sphagnum fallax* (табл. 4.54), и находится несколько ниже значений, установленных другими исследователями (Смоляницкий, 1971). Наибольшая густота стеблестоя *Sph. angustifolium*, который является влаголюбом, отмечается на болоте «Дачное» (пп 17-1), где запас древостоя наименьший, а фитомасса кустарничкового яруса, наоборот, наибольшая. Плотность же ценопопуляции *Sph. magellanicum* в этом биотопе самая низкая, что свидетельствует о близком залегании грунтовых вод. У *Sph. fallax* наибольшая густота наблюдается на пп 34-4. Общая густота стеблестоя мхов изменяется как в пределах биотопов, так и между ними в гораздо меньшей степени, чем отдельных видов. Для оценки этого показателя с относительной погрешностью $\pm 10\%$ требуется провести учет мхов на 5...25 площадках размером 10x10 см, а с погрешностью $\pm 5\%$ на 20...102 в зависимости от густоты стеблестоя (рис. 4.80).

Таблица 4.54 - Изменчивость густоты стеблестоя мхов на объектах исследования

Номер пробной площади	Значения статистических показателей густоты стеблестоя, экз./дм ²							
	M _x	min	max	размах	S _x	m _x	V, %	p, %
<i>Sphagnum angustifolium</i>								
3-1	46,80	0	244	244	72,91	18,82	155,8	40,2
17-1	174,14	34	273	239	79,65	21,29	45,7	12,2
34-4	88,13	0	241	241	83,08	21,45	94,3	24,3
48-1	47,79	0	240	240	82,04	21,93	171,7	45,9
<i>Sphagnum magellanicum</i>								
3-1	87,00	0	177	177	63,84	16,48	73,4	18,9
17-1	9,64	0	48	48	15,98	4,27	165,8	44,3
34-4	19,15	0	103	103	31,31	8,08	163,5	42,2
48-1	76,07	0	182	182	54,44	14,55	71,6	19,1
<i>Sphagnum fallax</i>								
3-1	0,00							
17-1	0,00							
34-4	89,87	0	213	213	100,09	25,84	111,4	28,8
48-1	3,14	0	36	36	9,60	2,57	305,4	81,6
<i>Polytrichum commune</i>								
3-1	0,00							
17-1	0,00							
34-4	0,00							
48-1	13,00	0	182	182	48,64	13,00	374,2	100,0

Окончание таблицы 4.54

Номер пробной площади	Значения статистических показателей густоты стеблестоя, экз./дм ²							
	M _x	min	max	размах	S _x	m _x	V, %	p, %
Все мхи в целом								
3-1	133,80	78	274	196	48,10	12,42	36,0	9,3
17-1	183,79	70	273	203	68,62	18,34	37,3	10,0
34-4	197,93	118	275	157	44,63	11,52	22,5	5,8
48-1	140,00	51	263	212	70,52	18,85	50,4	13,5

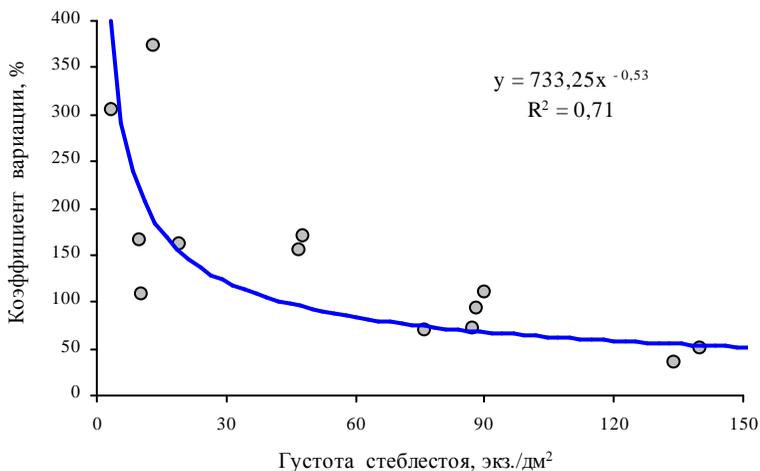


Рис. 4.80. Влияние густоты стеблестоя мхов на внутриценотическую изменчивость показателя применительно к площадкам размером 10x10 см

По густоте стеблестоя доминантом на верховых болотах Марийского Полесья является в целом *Sphagnum angustifolium* (рис. 4.81), хотя структура мохового яруса на пробных площадях довольно изменчива (табл. 4.55). Так, доля участия в сложении покрова этого вида мха изменяется по биотопам от 34,1 до 94,8%, *Sphagnum magellanicum* – от 5,2 до 65%, а *Sphagnum fallax* – от 0 до 45,6%. В пределах биотопа доля участия какого-либо вида мха также довольно изменчива (табл. 4.56).

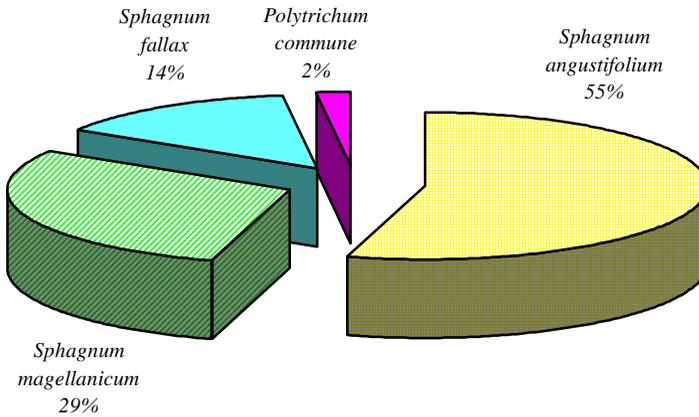


Рис. 4.81. Структура мохового покрова по густоте стеблестоя видов на верховых болотах Марийского Полесья

Таблица 4.55 - Видовая структура мохового яруса в биотопах по густоте стеблестоя

Номер пробной площади	Доля участия различных видов мхов, %			
	<i>Sphagnum angustifolium</i>	<i>Sphagnum magellanicum</i>	<i>Sphagnum fallax</i>	<i>Polytrichum commune</i>
3-1	35,0	65,0	0,0	0,0
17-1	94,8	5,2	0,0	0,0
34-4	44,7	9,7	45,6	0,0
48-1	34,1	54,3	2,2	9,3

Таблица 4.56 - Изменчивость доли участия *Sphagnum angustifolium* в сложении стеблестоя мхов на объектах исследования

Номер пробной площади	Значения статистических показателей доли участия, %							
	M_x	min	max	размах	S_x	m_x	V	p
3-1	35,0	0,0	100,0	100,0	46,8	12,1	137,3	34,5
17-1	94,8	44,8	100,0	55,2	19,1	5,1	21,1	5,4
34-4	44,7	0,0	100,0	100,0	43,6	11,3	91,2	25,2
48-1	34,1	0,0	99,2	99,2	34,6	9,6	112,8	28,1

Исследования показали, что длина живой части стеблей мха, соответствующая их годовому приросту, не является постоянной даже у одного вида, а изменяется как в пределах одного биотопа, так и между различными болотными массивами, характеризуя специфичность условий среды обитания (табл. 4.57). У *Sphagnum angustifolium* и *Sphagnum magellanicum* наиболее велика длина живой части стебля (47,1 и 31,5 мм соответственно) на пп 34-4, где густота стеблестоя мхов наивысшая. Самые низкие значения показателя (13,8 и 19,6 мм), как и плотности ценпопуляций мхов, отмечены на болоте «Безымянное», где грунтовые воды залегают глубже, чем в других биотопах. Величина фитомассы живой части стеблей всех видов мхов изменяется на объектах исследования от 1,60 до 4,47 г/дм² (1,6...4,47 т/га), достигая на отдельных площадках в абсолютно сухом состоянии 8,86 г/дм² (табл. 4.58). Между величиной фитомассы и общей густотой стеблестоя мхов существует прямая зависимость со средней теснотой связи (рис. 4.82).

Таблица 4.57 - Изменчивость живой части стеблей мхов на объектах исследований

Номер пробной площади	Значения статистических показателей годового прироста, мм							
	M _x	min	max	размах	S _x	m _x	V, %	p, %
<i>Sphagnum angustifolium</i>								
3-1	13,80	10	20	10	4,80	1,20	34,7	9,0
17-1	25,95	14	42	28	8,28	2,21	31,9	8,5
34-4	47,12	28	70	42	13,59	3,51	28,8	7,4
48-1	32,25	20	45	26	7,96	2,13	24,7	6,6
<i>Sphagnum magellanicum</i>								
3-1	19,60	20	30	10	3,90	1,00	20,0	5,2
17-1	28,60	10	54	44	16,33	4,36	57,1	15,3
34-4	31,53	7	50	43	15,03	3,88	47,7	12,3
48-1	30,02	20	46	26	8,89	2,38	29,6	7,9
<i>Sphagnum fallax</i>								
34-4	38,89	29	62	33	11,40	2,94	29,3	7,6
48-1	29,03	19	49	30	16,87	4,51	58,1	15,5

Таблица 4.58 - Изменчивость абсолютно сухой фитомассы годичного прироста стеблей мхов на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Значения статистических показателей фитомассы, г / дм ²							
	M _x	min	max	размах	S _x	m _x	V	p
<i>Sphagnum angustifolium</i>								
3-1	0,23	0,00	1,20	1,20	0,36	0,09	155,8	40,2
17-1	3,17	0,62	4,98	4,36	1,45	0,39	45,7	12,2
34-4	0,81	0,00	2,22	2,22	0,77	0,20	94,3	24,3
48-1	0,27	0,00	1,28	1,28	0,45	0,12	165,6	44,3
<i>Sphagnum magellanicum</i>								
3-1	1,65	0,00	3,36	3,36	1,21	0,31	73,4	18,9
17-1	0,04	0,00	0,20	0,20	0,07	0,02	165,8	44,3
34-4	0,06	0,00	0,37	0,37	0,11	0,03	179,3	46,3
48-1	1,26	0,00	3,02	3,02	0,94	0,25	74,4	19,9
<i>Sphagnum fallax</i>								
34-4	3,59	0,00	8,52	8,52	4,00	1,03	111,4	28,8
48-1	0,07	0,00	0,72	0,72	0,20	0,05	293,9	78,5
Все мхи в целом								
3-1	1,88	0,38	3,36	2,97	0,97	0,25	51,5	13,3
17-1	3,21	0,77	4,98	4,21	1,40	0,37	43,6	11,7
34-4	4,47	0,92	8,86	7,94	3,35	0,87	75,0	19,4
48-1	1,60	0,70	3,02	2,32	0,73	0,19	45,3	12,1

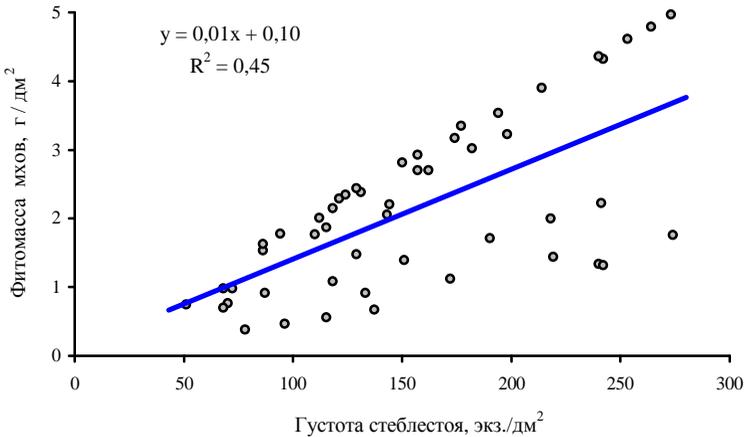


Рис. 4.82. Влияние густоты стеблестоя мхов на их фитомассу

Вариабельность фитомассы живой части стеблей мхов в пределах одного биотопа составляет 45,3...75,0%. Из общей величины дисперсии показателя 41,5% приходится на внутривидовую, 35,5% на межвидовую и 23,0% на случайные факторы. Расчеты показали, что для оценки значений показателя с относительной погрешностью $\pm 10\%$ требуется провести учет в пределах одного биотопа на 19...56 площадках размером 10x10 см, а с погрешностью $\pm 5\%$ на 76...225 площадках, что трудно выполнимо.

Величина фитомассы годовичного прироста мхов, как показывает анализ литературы (Смоляницкий, 1971; Грабовик, 2001), изменяется по годам в зависимости от погодных условий и сукцессионных процессов. Весьма важно установить среднюю величину годовичного прироста мхов, которая, как логично предположить, является частным от деления глубины залегания корневой шейки деревьев на их возраст. Результаты проведенных нами измерений показали, что глубина залегания корневой шейки деревьев сосны на олиготрофных болотах Марийского Полесья изменяется в очень больших пределах (табл. 4.59), которые практически полностью сходны с таковыми на олиготрофных болотах Подмосковья (Маслов, 2001). Распределение показателя близко к нормальному, отличаясь от него лишь отрицательным эксцессом ($E = -0,600$). Глубина залегания корневой шейки деревьев очень сильно колеблется даже в пределах одного биотопа (рис. 4.83), о чем свидетельствует величина коэффициента вариации, изменяющаяся от 14,2...44,1%.

Таблица 4.59 – Значения статистических показателей глубины залегания корневой шейки деревьев под слоем мха и оочеса в сосняках сфагновых разного возраста

Номер пробной площадки*	Возраст, лет	Значения статистических показателей				
		M_x , см	X_{min} , см	X_{max} , см	S_x , см	V , %
1	15	16,4	7	26	4,9	29,8
2	20	26,5	7	36	7,6	28,6
3	26	38,5	20	54	10,3	26,7
4	43	18,2	13	24	3,5	19,2
5	34	42,2	27	55	7,3	17,4
6	34	31,8	25	44	6,4	20,0
7	34	44,3	37	57	6,3	14,2
8	34	35,9	28	44	5,1	14,2
9	34	25,2	10	38	11,1	44,1
10	34	21,9	10	38	8,6	39,5
11	34	30,1	21	45	7,3	24,3

Окончание таблицы 4.59

Номер пробной площади*	Возраст, лет	Значения статистических показателей				
		M _x , см	X _{min} , см	X _{max} , см	S _x , см	V, %
12	71	44,4	30	61	9,6	21,5
13	74	22,3	16	29	4,5	20,1
14	141	32,9	25	50	8,2	25,0
15	156	41,9	30	50	6,7	16,0
16	197	24,1	16	34	6,0	24,9
17	197	27,5	14	37	7,2	26,3
18	197	27,4	14	48	10,0	36,4

Примечание: пробные площади с № 1 по № 4 заложены в молодняках, возникших на вырубках разных лет; с № 5 по № 11 – в молодняках, возникших на гарях 1972 года; с № 14 по 18 – в субклимаксовых и климаксовых биогеоценозах.

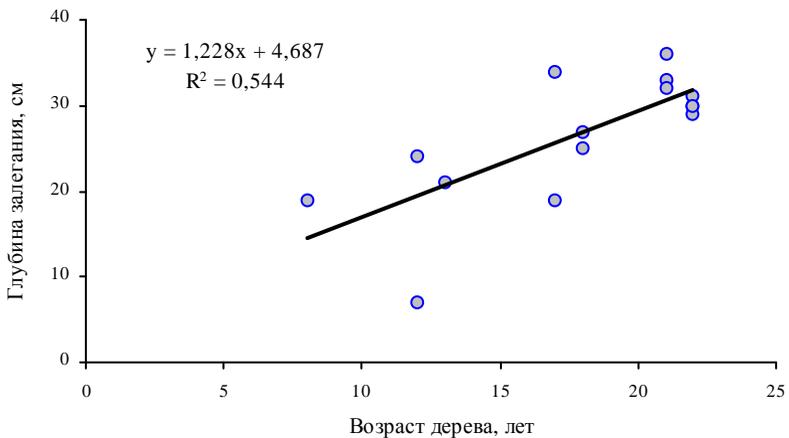


Рис. 4.83. Характер связи между глубиной залегания корневой шейки деревьев сосны под слоем мха и их возрастом на вырубке верхового болота

Наибольший вклад в общую дисперсию показателя вносят условия биоценопов (табл. 4.60). Расчеты показали, что рост мохового покрова происходит активно лишь в первые 15-20 лет после гибели или вырубki древостоя, а затем, по мере смыкания древесного полога и снижения доступа света к нижним ярусам фитоценоза, приостанавливается (рис. 4.84). Одновременно начинается процесс разложения мхов, сопровождающийся постепенным образованием торфа и оттоком части содержащихся в нем питательных веществ в различные органы деревьев.

Таблица 4.60 – Результаты дисперсионного анализа глубины залегания корневой шейки деревьев сосны под слоем мха и оеса на верховых болотах Марий Эл

Источник вариации	Сумма квадратов	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера		Доля влияния, %
				F _{факт.}	F _{0,05}	
Сосновые молодняки, возникшие на вырубках разных лет						
Биотопы (строки)	4375,5	3	1458,5	276,54	2,96	84,0
Деревья (столбцы)	693,0	9	77,0	14,60	2,25	13,3
Случайные факторы	142,4	27	5,3			2,7
Итого	5210,9	39				100,0
Сосновые молодняки, возникшие на горях 1972 года						
Биотопы (строки)	5134,1	5	1026,8	296,04	2,35	56,0
Деревья (столбцы)	3793,7	14	271,0	78,13	1,84	41,4
Случайные факторы	242,8	70	3,5			2,6
Итого	9170,7	89				100,0
Субклимаксовые и климаксовые биогеоценозы						
Биотопы (строки)	2918,7	4	729,7	119,60	2,54	41,0
Деревья (столбцы)	3863,3	14	275,9	45,23	1,87	54,2
Случайные факторы	341,7	56	6,1			4,8
Итого	7123,7	74				100,0

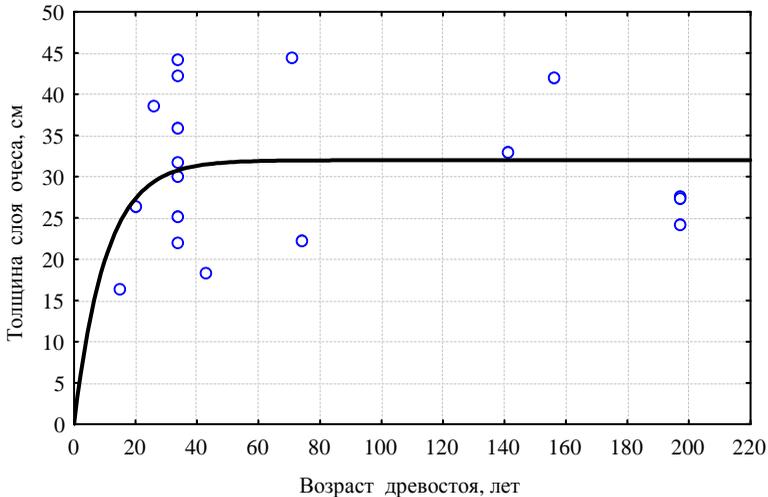


Рис. 4.84. Характер связи между возрастом древостоя и средней глубиной залегания корневой шейки деревьев сосны под слоем мха на верховых болотах Марий Эл

Изменение слоя мха и очеса над корневыми лапами деревьев происходит, таким образом, под действием двух противоположно направленных процессов – накопления и разложения, в результате чего глубина погружения корневой шейки деревьев с возраста 30 лет практически не изменяется, оставаясь в среднем на отметке 32 см. Закономерность изменения во времени величины годового прироста слоя мха и очеса (Y , мм) под действием этих процессов описывает уравнение $Y = t / [65,205 \cdot (t / 100) - 20,86 \cdot (t / 100) + 3,012]$, объясняющее 83,6% дисперсии показателя (t – возраст древостоя, лет). Годичный прирост достигает наивысших отметок в возрасте 20-25 лет, составляя в возрасте 200-220 лет 1,2 мм (рис. 4.85), что, в принципе, соответствует данным исследователей (Елпатьевский, 1957; Нейштадт, 1957; Лисс, Астахова, 1982; Пьявченко, 1983; Коломыцев, 1993).

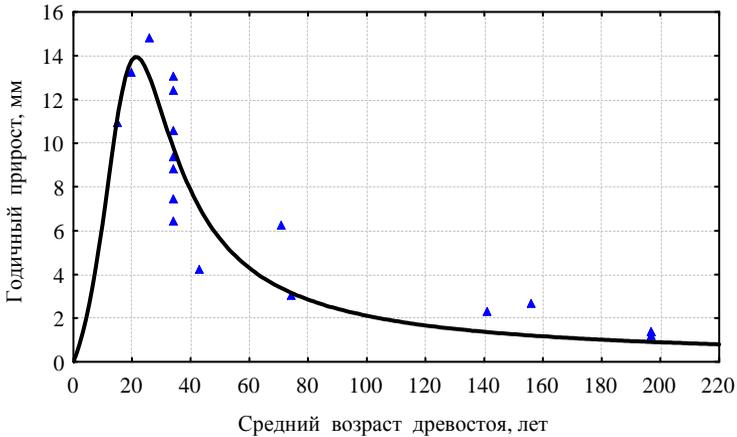


Рис. 4.85. Закономерность изменения годового прироста слоя мха и очеса

Оказывает ли влияние моховой покров на рост деревьев сосны? В.Н. Сукачев (1905) высказал гипотезу о том, что в результате постепенного погребения корневой шейки деревьев в слой сфагнового мха происходит их ослабление и отмирание из-за кислородного голодания корневых систем. Этой же точки зрения придерживается А.А. Маслов (2001). Проведенные нами расчеты показали, что увеличение средней толщины слоя мха и очеса в поспирогенных 34-летних сосняках сфагновых приводит к снижению средней высоты древостоя (рис. 4.86) и, особенно, прироста терминального побега за последние три года (рис. 4.87). Закономерности изменения показателей описывают уравнения:

$$H = 2,25 \cdot \exp[-0,154 \cdot (X - 20)] + 2,95; R^2 = 0,469;$$

$$\Delta H = 20,6 \cdot \exp[-0,071 \cdot (X - 20)] + 5,4; R^2 = 0,853;$$

где H – средняя высота деревьев, м; ΔH – средний годичный прирост в высоту за последние три года, см; X – средняя толщина слоя мха и оочеса над корнями деревьев в биотопе, см.

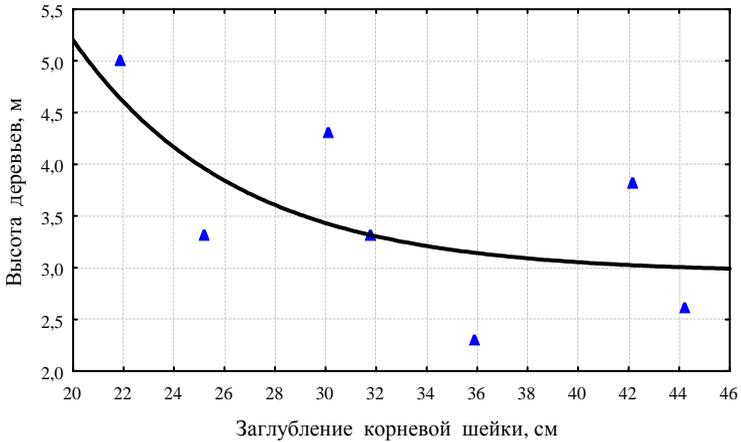


Рис. 4.86. Связь между средней высотой деревьев сосны и глубиной залегания их корневой шейки под слоем мха в постпирогенных молодняках на верховых болотах

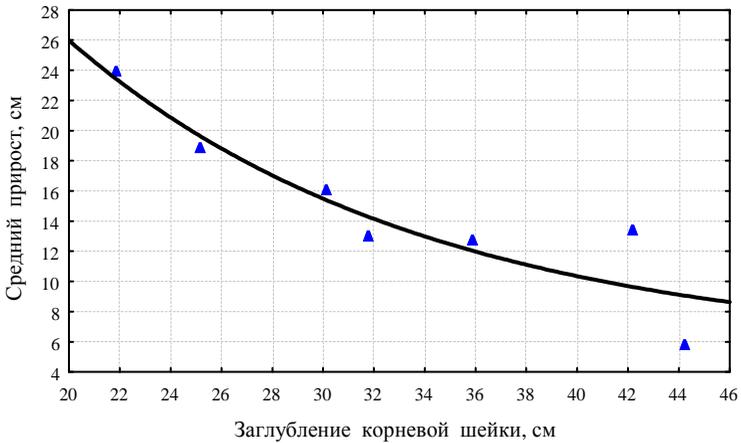


Рис. 4.87. Связь между величиной прироста деревьев сосны в высоту за последние три года и глубиной залегания их корневой шейки под слоем мха.

Таким образом, толщина слоя мха, покрывающего корневые лапы деревьев в сосняках сфагновых, является достаточно надежным индикатором качества лесорастительных условий биотопа: чем выше эта величина, тем меньше, при прочих равных условиях, средняя высота древостоя и ниже его производительность.

Влияние же величины заглубления корневой шейки деревьев в слой сфагнового очеса на их высоту в пределах одного биотопа не просматривается (рис. 4.88), что может быть связано с действием других более мощных факторов, в частности степенью развития корневых систем деревьев и их деформацией, происходящей с начальных этапов онтогенеза. Вариабельность форм деформации корней деревьев объясняется, на наш взгляд, двумя факторами: исходной глубиной погружения семени сосны в слой мха и нанорельефом, определяющим пространственную неоднородность экологических условий в пределах биотопа и разную скорость роста мхов.

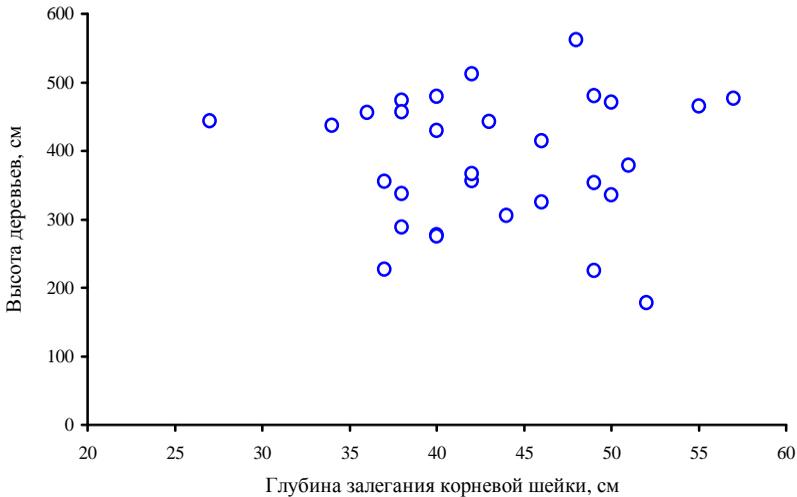


Рис. 4.88. Характер связи между глубиной залегания корневой шейки деревьев сосны и их высотой в постпирогенном молодняке

4.9. Распределение массы органического вещества между различными компонентами биогеоценозов верховых болот Марийского Полесья

Оценка массы органического вещества на болотах и характера его распределения между различными компонентами биогеоценозов сопряжена с рядом методических трудностей и является в настоящее время весьма неточной. Так, к примеру, масса древостоя в абсолютно сухом состоянии в возрасте 120 лет может изменяться, по данным В.А. Усольцева (2002), от 60 до 160 т·га⁻¹. Дополнительные погрешности, и порой довольно значительные, возникают при оценке запаса древостоя, так как она основана на использовании специальных таблиц, предназначенных для массовой таксации. В связи с этим возникает задача о подборе математических функций, аппроксимирующих связь объема ствола с его высотой и диаметром. Наилучшее приближение к фактическим данным, как показали проведенные нами расчеты, дает функция:

$$V = 0,897 \cdot (D/100)^{2,780} \cdot H^{1,129} + 0,001; R^2 = 0,925 \text{ при } N = 57;$$

где V - объем ствола дерева в коре, м³; D - диаметр ствола в коре на высоте 1,3 м, см; H - высота дерева, м.

Для пересчета объема ствола на его массу необходимо располагать сведениями о плотности древесины, которая не остается постоянной, а изменяется в зависимости от возраста и густоты древостоя, а также индивидуальных особенностей дерева, т.е. появляется еще один источник погрешности оценки биомассы. Для оценки всей фитомассы дерева необходимо также располагать данными о массе других его фракций: ветвей, коры, корней и ассимиляционного аппарата (хвои), роль в депонировании углерода которых различна. Расчеты, проведенные нами по табличным данным В.А. Усольцева (2002), показали, что непосредственные измерения в сосняках на олиготрофных болотах можно заменить использованием регрессионных уравнений $M = a \cdot H^b \cdot [(D+1)/100]^c$, $M = a \cdot H^b \cdot \exp[-c \cdot (N/1000)]$ и $M = K \cdot \exp(-a \cdot N) \cdot (t/100)^{[b \cdot \exp(-c \cdot N)]}$, значения констант которых представлены в таблицах 4.61, 4.62 и 4.63 (M - масса той или иной фракции дерева в абсолютно сухом состоянии, кг; H - высота дерева, м; D - его диаметр на высоте 1,3 м, см; N - густота древостоя, экз.·га⁻¹, t - возраст дерева, лет).

Таблица 4.61 – Параметры регрессионных уравнений, отображающих зависимость абсолютно сухой массы (кг) различных фракций деревьев сосны от их высоты и диаметра в сфагновом типе леса

Фракция	Значение параметров уравнения $M = a \cdot H^b \cdot [(D+1)/100]^c$			
	a	b	c	R ²
Ствол	670,7	0,629	2,325	0,989
Кора	15,6	1,026	2,065	0,959
Ветви	12,0	1,000	1,647	0,862
Хвоя	1,4	1,000	0,822	0,811
Корни	61,5	0,770	1,813	0,860
В целом	1581,1	0,472	2,299	0,986

Таблица 4.62 – Параметры регрессионных уравнений, отображающих зависимость абсолютно сухой массы (кг) различных фракций деревьев сосны от их высоты и густоты древостоя в сфагновом типе леса

Фракция	Значение параметров уравнения $M = a \cdot H^b \cdot \exp[-c \cdot (N/1000)]$			
	a	b	c	R ²
Ствол	1,190	1,876	0,800	0,961
Кора	0,010	2,661	0,370	0,913
Ветви	12,38	0,464	1,459	0,939
Хвоя	4,171	0,337	0,672	0,843
Корни	2,263	1,241	0,995	0,896
В целом	4,346	1,591	0,867	0,969

Таблица 4.63 – Параметры регрессионных уравнений, отображающих зависимость абсолютно сухой массы (кг) различных фракций деревьев сосны от их возраста и густоты древостоя в сфагновом типе леса

Фракция	Значение параметров уравнения $M = K \cdot \exp(-a \cdot N) \cdot (t/100)^{[b \cdot \exp(-c \cdot N)]}$				
	K	a	b	c	R ²
Ствол	219,2	1,157	1,249	2,074	0,883
Кора	15,0	0,751	2,164	2,184	0,861
Ветви	42,4	1,452	52,55	17,90	0,943
Хвоя	10,4	0,723	873,3	27,61	0,851
Корни	91,7	1,483	26,14	18,15	0,834
В целом	393,9	1,215	2,918	5,997	0,899

Характер распределения фитомассы между различными фракциями дерева не остается неизменным в процессе его роста и развития, а подчиняется определенной закономерности: доля фитомассы стволов неуклонно увеличивается с возрастом (табл. 4.64, рис. 4.89), а доля ветвей, хвои и корней – уменьшается (табл. 4.65).

Проведя все измерения и расчеты, мы смогли оценить структуру органического вещества на объектах исследования. Основная его доля сосредоточена в торфе (89,9-95,6%), запасы которого изменяются в зависимости от мощности от 643 до 1787 т/га в абсолютно сухом состоянии (табл. 4.66). На втором месте находится древесной. На долю кустарников и мхов приходится вместе менее 1%. По величине общей фитомассы господствующее положение занимает древесной (рис. 4.90); на долю кустарничков приходится в среднем 2,4%, а мхов 3,5%.

Таблица 4.64 – Параметры регрессионных уравнений, отображающих возрастное изменение доли (%) фитомассы стволов в общей фитомассе древесной в сосняках сфагновых Марийского Полесья

Параметр функции	Значение параметров функции $Y=K \cdot \{1 - \exp[-a \cdot (t/100)^b]\}$ по классам бонитета				
	III	IV	V	Va	Vб
K	80,4	76,6	72,9	71,3	70,0
a	2,276	2,548	2,896	2,994	2,932
b	0,392	0,472	0,575	0,700	0,710

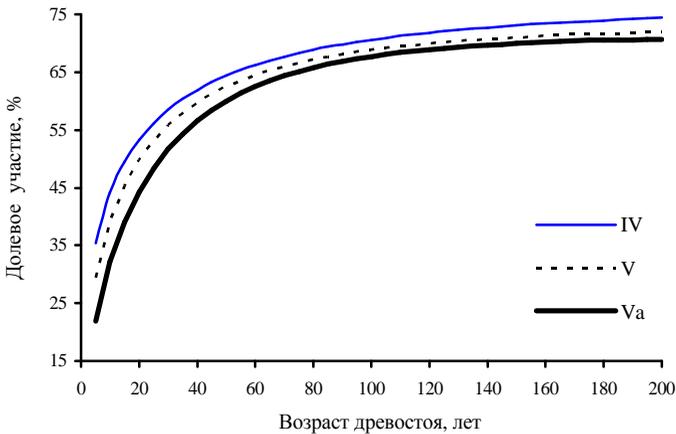


Рис. 4.89. Характер изменения доли фитомассы стволов в общей фитомассе древесной в сосняках сфагновых различных классов бонитета

Таблица 4.65 – Параметры регрессионных уравнений, отображающих возрастное изменение доли (%) фитомассы различных фракций древостоя в общей его фитомассе в сосняках сфагновых

Параметр функции	Значение параметров функции $Y=K \cdot \exp\{-a \cdot [(t-5)/100]\} + b$ по классам бонитета				
	III	IV	V	Va	Vб
Доля фитомассы ветвей, %					
K	8,4	9,1	9,8	10,8	10,5
a	1,823	2,323	2,609	2,427	2,379
b	6,0	6,9	7,6	7,8	8,2
Доля фитомассы хвон, %					
K	16,4	21,2	29,1	45,0	46,3
a	4,040	4,640	5,514	6,416	6,246
b	3,0	3,5	4,2	4,7	5,1
Доля фитомассы корней, %					
K	10,3	10,2	9,7	10,1	9,7
a	1,443	1,527	1,601	1,280	1,142
b	14,2	15,2	16,3	16,2	16,5

Таблица 4.66 - Структура абсолютно сухой массы органического вещества в биогеоценозах верховых болот Марийского Полесья

Номер пробной площади	Запас органического вещества различных компонентов биогеоценоза, т / га (%)				
	Торф	Древостой	Кустарнички	Мхи	В целом
3-1	642,96 (89,9)	68,68 (9,6)	1,72 (0,2)	1,88 (0,3)	715,24
17-1	900,18 (95,6)	32,53 (3,5)	2,55 (0,3)	3,21 (0,3)	938,47
34-4	1109,14 (92,8)	79,53 (6,7)	1,26 (0,1)	4,47 (0,4)	1194,40
48-1	1786,61 (93,6)	118,57 (6,2)	1,27 (0,1)	1,60 (0,1)	1908,05
В среднем	1109,72 (93,4)	74,83 (6,3)	1,70 (0,1)	2,79 (0,2)	1189,04

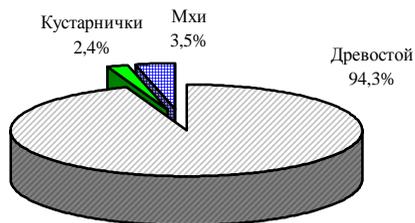


Рис. 4.90. Структура фитомассы растительности на верховых болотах

По величине фитомассы ассимиляционного аппарата доминирует также древесной (табл. 4.67). На втором месте находятся мхи, на долю которых приходится от 8,0 до 33,7% фитомассы (в среднем 18,7%). По величине же годичной продукции на первое место выходят в среднем мхи (табл. 4.68), хотя на ряде болот лидирует древесной, где его густота достаточно велика. На долю кустарничков приходится от 5,7 до 16,7% годичной продукции фитоценоза.

Таблица 4.67 - Структура абсолютно сухой массы ассимиляционного аппарата растительности на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Фитомасса различных компонентов биогеоценоза, т / га (%)			
	Древесной	Кустарнички	Мхи	В целом
3-1	5,13 (78,1)	0,50 (7,6)	0,94 (14,3)	6,57
17-1	2,43 (50,8)	0,74 (15,5)	1,61 (33,7)	4,78
34-4	5,94 (69,5)	0,37 (4,3)	2,24 (26,2)	8,55
48-1	8,85 (88,3)	0,37 (3,7)	0,80 (8,0)	10,02
В среднем	5,59 (74,7)	0,50 (6,6)	1,40 (18,7)	7,48

Таблица 4.68 - Структура абсолютно сухой массы годичной продукции растительности на верховых болотах Марийского Полесья

Номер пробной площади	Величина годичной продукции компонентов биогеоценоза, т / га (%)			
	Древесной	Кустарнички	Мхи	В целом
3-1	2,45 (51,9)	0,39 (8,3)	1,88 (39,8)	4,72
17-1	1,19 (22,5)	0,88 (16,7)	3,21 (60,8)	5,28
34-4	2,83 (36,6)	0,44 (5,7)	4,47 (57,8)	7,74
48-1	4,04 (66,9)	0,40 (6,6)	1,60 (26,5)	6,04
В среднем	2,63 (44,2)	0,53 (8,9)	2,79 (46,9)	5,95

Оценка текущего запаса органического вещества в экосистеме и характера распределения его массы между различными компонентами не решает задачи об эффективности депонирования углерода олиготрофными болотами. Для этого необходимо оценить скорость накопления органики и характер её временной динамики. При этом необходимо принимать во внимание тот факт, что у деревьев в течение их жизни происходит постоянное обновление ассимиляционного аппарата, а некоторая доля фитомассы стволов разрушается грибами и насекомыми, в результате чего накопленный углерод возвращается в атмосферу. Еще большие трудности возникают при оценке годичной продукции подполевой растительности, особенно у болотных кустарничков, величина

которой у различных видов изменяется в очень больших пределах в зависимости от нанорельефа поверхности болота, полноты и возраста древостоя, а также метеорологических условий года. Так, у мхов она может колебаться от 0,1 до 7,7 т·га⁻¹·год⁻¹ (Грабовик, 2001). Далеко не вся отмершая фитомасса превращается при этом в торф и сохраняет накопленный углерод. Торфонакопление, по данным Н.И. Пьявченко (1983), происходит с потерей более 60...80% первоначальной массы органики за счет выноса из болота диспергированных растительных остатков, растворов гуминовых кислот и органоминеральных элементов подземными водами. Разумеется, что интенсивность выноса зависит от типа болотного массива, его обводненности и проточности, химических особенностей болотной среды и подвижности гуминовых веществ. По данным Л.С. Козловской, В.М. Медведевой и Н.И. Пьявченко (1978), вынос растворенного гумусового материала из неосушенного переходного болота в южной Карелии составил 40 кг/га в год. Из осушенного торфяника вынос растворенной органики составляет 400 и взвешенных веществ 600 кг/га в год (Лавров, 1980). Следует отметить, что интенсивность выноса зависит от многих факторов и трудно поддается количественной оценке. Проведенные нами расчеты показали, что эффективность торфонакопления, определяемого по фактической величине годичной продукции растительности и запасу торфа в переводе на 1 га, на олиготрофных болотах Марийского Полесья очень мала и не превышает 3,0%. Вычисления проводили в следующей последовательности:

1) определяли величину годичной продукции (Р) различных компонентов фитоценоза, которая составила:

$$\text{- у древостоя } P = (M_{\text{общ.}} - M_{\text{хв.}}) / A + M_{\text{хв.}} / 2,5;$$

$$\text{- у кустарничков } P = M_{\text{стеб.}} / 6 + M_{\text{лист.}} ;$$

$$\text{- у мхов } P = M_{\text{общ.}}$$

где: $M_{\text{общ.}}$ – фитомасса общая в абсолютно сухом состоянии, т/га; $M_{\text{хв.}}$ – масса хвои в абсолютно сухом состоянии, т/га; $M_{\text{стеб.}}$ – масса стеблей в абсолютно-сухом состоянии, т/га; $M_{\text{лист.}}$ – масса листьев в абсолютно сухом состоянии, т/га; А – средний возраст древостоя, лет;

2) оценивали общую величину годичной продукции фитоценоза;

3) вычисляли время накопления торфа, исходя из его абсолютно-сухой массы, общей величины годичной продукции фитоценоза и исключении потерь, т.е. при 100%-ной эффективности (это время составляло на объектах исследования всего от 136 до 296 лет!).

4) определяли эффективность торфонакопления, равную отношению расчетного времени накопления торфа на возраст болота.

4.10. Восстановление древостоя после природных и антропогенных нарушений

Факторами дестабилизации состояния лесных биогеоценозов являются пожары, климатогенные «вымочки» и сплошные рубки, проводимые на сфагновых болотах Республики Марий Эл крайне редко из-за низкой продуктивности и товарности древостоев, а также трудностей работы лесозаготовительной техники. Все эти факторы приводят к уничтожению (сведению) или значительному ослаблению древостоя, существенному изменению абиотических условий на болотах и перестройке всей структуры растительности.

Исследования показали, что процесс естественного лесовосстановления, который выражается в форме появления и накопления самосева древесных пород, протекает в условиях олиготрофных болот Марийского Полесья на гарях и вырубках довольно успешно, хотя в ряде случаев, как отмечает Е.К. Кудрявцев (1989), он растянут во времени. Так, по нашим данным (Калинин, Демаков, Иванов, 1978), на гарях в первые годы после пожара количество самосева изменяется в биотопах в очень больших пределах: его численность достигает иногда 500 тыс. экз./га. Самосев в пределах одного болотного массива размещается чаще всего неравномерно, но больших прогалин, как правило, при этом не образуется. В его составе в большинстве случаев доминирует сосна, хотя на ряде участков довольно много бывает самосева березы и осины (до 200 тыс. экз./га каждой из этих пород). По мере развития древостоя его густота экспоненциально снижается (табл. 4.69), а из его состава постепенно выпадают осина и береза. На большинстве участков гарей древостой, начиная с 30-35 лет, становится практически чисто сосновым (рис. 4.91), хотя на ряде мезоолиготрофных болот, пройденных торфяными пожарами, может сохраниться еще большое количество деревьев березы пушистой (табл. 4.70, рис. 4.92). Густота постпирогенных молодняков во многих случаях является избыточной, что приводит, как уже отмечалось в разделах 4.4 и 4.6, к стагнации роста древостоев, выпадению подпологовой растительности, снижению плодоношения ягодников и продукционного процесса фитоценозов. Вырубки на олиготрофных болотах также достаточно хорошо обеспечены самосевом (табл. 4.71), хотя процесс его накопления происходит медленнее, чем на гарях, что приводит к формированию условно-разновозрастных древостоев.

Таблица 4.69 - Динамика численности самосева на постоянной пробной площади № 16 на верховом болоте «Тетеркино», пройденном устойчивым низовым пожаром

Давность пожара, лет	Количество самосева древесных пород, тыс. экз./га			
	сосны	березы	осины	в целом
2	278,5	62,0	53,7	394,2
4	243,3	60,3	61,4	356,0
9	58,6	12,1	0,6	71,3
13	56,8	11,3	0,3	68,4
16	54,0	11,3	0,3	65,6
23	44,3	5,1	0,0	49,4
35	40,1	0,0	0,0	40,1



Рис. 4. 91. Общий вид 35-летних молодняков, возникших на месте сосняка кустарничково-сфагнового, погибшего от пожара 1972 года

Таблица 4.70 – Таксационные параметры древостоя в 35-летних молодняках на горях в сфагновых болотах Марийского Полесья

Болото	Значения таксационных показателей древостоя				
	Густота, тыс. шт./га*	Состав	ΣG , м ² /га	Средние размеры**	
				диаметр, см	высота, м
Тетеркино, пп А	20,5 / 22,6	99С1Б	18,80	3,4 / 1,1	3,8 / 2,1
Тетеркино, пп Б	2,3 / 9,8	65С35Б	10,13	6,0 / 2,5	3,3 / 3,0
Тетеркино, пп В	25,4 / 26,2	99С1Б	17,10	2,9 / 1,2	2,6 / 1,7
Тетеркино, пп Г	10,7 / 11,7	98С2Б	10,97	3,6 / 1,6	3,3 / 2,5
Тетеркино, пп 16	40,1	100С	11,73	1,9	2,4
Илошкино, пп 1	12,2 / 15,2	93С7Б	20,56	4,5 / 2,5	4,3 / 4,0
Безымянное, 45 км	16,4 / 36,4	79С21Б	37,36	4,8 / 2,2	5,0 / 3,6

Примечание: * числитель – сосны, знаменатель – общая; ** числитель – сосны, знаменатель – березы.



Рис. 4. 92. Смешанный 35-летний молодняк, возникший на месте сосняка кустарничково-сфагнового, погибшего от торфяного пожара (болото «Безымянное» - 45 км)

Таблица 4.71 – Таксационные параметры древостоя на вырубках в сфагновых болотах Марийского Полесья

Болото	Значения таксационных показателей древостоя					
	Возраст, лет	Густота, тыс. шт./га***	Состав	Σ G, м ² /га	Средние размеры****	
					диаметр, см	высота, м
Красный Яр	12	9,2 / 10,3	89С11Б	5,70	2,1 / 3,6	1,3 / 1,1
Илошкино, пп 33в	15	11,7 / 30,7	38С62Б	10,74	2,5 / 2,1	1,7 / 1,5
Илошкино, пп 33а	20	12,2 / 15,2	80С20Б	12,16	3,2 / 2,2	2,0 / 1,7
Илошкино, пп 33б	45	5,7	100С	20,00	6,7	8,7
Илошкино, пп 33*	52	8,6	100С	23,94	5,9	9,6
Илошкино, пп 33**	75	3,3	100С	31,10	10,9	11,9

Примечание: * данные учета 1984 года; ** данные учета 2007 года; *** числитель – сосны, знаменатель – общая; **** числитель – сосны, знаменатель – березы; диаметр деревьев в молодняках возрастом до 40 лет измерен у шейки корня.

Лесным биогеоценозам довольно часто приходится испытывать на себе воздействие климатогенных стрессов, возникающих в результате воздействия неблагоприятных погодных условий. Роль изменений климата в эволюции и формировании биосферы, в целом, и современного

облика лесов, в частности, трудно переоценить. Климат и в настоящее время является наиболее мощным модифицирующим фактором, оказывающим прямое и косвенное влияние на состояние всех компонентов лесных экосистем, приводя в ряде случаев к расстройству и гибели древостоев на значительных площадях, значительным нарушениям сложившегося в них природного равновесия, глубоким изменениям структуры и хода развития биогеоценозов. Сосна обыкновенная является одним из наиболее устойчивых к воздействию климатогенных стрессов видов древесных растений. В пределах своего естественного ареала она практически безболезненно переносит засухи и сильные морозы, но в сфагновых типах леса и понижениях рельефа иногда отмирает в результате так называемых «вымочек», которые являются одним из наиболее ярких проявлений природных климатических циклов, часто отмечаемых исследователями во многих частях лесной и лесостепной зон Евразии (Арефьева, Кеммерлих, 1951; Никольский, 1951; Пьявченко, Кошечев, 1955; Долгушин, 1973; Анненская, Мамай, 1975; Ушаков, 1978; Демаков, 1992, 2000, 2005). Последствия данного климатогенного стресса на лесные экосистемы, несмотря на его распространенность, изучены довольно слабо. Имеющиеся в литературе сведения характеризуют явление лишь схематично, в самых общих чертах. Их совершенно недостаточно не только для создания количественных математических, но и словесных качественных моделей динамики послестрессовой реабилитации состояния древостоев. Своей работой мы попытались восполнить в какой-то мере существующий пробел знаний, проведя изучение влияния на состояние сосняков сфагновых подъема УГВ, вызванного погодными аномалиями, отмечавшимися в 1978-1980 гг.

Детальные наблюдения на постоянных пробных площадях, дополненные материалами наземного и аэровизуального обследования лесов Марий Эл, а также анализом данных лесоустройства, показали, что в результате погодных аномалий пострадали не только сосняки на верховых болотах Марийского Полесья, но и также сосняки, произрастающие в междюнных западинах-«мочажинах», по окраинам болот, особенно возле дамб и гидротехнических сооружений, преграждающих естественный сток грунтовых и верховых вод. В разновозрастных древостоях отмирали в основном деревья старших поколений, которые не могли быстро адаптироваться к резко изменившемуся гидрологическому режиму почвы. Молодые деревца и подрост были более жизнестойки. В одновозрастных древостоях отпад деревьев происходил в пределах всего их размерного диапазона со слабо выраженной тенденцией увеличения их выживаемости по мере возрастания диаметра стволов (табл. 4.72).

Таблица 4.72 - Отпад деревьев в 200-250-летних сосняках за период с 1980 по 1995 гг.

Степень толщины, см	Отпад деревьев на пробных площадях, %				
	№ 25	№ 26	№ 27	№ 28	В среднем
10-12	67	66	45	60	60
14-16	48	54	33	47	46
18-20	35	55	30	20	35
22-24	28	51	20	9	27
26-28	43	52	0	4	25
В целом	36	58	34	22	38

Характер распада древостоев и послестрессовой реабилитации их состояния зависел, как показали исследования, от уровня подтопления, типа леса и возраста деревьев. Быстрее и значительно распались сосняки пушицево-сфагновые, занимающие крайнее по увлажненности место в сфагновой группе типов леса. Значительно слабее темпы отпада были в сосняках кустарничково-сфагновых, особенно голубично-сфагновых. В большинстве случаев продолжительность активного распада древостоев составляла 8-10 лет, сокращаясь до 2-3 лет и завершаясь практически полным их отмиранием при большом и длительном подъеме УГВ.

Послестрессовая реабилитация древостоев, которая особенно рельефно вырисовывается при анализе динамики состояния деревьев по внешнему виду их крон, началась в 1982-1983 гг., когда наметилась некоторая тенденция к их улучшению (табл. 4.73). Процесс оздоровления древостоев, как свидетельствуют приведенные данные, происходил ступенчато (рис. 4.93), что вообще-то характерно для многих биологических явлений. Вначале в насаждениях резко сократилось число деревьев V и IV категорий, затем III и, наконец, II. Соответственно этому изменялся показатель средней категории состояния живых деревьев и индекс их ослабленности, оцененный по формуле:

$$J_{ос} = (0,25 \cdot N_2 + 0,7 \cdot N_3 + 0,95 \cdot N_4) / \sum N_{1-4},$$

где N_i - число деревьев i -той категории состояния.

В течение первых 4-7 лет после начала подъема УГВ древостои, в зависимости от степени подтопления, были сильно ослабленными (число деревьев III категории состояния составляло в них 43...80 %, а индекс ослабленности древостоя - 0,49...0,69). На 5-8 год они перешли в категорию ослабленных, в которой продолжали оставаться от двух до пяти лет. В 1988 году на всех пробных площадях скачкообразно улучшился внешний вид деревьев, что было обусловлено недобором осадков в 1986-1987 гг. и падением УГВ. С этого момента начался завершающий

этап постстрессовой реабилитации состояния деревьев, в течение которого происходили очень незначительные волнообразные их изменения. Внешний вид крон полностью восстановился у подавляющего числа оставшихся живых деревьев лишь спустя 10-12 лет после возникновения стрессовой ситуации.

Таблица 4.73 - Динамика состояния древостоев, подвергшихся «вымочке»

Год	Число деревьев разных категорий состояния, %						Индексы состояния	
	I	II	III	IV	V	VI	K _{I-IV}	J _{I-IV}
<i>Пробная площадь № 25 - мощность стресса средняя</i>								
1980	0,9	12,7	80,3	1,3	1,8	3,0	2,86	0,637
1981	0,0	13,2	76,8	1,3	3,9	4,8	2,87	0,638
1982	0,4	9,7	72,8	3,5	4,9	8,7	2,92	0,656
1983	0,4	10,1	68,5	0,4	7,0	13,6	2,87	0,640
1984	0,9	18,4	57,1	2,6	0,4	20,6	2,78	0,595
1985	3,1	28,1	43,8	0,9	3,1	21,0	2,56	0,508
1986	3,5	33,3	29,4	1,8	7,9	24,1	2,43	0,450
1987	16,2	37,7	13,1	0,0	1,0	32,0	1,95	0,278
1988	44,7	17,5	1,0	0,0	3,8	33,0	1,31	0,080
1989	51,9	9,6	1,3	0,4	0,0	36,8	1,21	0,058
1990	45,6	11,0	2,6	1,8	2,2	36,8	1,35	0,103
1991	37,7	16,3	5,7	0,0	1,3	39,0	1,46	0,135
1992	44,8	12,3	2,2	0,0	0,4	40,3	1,28	0,078
1993	45,3	10,5	2,6	0,0	0,9	40,7	1,27	0,076
1994	46,6	8,8	2,6	0,0	0,4	41,6	1,24	0,069
<i>Пробная площадь № 26 - мощность стресса высокая</i>								
1980	0,0	15,2	73,1	2,3	1,9	7,5	2,86	0,631
1981	0,0	9,8	75,4	3,1	2,3	9,4	2,92	0,659
1982	0,2	4,8	69,8	4,6	8,9	11,7	2,99	0,686
1983	0,2	6,9	56,0	5,6	10,7	20,6	2,98	0,673
1984	0,4	8,3	50,2	8,1	1,7	31,3	2,98	0,670
1985	2,9	27,3	28,1	1,9	6,8	33,0	2,48	0,470
1986	9,0	24,8	14,4	2,3	9,7	39,8	2,20	0,365
1987	20,8	23,4	5,2	0,2	0,9	49,5	1,69	0,195
1988	32,7	9,6	1,0	0,2	5,2	50,4	1,28	0,076
1989	37,5	4,8	0,6	0,0	1,5	55,6	1,14	0,038
1990	40,0	2,3	0,6	0,0	0,0	57,1	1,08	0,023
1991	39,1	2,4	1,2	0,0	0,2	57,1	1,11	0,034
1992	39,6	1,9	0,5	0,2	0,5	57,3	1,08	0,024
1993	39,4	2,1	0,7	0,0	0,0	57,8	1,08	0,024
1994	40,3	1,2	0,7	0,0	0,0	57,8	1,06	0,019

Окончание таблицы 4.73

Год	Число деревьев разных категорий состояния, %						Индексы состояния	
	I	II	III	IV	V	VI	K _{I-IV}	J _{I-IV}
<i>Пробная площадь № 27 - мощность стресса низкая</i>								
1981	0,6	33,9	63,7	1,8	0,0	0,0	2,67	0,548
1982	4,7	43,9	48,5	2,0	0,9	0,0	2,48	0,472
1983	2,3	32,5	55,0	3,8	5,3	0,9	2,64	0,537
1984	2,0	35,8	48,3	2,0	5,5	6,4	2,57	0,507
1985	11,4	46,8	29,8	0,0	0,1	11,9	2,21	0,370
1986	14,3	44,4	21,2	2,3	5,8	12,0	2,14	0,342
1987	27,8	43,3	9,0	0,3	1,8	17,8	1,77	0,217
1988	50,0	22,2	2,9	0,6	4,7	19,6	1,39	0,108
1989	51,5	19,9	2,3	0,3	1,7	24,3	1,34	0,093
1990	52,6	18,1	1,8	0,3	1,2	26,0	1,31	0,083
1991	52,6	15,2	3,5	0,6	0,9	27,2	1,33	0,095
1992	55,9	14,0	2,0	0,0	0,0	28,1	1,25	0,068
1993	59,9	9,6	1,8	0,0	0,6	28,1	1,19	0,051
1994	57,8	11,4	1,8	0,0	0,3	28,7	1,21	0,058
<i>Пробная площадь № 28 - мощность стресса низкая</i>								
1981	6,8	37,4	55,2	0,6	0,0	0,0	2,50	0,486
1982	2,4	38,0	56,3	0,6	2,7	0,0	2,57	0,509
1983	8,8	57,6	29,8	0,0	1,1	2,7	2,22	0,367
1984	8,3	52,3	32,4	0,0	3,2	3,8	2,26	0,384
1985	17,1	56,0	19,8	0,0	0,1	7,0	2,03	0,300
1986	15,0	48,4	23,6	1,2	4,7	7,1	2,12	0,337
1987	34,6	43,0	9,4	0,3	0,9	11,8	1,72	0,202
1988	61,4	19,1	1,8	0,0	5,0	12,7	1,28	0,073
1989	62,4	18,2	0,9	0,0	0,8	17,7	1,25	0,063
1990	71,8	7,6	0,3	0,0	1,8	18,5	1,10	0,026
1991	68,5	9,4	0,9	0,0	0,9	20,3	1,14	0,038
1992	66,1	11,8	0,6	0,3	0,0	21,2	1,18	0,046
1993	70,6	7,6	0,3	0,0	0,3	21,2	1,10	0,027
1994	71,1	7,1	0,0	0,0	0,3	21,5	1,09	0,023

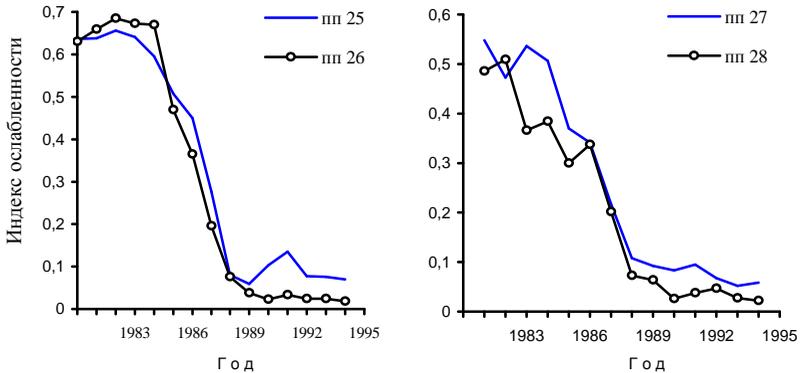


Рис. 4.93. Динамика состояния древостоя в перестойном сосняке сфагновом после погодных аномалий 1978-1980 гг.

Отпад деревьев происходил при непосредственном участии насекомых-ксилобионтов, которые заселяли их по трем основным типам: комлевому, стволовому и одновременному. В древостоях с высоким уровнем подтопления, погибших полностью в течение первых 2-3 лет, деревья заселялись по ярко выраженному комлевому типу. Первопоселенцем был большой сосновый лубоед *Tomicus piniperda* L., редко – синяя сосновая златка *Phaenops cianea* F. В составе производных экологических группировок доминировал черный сосновый усач *Monochamus galloprovincialis* Ol., поселявшийся в зоне тонкой коры.

При менее высоком уровне подтопления деревья в первые 2-3 года также заселялись в основном по комлевому типу. В дальнейшем же стал доминировать стволовой, обусловленный нападением сосновой вершинной смолевки *Pissodes piniphilus* Hrbst., имеющей двухгодичный цикл развития (Демаков, 1994, 1996, 2008). Лёт ее и заселение деревьев происходили только в нечетные годы, что нашло отражение во флуктуациях величины отпада. Производные и окончательные экологические группировки насекомых-ксилобионтов формировались на деревьях лишь на следующий после её нападения год. Ниже района поселения смолевки в зоне грубой коры в них участвовали большой, малый и фиолетовый сосновые лубоеды, хвойный полосатый древесинник, серый длинноусый усач и рагий-инквизитор. Выше занятого ею района или внутри него, что отмечалось нечасто, поселялись малый сосновый лубоед, черный сосновый усач и изредка граверы: обыкновенный *Pityogenes chalcographus* L. и мюнхенский *Pityogenes monacensis* Fuch. Одновре-

менный тип заселения, обусловленный нападением большого и малого сосновых лубоедов, встречался редко. Структура комплекса насекомых-ксилобионтов, оцененная по данным анализа 220 модельных деревьев, оказалась следующей:

Вид насекомого	Встречаемость, %
<i>Tomicus piniperda</i> L.	87
<i>Tomicus minor</i> Hart.	49
<i>Tripodendron lineatum</i> Ol.	23
<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.	9
<i>Pityogenes monacensis</i> Fuch.	8
<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	10
<i>Ips acuminatus</i> Gyll.	1
<i>Ips sexdentatus</i> Boern.	1
<i>Pissodes piniphilus</i> Hrbst.	63
<i>Pissodes pini</i> L.	3
<i>Phaenops cianea</i> F.	11
<i>Monochamus galloprovincialis</i> Ol.	68
<i>Acanthocinus aedilis</i> L. + <i>Rhagium inquisitor</i> L.	67
<i>Siricidae</i> sp. (<i>S. noctilio</i> F., <i>S. juvencus</i> L.)	0,4

Результаты наших исследований существенно отличаются от данных других исследователей по этому вопросу (Машнина, 1958; Воронцов, 1978; Кривошеина, 1987; Маслов, 2001). Так, в частности, отмеченный ими короед дендроктон *Dendroctonus micans* Kugl. хотя и был весьма распространен в период проведения наших исследований, но не оказывал значительного влияния на величину отпада деревьев в сосняках сфагновых.

В динамике отпада деревьев, как свидетельствуют приведенные данные (рис. 4.94), обнаруживается определенная закономерность, свойственная очагам массового размножения стволовых вредителей, выражающаяся в прохождении трех четко выраженных фаз: роста численности, ее максимума и разреживания. Увеличение числа деревьев, заселенных стволовыми насекомыми по комлевому и одновременному типам, отмечалось только в течение первых двух лет. Число же деревьев, заселенных по стволочному типу, увеличивалось вплоть до 1985 года, т.е. в течение 5-7 лет после воздействия климатогенного стресса. Нарастание численности сосновой вершинной смолевки *Pissodes piniphilus* Hrbst. происходило в течение трех ее поколений, несмотря на оздоровление древостоя и увеличение величины радиального прироста деревьев. Результаты проведенных исследований, таким образом, убедительно свидетельствуют об активной роли вершинной смолевки в процессе распада подвергшихся «вымочке» сосновых древостоев. При отсутствии

в лесных экосистемах данного насекомого, вспышки массового размножения которого отмечаются сравнительно редко, последствия воздействия климатогенного стресса на древостои были бы менее значительными. Динамика же численности сосновых лубоедов всецело зависела от состояния кормовой базы и их роль в интенсификации процесса распада ослабленных древостоев была несущественной. Математическая модель динамики выживаемости деревьев в «вымочке» представляет собой аддитивную смесь функций временного тренда, описываемого уравнением Циффа-Парето, и затухающей волны стрессового возбуждения с периодом 2 года (рис. 4.95, табл. 4.74), связанной с деятельностью сосновой вершинной смолевки.

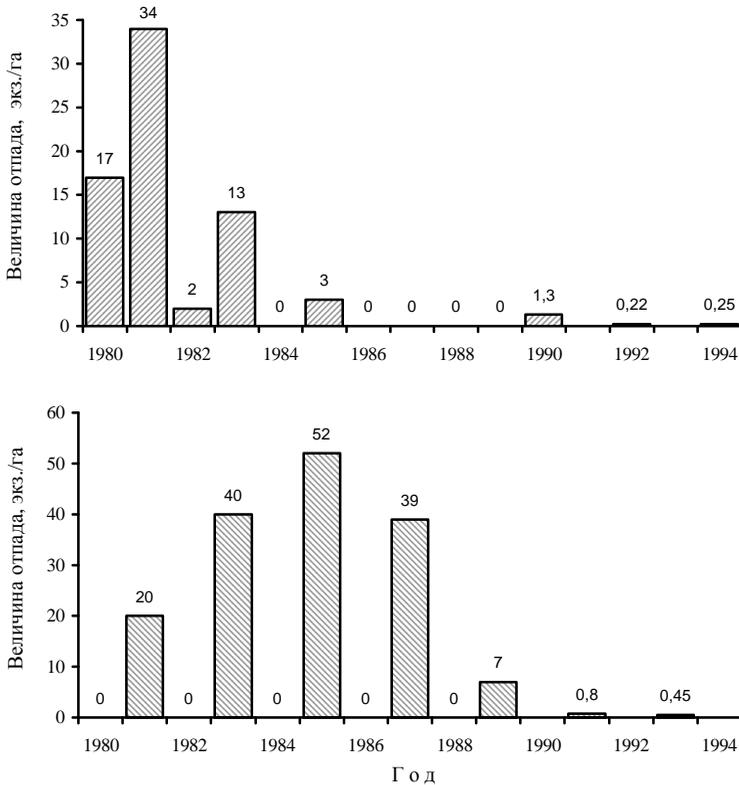


Рис. 4.94. Динамика отпада деревьев в 230-летних сосняках сфагновых, подвергшихся климатогенной вымочке: А – деревья, заселенные сосновыми лубоедами по комлевому и одновременно типу, Б – деревья, заселенные сосновой вершинной смолевкой по стволу типу

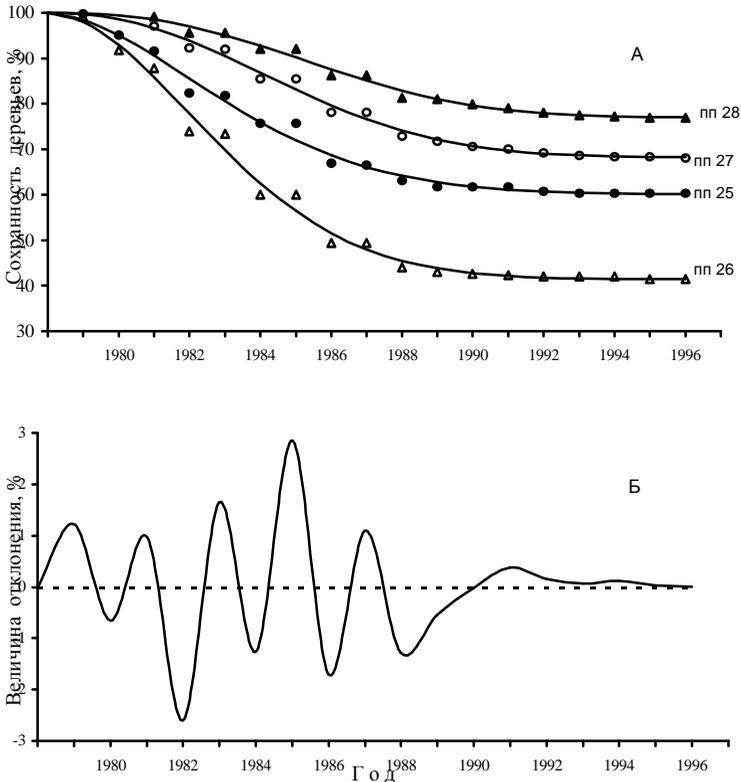


Рис. 4.95. Динамика выживаемости деревьев в 230-летних сосняках сфагновых: А - эмпирические данные и временной тренд; Б - волновая составляющая, описанная уравнением $Y = 0,147 \cdot t^{3,75} \cdot \exp(-0,674 \cdot t) \cdot \sin(2 \cdot \pi t / 2,17) + 8,67 \cdot \exp(-1,999 \cdot t)$; $R^2 = 0,832$

Таблица 4.74 - Параметры функции, описывающей динамику выживаемости деревьев в сосняках, подвергшихся климатогенной «вымочке»

№№ пр. пл	Мощность стресса	Значение параметров функции $W = (100 - m) \cdot \exp(-a \cdot t^b) + m^*$			
		a	b	m	R^2
25	Средняя	0,0381	1,774	60,0	0,989
26	Высокая	0,0345	1,889	41,4	0,990
27	Низкая	0,0095	2,249	68,2	0,987
28	То же	0,0042	2,511	77,0	0,986

Примечание: $t_0 = 1978$ год

На основании исследований, проведенных по данному разделу работы, можно сделать ряд выводов:

1. Большинство верховых болот Марийского Полесья покрыто древесной растительностью, таксационные показатели которой изменяются под действием различных факторов в очень больших пределах. Специфической чертой древостоев, произрастающих на верховых болотах Марийского Полесья, является большой размах возраста, достигающий 190 лет, что косвенно свидетельствует о естественном спонтанном режиме их развития. Предельный возраст деревьев сосны на болотах достигает 320 лет.

2. Важным носителем информации о процессах формирования болотных биогеоценозов и их природных нарушениях является возрастной спектр древостоев. Величины характеризующих его параметров тесно связаны с максимальным возрастом дерева в них и аппроксимируются соответствующими уравнениями регрессии. Изменение возрастной структуры древостоев на верховых болотах происходит лишь до наступления стадии климакса. Ценопопуляции, достигшие этой стадии, более уже «не стареют», сохраняя относительное постоянство как возрастной структуры, так и внешнего облика.

3. Информацию о генезисе и истории развития древостоев несет также их размерная структура, основное влияние на формирование которой оказывает густота молодняков. В низкополотных молодняках долгое время сохраняются условия для накопления самосева, что приводит со временем к формированию либо абсолютно разновозрастных древостоев с невыраженными возрастными поколениями и унимодальным распределением по диаметру, либо образованию ступенчато-разновозрастных насаждений с четко выделенными поколениями леса со своими границами распределения деревьев по размеру. Распределение особей по размеру в загущенных древостоях на начальных этапах их формирования характеризуется значительными величинами коэффициентов асимметрии и эксцесса. Со временем, в результате процесса самоизреживания древостоев, характер их размерной структуры всё более приближается к нормальному. В стадии субклимакса размерная структура древостоя становится очень сложной полимодальной и в ней часто бывает трудно или практически невозможно выделить размерные границы возрастных поколений из-за слабой связи диаметра деревьев с их возрастом.

4. Древостоям на верховых болотах свойственна сложность как вертикальной структуры, но и неоднородность размещения деревьев по площади биотопа. Характер распределения плотности древостоя, опи-

сываемый набором статистических показателей, четко зависит от размера учетных площадок и среднего числа деревьев на них, т.е. в конечном итоге от густоты древостоя. Микроценотические эффекты в молодняках проявляются весьма слабо и густота древостоев на площадках не оказывает существенного влияния на размеры деревьев, которые зависят в большей степени не от внутривидовой конкуренции за жизненное пространство, а от экологической неоднородности биотопа и, главным образом, от нанорельефа. В старовозрастных древостоях влияние микроценотических эффектов выражено уже довольно сильно.

5. Деревья, каждое из которых представляет собой целостную высокоорганизованную биологическую систему, приспособляясь в процессе роста к условиям среды, изменяют размеры своих органов и пропорции всего тела таким образом, чтобы они наилучшим образом выполняли в сложившейся экологической обстановке возложенные на них функции. В сосняках сфагновых четко проявляются аллометрические зависимости между диаметром ствола деревьев, их высотой и размером кроны, которые устойчиво сохраняются на всех этапах развития древостоя, хотя имеют стохастический характер, свидетельствующий о различной стратегии роста особей, приводящей к их дифференциации в ценозах.

6. Важными характеристиками архитектоники деревьев являются форма древесного ствола и морфологические параметры хвои, которые, как и другие показатели в сосняках сфагновых, очень изменчивы.

7. Текущий годичный прирост запаса древостоев наивысших значений достигает в возрасте от 35 до 50 лет, после чего медленно снижается. По мере дальнейшего увеличения возраста древостоев происходит снижение продукционного процесса и связанной с ним транспирации влаги, что приводит к неуклонному увеличению степени обводненности болот. Это, в свою очередь, негативно отражается на продуктивности биогеоценозов, что не оправданно ни с хозяйственной, ни с экологической позиций.

8. Ценопопуляции сосны в болотных биогеоценозах по характеру роста слагающих их деревьев не являются однородными, представляя собой совокупность особей, слабо и по-разному реагирующих на флуктуации климата. Для этой совокупности деревьев можно более или менее уверенно определить лишь вероятностные границы возрастных изменений высоты, диаметра и текущего годичного прироста.

9. Надземная фитомасса кустарничкового яруса на верховых болотах Марийского Полесья изменяется по биотопам от 1,12 до 2,95 т/га в воздушно сухом состоянии. Коэффициент ее вариации в пределах био-

топа при использовании учетных площадок 1x1 м составляет, в зависимости от мощности развития кустарничков, 37,4...59,6%. Величина фитомассы мхов изменяется от 1,6 до 47 т/га. Вариабельность её в пределах одного биотопа составляет 45,3...75,0%. Структура кустарничкового яруса, в состав которого входит пять видов, довольно изменчива, но доминирует по величине фитомассы в большинстве случаев мирт болотный *Chamaedaphne caliculata* L. Наибольшая доля фитомассы у всех видов кустарничков приходится на стебли. По величине общей фитомассы и фитомассы ассимиляционного аппарата господствующее положение занимает в большинстве случаев древостой.

10. Важным показателем продуктивности клюквы, практически повсеместно присутствующей на верховых болотах Марийского Полесья, является урожай её ягод, который очень сильно изменяется по годам. Абсолютная погрешность оценки изменяется прямо пропорционально величине урожая. Наибольшее влияние на величину урожая оказывает средняя температура сентября предшествующего года, когда закладываются цветочные почки у этого растения. Температурный оптимум, обеспечивающий наивысшую урожайность, заключен в весьма узком диапазоне - от 8,9 до 9,5°C. Важным фактором, влияющим на урожайность клюквы, является также полнота древостоя: связь между этими показателями обратная.

11. Основная масса органического вещества сосредоточена в торфе (89,9-95,6%), запасы которого изменяются в зависимости от мощности от 643 до 1787 т/га в абсолютно сухом состоянии. На втором месте находится древостой. На долю кустарничков и мхов приходится вместе менее 1%. По величине общей фитомассы господствующее положение занимает древостой; на долю кустарничков приходится в среднем 2,4%, а мхов 3,5%. По величине фитомассы ассимиляционного аппарата доминирует также древостой. На втором месте находятся мхи, на долю которых приходится от 8,0 до 33,7% фитомассы (в среднем 18,7%). По величине же годичной продукции на первое место выходят в среднем мхи, хотя на ряде болот лидирует древостой, где его густота достаточно велика. На долю кустарничков приходится от 5,7 до 16,7% годичной продукции фитоценоза. Эффективность торфонакопления, определяемого по фактической величине годичной продукции растительности и запасу торфа в переводе на 1 га, на олиготрофных болотах Марийского Полесья очень мала и не превышает 3 %.

12. Восстановление древостоев после природных и антропогенных нарушений происходит на верховых болотах Марийского Полесья довольно успешно, хотя в ряде случаев оно растянуто во времени.

Глава 5

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ

Деятельность фитоценозов связана с потреблением из окружающей среды минеральных веществ, идущих на постройку тканей и органов растений. Вещества, находящиеся в золе растений, являются в основном эссенциальными, т.е. жизненно важными, хотя некоторые из них могут быть ядами, накопленными в результате загрязнения среды продуктами антропогенной деятельности. Зольный состав различных органов растений, таким образом, несет важную информацию как об условиях среды, так и свойствах самих растений в отношении эффективности использования ими ресурсов почвы (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Родин, Базилевич, 1965; Смолянинов, 1969; Адаменко, Журавлева, Четвериков, 1982; Лянгузова, Чертов, 1990; Винокурова, Лобанова, 2011; Демаков, Швецов, Таланцев, 2011). Изучение содержания зольных элементов в различных компонентах фитоценозов необходимо как для познания процессов их потребления растениями и выявления закономерностей протекания биологического круговорота на верховых болотах, так и для оценки степени загрязнения среды при ведении экологического мониторинга.

5.1. Закономерности распределения зольных элементов в торфе

Торф, как отмечалось, в главе 1, является совокупным результатом деятельности болотных фитоценозов и абиотических факторов среды, представляя собой специфический сложный природный материал, состоящий из разнообразных органических и неорганических веществ и соединений. Он обладает высокой поглотительной способностью по отношению ко многим химическим элементам, особенно металлам, часто образующим с органикой довольно прочные соединения, которые, в зависимости от условий среды, могут либо мигрировать, либо же находиться в неподвижном состоянии (Манская и др., 1960; Дроздова, 1963; Конунникова, 1971; Дудинец, 1973; Лапа, 1976; Бахнов, 1986, 2006). В торфе происходит постоянное закрепление подвижных элементов и отчуждение некоторой их доли из биологического круговорота. Торф является, вместе с тем, субстратом, из которого растения потребляют многие элементы питания.

Анализ полученного материала показал, что средняя зольность торфа составляет 3,76% (табл. 5.1), что несколько ниже, чем на верховых болотах Западной Сибири (Московченко, 2006), хотя пределы вариативности показателя достаточно велики и заявлять о достоверности различий в этом случае видимо нельзя. Более всего содержится в торфе железа, концентрация которого изменяется в тех же пределах, что и в Западной Сибири. За ним следуют магний, кальций и калий. На порядок меньше содержится в нем марганца, цинка, свинца, меди и хрома, никеля и стронция. Замыкают ранговый ряд кобальт и кадмий. Содержание всех этих элементов, кроме марганца, в верховых болотах Марийского Полесья не выходит за пределы их изменения в болотах Западной Сибири. Содержание же марганца в торфе наших болот на порядок ниже и находится на уровне торфа болот европейской части России. Содержание золы и зольных элементов в торфе, как свидетельствуют приведенные данные, довольно изменчиво. Особенно сильно варьирует содержание в нем марганца и свинца, а менее всего - кобальта стронция. По величине коэффициента вариации элементы располагаются в ранговый ряд: $Pb > Mn > Cd > K > Ca > Fe > Mg > Zn > Cu > Cr > Ni > Co > Sr$.

Таблица 5.1 – Параметры изменчивости содержания золы и зольных элементов в торфе верховых болот Марийского Полесья

Элемент	Параметры изменчивости содержания элементов* (N = 56)						
	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %	p, %
Зола	3,76	1,11	15,11	2,83	0,38	75,5	10,1
Fe	746,5	231,8	2713,2	493,3	65,9	66,1	8,8
Mg	486,9	101,7	890,1	294,9	61,5	60,6	12,6
Ca	360,4	34,9	1503,3	295,5	39,5	82,0	11,0
K	128,7	23,7	725,0	116,6	15,6	90,6	12,1
Mn	5,35	1,27	28,90	5,64	0,75	105,4	14,1
Zn	4,68	1,62	13,43	2,68	0,36	57,3	7,7
Pb	4,06	0,53	30,07	5,38	0,72	132,6	17,7
Cu	2,64	0,76	8,14	1,35	0,18	51,1	6,8
Cr	2,42	0,24	4,09	1,20	0,21	49,4	8,6
Ni	1,36	0,46	3,65	0,66	0,09	48,2	6,4
Sr	1,30	0,50	2,80	0,51	0,09	39,1	6,8
Co	0,39	0,13	0,82	0,16	0,02	40,7	5,4
Cd	0,15	0,03	1,03	0,14	0,02	95,0	12,7

Примечание: здесь и далее содержание золы выражено в %, а содержание остальных элементов - в мг/кг абсолютно сухой массы торфа.

Не остается постоянным и соотношение между собой содержание зольных элементов в торфе (табл. 5.2), что отражается как на характере их потребления растениями, так и на образовании различных соединений. Особенно сильно варьируют соотношение между железом и кальцием, кальцием и калием, которое может являться одним из показателей для классификации торфов и болот.

Таблица 5.2 – Параметры изменчивости соотношения содержания различных зольных элементов в торфе верховых болот Марийского Полесья

Соотношение элементов	Параметры изменчивости соотношения содержания элементов						
	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %	p , %
Fe / Ca	4,23	0,58	32,49	5,44	0,73	128,7	17,2
Fe / K	7,56	0,86	15,99	3,56	0,48	47,2	6,3
Ca / K	4,58	0,11	16,92	4,25	0,57	92,7	12,4
Ca / Mn	78,9	10,0	172,3	40,6	5,43	51,4	6,9
Ca / Zn	95,1	3,43	248,2	69,7	9,31	73,3	9,8
Mn / Zn	1,31	0,25	4,49	1,00	0,13	76,4	10,2
Mn / Cu	2,31	0,30	9,18	1,78	0,24	76,9	10,3
Zn / Cu	1,90	0,51	4,14	0,79	0,11	41,7	5,6
Zn / Ni	3,71	1,10	8,88	1,71	0,23	46,1	6,2
Cu / Ni	2,11	0,91	6,20	0,97	0,13	46,1	6,2

Вариабельность содержания зольных элементов может быть обусловлена действием как абиотических, так и биоценологических факторов, в результате чего даже в пределах одного болотного массива состав торфа часто бывает совершенно разным (табл. 5.3 и 5.4). Высокая пространственная изменчивость содержания зольных элементов указывает на необходимость взятия при исследованиях большого числа образцов, позволяющего снизить возможные погрешности оценки и делать уверенные выводы.

Состав торфа изменяется не только между биотопами, но и варьирует по градиенту глубины его залегания (табл. 5.5 и 5.6). Зольность торфа, как свидетельствуют приведенные данные, четко убывает с глубиной, хотя характер снижения показателя в различных биотопах неодинаков (рис. 5.1), что связано как с особенностями протекания в них сукцессий, так и антропогенной деятельностью. Особенно значительна концентрация в верхних слоях торфа Fe, Zn, Pb, Mn, Ni, Co и Cd. По характеру динамики содержания все зольные элементы объединяются между собой в различные кластеры (рис. 5.2), каждый из которых изменяется по градиенту глубины сугубо специфически (рис. 5.3 и 5.4).

Таблица 5.3 – Среднее содержание золы и зольных элементов в слое торфяного оочеса 10-30 см на верховых болотах Марийского Полесья

Элемент	Среднее содержание элементов в биотопах, мг / кг					
	Илюшкино			45 км		Изи куп, климакс
	климакс	гарь	вырубка	климакс	гарь	
Зола	8,57	6,23	2,69	2,43	2,71	4,38
Fe	1183,1	1785,4	424,2	530,0	599,6	1124,1
Mg	848,2	-	-	-	-	151,7
Ca	179,2	1034,4	453,5	425,1	436,6	90,7
K	312,2	206,3	83,8	60,0	252,9	160,2
Mn	3,95	18,29	4,55	4,09	7,68	2,94
Zn	10,28	6,77	2,88	3,56	3,35	9,25
Pb	9,23	7,24	2,22	2,84	3,09	13,34
Cu	4,75	3,48	1,23	1,86	2,45	3,02
Cr	-	3,44	0,82	3,00	2,99	-
Ni	2,82	1,93	1,04	0,98	1,06	1,27
Sr	-	1,35	1,07	1,85	1,44	-
Co	0,64	0,45	0,21	0,55	0,61	0,46
Cd	0,22	0,34	0,08	0,18	0,28	0,13

Таблица 5.4 – Среднее значение соотношения содержания зольных элементов в слое торфяного оочеса 10-30 см на верховых болотах Марийского Полесья

Соотношение элементов	Среднее содержание элементов в биотопах, мг / кг					
	Илюшкино			45 км		Изи куп, климакс
	климакс	гарь	вырубка	климакс	гарь	
Fe / Ca	6,41	1,75	0,93	1,29	1,39	12,69
Fe / K	0,60	5,35	6,08	7,47	3,73	0,57
Ca / K	3,72	9,32	5,86	9,49	4,81	7,20
Ca / Mn	45,6	65,9	99,8	104,6	58,5	31,2
Ca / Zn	18,4	157,3	158,7	129,2	135,0	9,8
Mn / Zn	0,40	2,74	1,59	1,22	2,32	0,32
Mn / Cu	0,87	5,71	3,76	2,25	3,12	0,99
Zn / Cu	2,17	2,53	2,38	1,99	1,37	3,13
Zn / Ni	3,64	3,56	2,77	4,06	3,35	7,40
Cu / Ni	1,68	1,78	1,20	2,08	2,50	2,38

Таблица 5.5 - Изменение содержания элементов в торфе верховых болот по градиенту глубины его залегания

Глубина, см	Среднее содержание золы и зольных элементов											
	Зола	Fe	Mg	K	Ca	Zn	Pb	Cu	Mn	Ni	Co	Cd
Болото «Илюшкино», климаксовый древостой												
10-20	9,92	1586,9	890,1	398,7	205,1	13,43	12,31	6,25	4,63	3,65	0,816	0,285
20-30	7,21	779,3	806,3	225,7	153,3	7,13	6,15	3,26	3,27	1,98	0,455	0,146
30-40	1,95	969,6	815,8	90,1	368,9	5,63	4,16	3,40	3,75	2,43	0,473	0,210
40-50	3,50	878,0	700,3	120,9	177,4	6,71	1,69	3,80	3,34	1,69	0,395	0,113
50-60	1,67	594,9	671,1	103,4	284,9	3,83	5,46	3,46	2,37	0,96	0,287	0,072
60-70	2,91	452,5	567,7	97,4	97,0	4,62	1,68	2,02	1,97	1,58	0,299	0,105
70-80	2,18	463,9	597,1	74,5	165,9	4,68	1,84	2,95	1,70	2,66	0,278	0,082
80-90	2,22	467,6	765,6	69,5	198,9	3,17	0,89	3,42	1,27	1,14	0,252	0,065
90-100	2,36	461,1	777,6	80,3	174,2	5,20	1,79	3,23	1,29	1,18	0,306	0,040
100-110	2,90	461,0	704,4	66,2	115,8	4,79	1,84	2,37	1,35	1,19	0,271	0,033
110-120	2,57	537,8	694,2	84,8	254,6	5,40	2,74	2,80	1,48	1,86	0,263	0,074
120-130	2,38	549,4	682,8	73,6	197,3	3,99	0,95	2,40	1,80	1,56	0,238	0,033
130-140	3,24	558,7	641,4	62,0	181,5	2,62	0,99	2,28	1,63	0,71	0,280	0,048
140-150	3,70	508,4	645,6	68,4	248,1	3,24	0,53	2,88	1,72	0,46	0,228	0,033
Болото «Изи куп», климаксовый древостой												
10-20	5,65	1495,1	163,9	278,0	46,0	13,41	30,07	4,30	3,63	1,99	0,566	0,195
20-30	5,28	1134,5	165,1	154,5	76,0	8,90	27,39	3,35	2,97	1,48	0,500	0,130
30-40	4,63	1131,7	149,8	132,4	87,4	9,94	8,77	2,53	3,12	1,12	0,440	0,112
40-50	3,23	1106,2	140,2	193,7	108,6	8,91	3,86	3,17	2,73	1,22	0,449	0,136
50-60	3,31	940,2	154,3	167,8	95,7	9,62	3,01	3,45	2,65	1,21	0,418	0,088
60-70	2,66	899,3	130,7	73,9	111,6	3,99	1,29	2,33	2,02	0,86	0,360	0,064
70-80	2,14	769,0	129,0	69,8	84,4	3,53	1,62	5,03	1,88	2,70	0,376	0,072
80-90	1,95	636,1	104,1	172,6	64,1	2,84	1,46	5,54	1,68	2,58	0,350	0,080
90-100	1,90	497,3	101,7	311,2	34,9	5,09	0,99	4,08	1,76	2,01	0,366	0,067

Таблица 5.6 - Изменение соотношения содержания элементов в торфе верховых болот по градиенту глубины его залегания

Глубина, см	Среднее соотношение содержания элементов между содержанием зольных элементов											
	Fe/K	Fe/Ca	Fe/Zn	Fe/Cu	K/Ca	K/Zn	K/Cu	K/Mn	Ca/Zn	Ca/Cu	Ca/Mn	Zn/Cu
Болото «Илюшкино», климаксовый древостой												
10-20	3,98	7,74	118,16	253,8	1,94	29,7	63,8	86,1	15,3	32,8	44,3	2,15
20-30	3,45	5,08	109,30	239,3	1,47	31,7	69,3	69,1	21,5	47,1	47,0	2,19
30-40	10,76	2,63	172,31	284,8	0,24	16,0	26,5	24,0	65,6	108,4	98,3	1,65
40-50	7,26	4,95	130,89	231,2	0,68	18,0	31,8	36,2	26,4	46,7	53,1	1,77
50-60	5,75	2,09	155,29	172,1	0,36	27,0	29,9	43,6	74,4	82,4	120,0	1,11
60-70	4,64	4,67	98,01	223,9	1,00	21,1	48,2	49,4	21,0	48,0	49,1	2,28
70-80	6,23	2,80	99,06	157,4	0,45	15,9	25,3	43,7	35,4	56,3	97,4	1,59
80-90	6,73	2,35	147,65	136,7	0,35	21,9	20,3	54,7	62,8	58,2	156,6	0,93
90-100	5,74	2,65	88,71	142,7	0,46	15,5	24,9	62,3	33,5	53,9	135,1	1,61
100-110	6,96	3,98	96,24	194,8	0,57	13,8	28,0	49,1	24,2	48,9	85,9	2,02
110-120	6,34	2,11	99,52	192,0	0,33	15,7	30,3	57,4	47,1	90,9	172,3	1,93
120-130	7,46	2,78	137,73	228,9	0,37	18,5	30,7	40,9	49,5	82,2	109,5	1,66
130-140	9,01	3,08	213,16	245,4	0,34	23,7	27,2	38,0	69,2	79,7	111,3	1,15
140-150	7,44	2,05	156,87	176,8	0,28	21,1	23,8	39,8	76,6	86,3	144,4	1,13
Болото «Изи куп», климаксовый древостой												
10-20	5,38	32,49	111,49	347,9	6,04	20,7	64,7	76,6	3,4	10,7	12,7	3,12
20-30	7,34	14,93	127,53	338,8	2,03	17,4	46,1	52,0	8,5	22,7	25,6	2,66
30-40	8,55	12,95	113,84	447,8	1,51	13,3	52,4	42,4	8,8	34,6	28,0	3,93
40-50	5,71	10,19	124,21	348,5	1,78	21,7	61,0	71,1	12,2	34,2	39,9	2,81
50-60	5,60	9,82	97,74	272,5	1,75	17,4	48,6	63,2	10,0	27,7	36,1	2,79
60-70	12,17	8,06	225,67	386,3	0,66	18,5	31,7	36,7	28,0	47,9	55,4	1,71
70-80	11,02	9,11	217,97	152,8	0,83	19,8	13,9	37,1	23,9	16,8	44,9	0,70
80-90	3,69	9,93	224,06	114,8	2,69	60,8	31,1	102,9	22,6	11,6	38,2	0,51
90-100	1,60	14,27	97,68	122,0	8,93	61,1	76,3	176,4	6,8	8,6	19,8	1,25

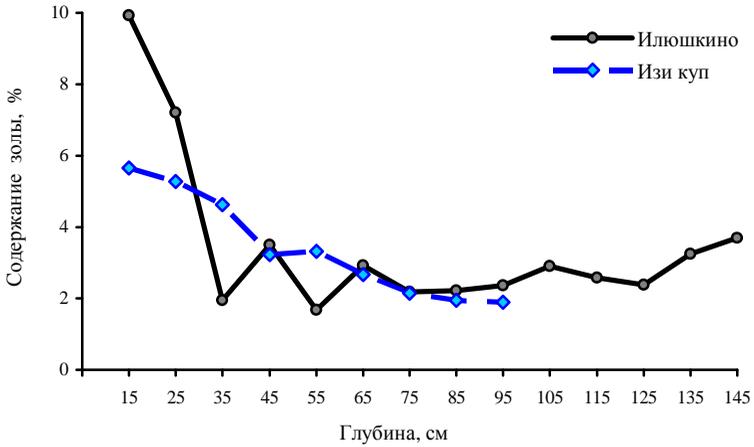


Рис. 5.1. Характер изменения зольности торфа по градиенту глубины

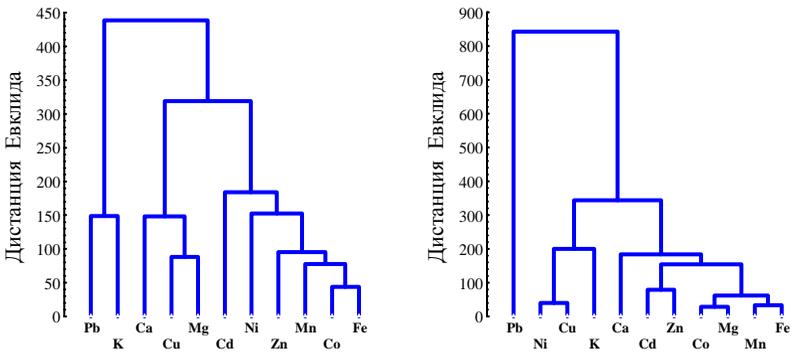


Рис. 5.2. Дендрограммы сходства зольных элементов по характеру изменения их содержания в торфе по градиенту глубины его залегания на верховых болотах «Илюшкино» (слева) и «Изи куп».

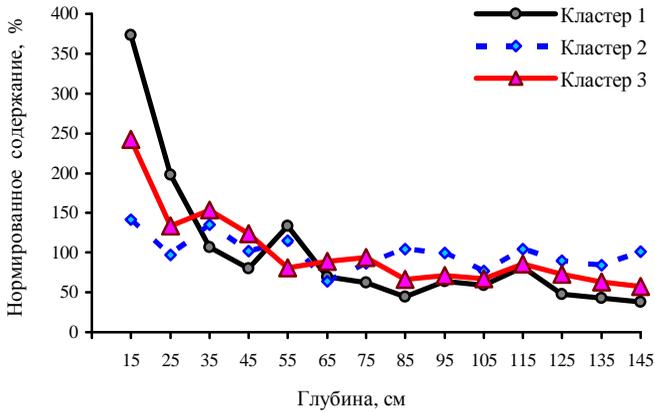


Рис. 5.3. Характер изменения содержания зольных элементов в торфе, относящихся к разным кластерам, на верховом болоте «Илюшкино».

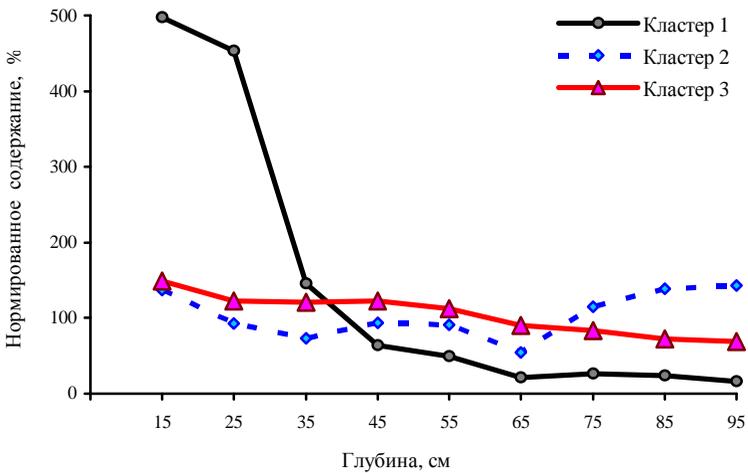


Рис. 5.4. Характер изменения содержания зольных элементов в торфе, относящихся к разным кластерам, на верховом болоте «Изи куп».

Изменения содержания элементов с глубиной происходят, как показывает анализ приведенных данных, не плавно и монотонно, а сопровождаются определенными скачками значений в некоторых слоях, что связано, по мнению исследователей (Бахнов, 1986, 2006; Москаленко, 2006), с множеством факторов: изменением состава атмосферных осадков, ботанического состава торфа, кислотности среды и восстановительно-окислительных процессов. Прослойки с пониженным или повышенным содержанием элементов отмечаются в разных биотопах на различной глубине. Так, к примеру, низкое содержание калия на болоте «Илюшкино» отмечается на глубине 30-40 см, а на «Изи куп» – 60-80 см. Те же различия отмечаются по кальцию, цинку, свинцу и другим элементам, что приводит к выводу о связи их не с внешними, а с биоценоотическими факторами.

5.2. Содержание элементов в моховом и кустарничковом покрове

Исследования показали, что средняя зольность мохового покрова несколько ниже, чем торфа (табл. 5.7), хотя пределы вариабельности показателя, как и содержания всех зольных элементов, довольно велики.

Таблица 5.7 – Параметры изменчивости содержания золы и зольных элементов в моховом покрове верховых болот Марийского Полесья

Элемент	Параметры изменчивости содержания элементов* (N = 32)						
	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %	p, %
Зола	2,90	1,46	11,40	2,03	0,36	69,8	12,3
K	2360,3	200,6	7636,9	2218,0	392,1	94,0	16,6
Ca	1985,4	167,5	9085,9	1770,0	312,9	89,1	15,8
Fe	616,4	190,1	1828,4	421,8	74,6	68,4	12,1
Mn	75,1	4,7	366,9	106,5	18,8	141,7	25,1
Zn	19,4	5,9	55,3	11,0	1,9	56,6	10,0
Pb	3,53	0,28	11,05	3,24	0,57	91,8	16,2
Cu	3,41	1,44	8,13	1,70	0,30	49,8	8,8
Sr	3,23	0,93	6,02	1,58	0,30	48,8	9,4
Cr	2,76	0,02	16,20	3,33	0,61	120,7	22,0
Ni	1,68	0,30	7,63	1,57	0,28	93,7	16,6
Co	0,59	0,35	1,45	0,27	0,05	45,7	8,1
Cd	0,29	0,08	0,70	0,13	0,02	43,5	7,7

Примечание: содержание золы выражено в %, а остальных элементов - в мг/кг абсолютно сухой массы мха.

Ранговое распределение элементов по их содержанию в моховом покрове, как свидетельствуют приведенные данные, несколько иное, чем в торфе. Более всего содержится в нем калия и кальция, концентрация которых по сравнению с торфом выше в 18,3 и 5,5 раза соответственно. Железо же занимает в ранговом ряду лишь третье место. Ранговое расположение следующих за ним элементов точно такое же, как в торфе, хотя концентрация некоторых из них более высокая. Особенно велика концентрация в моховом покрове марганца (в 14 раз) и цинка (в 4,1 раза). Содержание всех зольных элементов, кроме марганца, в верховых болотах Марийского Полесья не выходит за пределы их изменения в болотах Западной Сибири (Московченко, 2006). Содержание же марганца на порядок ниже. Причиной вариабельности концентрации зольных элементов в моховом покрове являются биохимические особенности болот и характер микрорельефа, а также таксономическая принадлежность мхов, которых на объектах исследований произрастает несколько видов. Так, к примеру, в кукушкином льне концентрация калия и кальция выше, а железа ниже, чем в сфагновых мхах.

Средняя зольность надземных органов болотных кустарничков еще ниже, чем мхов, хотя пределы вариабельности показателя здесь также велики (табл. 5.8). Кустарнички, по сравнению со мхами, обладают более высокой избирательностью к накоплению зольных элементов: Более всего содержится в них кальция, который является основой оболочки растительных клеток: средняя концентрация данного элемента примерно в 10 раз выше, чем во мхах. Второе место в ранговом ряду концентрации элементов занимает калий, оказывающий большое влияние на интенсивность ассимиляции углекислоты, регулирующий работу устьичного аппарата и способствующий лучшему усвоению железа, необходимого для синтеза хлорофилла (Смольянинов, Климова, 1978). Средняя концентрация его в кустарничках примерно такая же, как и во мхах. Третью позицию в ранговом ряду занимает марганец, который, являясь активным катализатором, повышает активность ферментных систем. Он ускоряет фотохимическое разложение воды, активизирует процессы синтеза витаминов, влияет на ассимиляцию нитратов и образование белков. Средняя концентрация элемента в кустарничках примерно в 10 раз выше, чем во мхах. На порядок меньше содержится в кустарничках железа, концентрация которого в них 10,6-37,8 раза ниже, чем во мхах и верхнем слое торфа. Меньше содержится в кустарничках также свинца и никеля (в 4,6-5,1

раза). Содержание же цинка, меди и кобальта в кустарничках примерно такое же, как в моховом покрове, а стронция, хрома и кадмия в 1,4-2,5 раза выше.

Таблица 5.8 – Параметры изменчивости содержания золы и зольных элементов в кустарничковом покрове верховых болот Марийского Полесья

Элемент	Параметры изменчивости содержания элементов (N = 15)						
	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %	p , %
Зола	2,55	1,11	3,69	0,96	0,25	37,8	9,8
Ca	9293,9	1683,3	19893,9	5784,0	1493,4	62,2	16,1
K	2685,6	1581,7	3953,5	727,5	187,8	27,1	7,0
Mn	784,3	333,4	1236,0	232,4	60,0	29,6	7,7
Fe	39,4	16,3	95,3	20,2	5,2	51,3	13,2
Zn	22,4	15,4	33,5	4,9	1,3	21,8	5,6
Sr	6,26	1,43	11,13	3,14	0,81	50,2	13,0
Cr	3,45	0,91	7,76	2,23	0,57	64,5	16,7
Cu	5,04	3,43	8,57	1,56	0,40	31,0	8,0
Pb	0,428	0,061	1,331	0,389	0,100	90,7	23,4
Co	0,381	0,160	0,702	0,154	0,040	40,6	10,5
Cd	0,377	0,161	0,923	0,205	0,053	54,3	14,0
Ni	0,467	0,040	1,386	0,326	0,084	69,8	18,0

Содержание золы и зольных элементов в разных видах растений и их органов неодинаково (табл. 5.9). Так, зольность листьев в 1,3-2,6 раза выше, чем стеблей. Содержание кальция наиболее велико у брусники. Меньше всего содержится его в стеблях мирта болотного. Калия больше всего содержится в листьях растений (в 1,3-1,6 раза выше, чем в стеблях). Лидером по концентрации элемента в стеблях является черника, а аутсайдером – багульник болотный. По содержанию марганца лидирует брусника, в листьях которой его концентрация в 500 раз выше, чем на Камчатке (Дульченко, 2007). Менее всего марганца в стеблях мирта болотного. Железа больше всего в листьях багульника и стеблях брусники, которая лидирует также по содержанию цинка, меди, кадмия и никеля. Свинец содержится больше всего в листьях мирта болотного и брусники. Причиной вариабельности содержания зольных элементов в кустарничках покрове является не только их видовая принадлежность, но характер условий произрастания.

Таблица 5.9 – Среднее содержание золы и зольных элементов в кустарничках верховых болот Марийского Полесья

Элемент	Параметры изменчивости содержания элементов в растениях и их органах						
	Мирт болотный		Багульник		Брусника		Черника
	листья	стебли	листья	стебли	листья	стебли	стебли
Зола	3,04	1,18	3,00	1,99	3,40	2,62	3,62
Ca	10876,4	1904,4	8739,6	8519,1	14211,0	12365,9	13394,4
K	3105,2	1929,6	3161,2	1917,1	3236,1	2411,9	3727,3
Mn	777,3	584,6	823,8	867,7	940,0	754,9	905,9
Fe	36,7	36,9	58,3	30,7	31,3	56,7	16,3
Zn	21,6	20,1	24,6	17,5	21,1	30,8	22,8
Sr	7,95	1,76	6,45	5,36	8,86	7,22	9,01
Cr	6,04	1,27	4,22	2,11	6,15	1,78	1,35
Cu	4,37	4,80	4,21	3,74	5,11	8,52	4,93
Pb	0,762	0,198	0,286	0,100	0,739	0,428	0,444
Co	0,459	0,171	0,506	0,273	0,553	0,375	0,412
Cd	0,420	0,275	0,326	0,173	0,532	0,628	0,250
Ni	0,330	0,551	0,351	0,363	0,889	0,557	0,040

5.3. Зольные элементы в древесине и коре деревьев

Основное хранилище зольных элементов в фитоценозе - стволы древесных растений. Анализ полученного материала показал, что содержание золы и зольных элементов в сосновой древесине довольно изменчиво (табл. 5.10). Особенно сильно варьирует содержание никеля, кадмия и стронция. Менее всего изменяется содержание золы и магния. По величине коэффициента вариации элементы располагаются в ранговый ряд: Ni > Cd > Sr > Pb > Cu > Co > Mn > Fe > K > Zn > Ca. Связь между стандартным отклонением содержания металлов в образцах (Y , мг/кг) и его средним значением (X , мг/кг) очень тесная и прямая, описываемая степенной функцией $Y = 0,712 \cdot X^{0,878}$ ($R^2 = 0,993$).

Более всего содержится в древесине, как и в кустарничках, кальция. За ним следуют магний, принимающий активное участие в процессах метаболизма, и калий. На порядок меньше содержится в образцах марганца, железа и цинка. Замыкают ранговый ряд кадмий и никель.

Таблица 5.10 - Параметры изменчивости содержания золы и зольных элементов в древесине сосен на верховых болотах Марийского Полесья

Элемент	Параметры изменчивости содержания элементов* (N = 112)						
	M_x	min	max	S_x	m_x	V, %	P, %
Зола	0,359	0,229	0,611	0,079	0,007	22,0	2,1
Ca	1274,7	651,7	2925,8	420,2	39,7	33,0	3,1
Mg	605,2	322,6	997,2	167,1	26,4	27,6	4,4
K	413,1	136,2	1005,3	197,0	18,8	47,7	4,5
Mn	16,42	5,61	44,73	8,12	0,77	49,5	4,7
Fe	10,90	3,53	25,82	5,37	0,59	49,3	5,4
Zn	10,55	3,88	28,44	3,94	0,37	37,3	3,5
Cu	1,046	0,357	7,041	0,742	0,070	71,0	6,7
Pb	1,017	0,146	3,537	0,785	0,074	77,2	7,3
Co	0,783	0,173	3,410	0,463	0,048	59,1	6,1
Sr	0,712	0,011	2,257	0,601	0,068	84,4	9,5
Cd	0,402	0,028	1,870	0,491	0,046	122,0	11,5
Ni	0,389	0,064	4,262	0,487	0,046	125,1	11,8

Примечание: содержание золы выражено в %, а остальных элементов - в мг/кг абсолютно сухой массы древесины.

Одним из факторов вариабельности содержания некоторых элементов являются слои древесины. Так, заболонная древесина, по сравнению с ядровой, имеет более высокую зольность, больше содержит калия и свинца (табл. 5.11). Содержание же марганца и стронция в ней значительно ниже. Различия содержания остальных элементов статистически незначимы и главным фактором их изменчивости являются индивидуальные особенности деревьев.

Различия содержания золы и зольных элементов в ядровой и заболонной древесине вызваны, на наш взгляд, не ее анатомическими особенностями, а наличием минеральных веществ в окружающей среде, состоянием и возрастом деревьев в разные периоды. Так, наименьшая зольность древесины отмечена в 1891-1910, 1931-1950 и 1970-1990 годах (рис. 5.5). Содержание зольных элементов также не остается постоянным, а изменяется во времени (табл. 5.12), причем периоды минимумов и максимумов разных металлов не совпадают между собой. Увеличения содержания в древесине тяжелых металлов в современный период, по сравнению с предшествующим, не наблюдается. Наибольшее содержание свинца, кобальта, никеля и кадмия приходится, наоборот, на

1731-1770 гг., а стронция – на 1871-1930 гг. Расчеты показали, что зольность древесины и содержание в ней калия связаны в определенной мере с величиной радиального прироста деревьев, хотя и не очень тесно (рис. 5.6 и 5.7). Содержание же остальных элементов не зависит от величины прироста.

Таблица 5.11 - Содержание зольных элементов в различных слоях древесины 70-летних сосен на болоте «30 км»

Элемент	Содержание элемента в различных слоях древесины		Значение критерия Фишера ($F_{0,05} = 5,32$)	Доля влияния, %	
	Заболони	Ядровой древесине		слоя	деревьев
Зола	0,349 ± 0,033	0,268 ± 0,009	7,72	26,1	46,8
Ca	938,1 ± 59,9	869,0 ± 40,6	1,59	5,4	67,4
K	576,2 ± 65,6	225,2 ± 14,9	20,67	63,0	12,6
Mn	17,49 ± 2,59	25,06 ± 3,63	22,08	15,3	79,2
Fe	6,57 ± 0,36	6,45 ± 0,38	0,21	0,3	87,9
Zn	9,83 ± 0,41	8,56 ± 0,60	3,21	16,2	43,5
Cu	1,142 ± 0,038	1,073 ± 0,138	0,37	1,4	67,5
Pb	0,555 ± 0,038	0,307 ± 0,046	22,52	51,9	29,7
Co	0,603 ± 0,026	0,572 ± 0,045	0,26	2,1	33,5
Sr	0,760 ± 0,034	1,409 ± 0,126	26,13	60,8	20,5
Ni	0,110 ± 0,009	0,109 ± 0,011	0,01	0,1	64,6
Cd	0,132 ± 0,013	0,121 ± 0,010	0,88	3,0	69,9

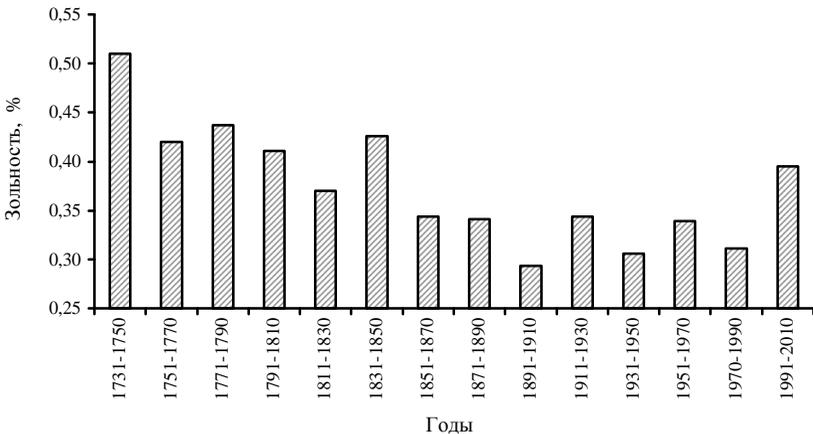


Рис. 5.5. Динамика зольности древесины старовозрастных сосен на верховых болотах

Таблица 5.12 - Динамика содержания металлов в древесине старовозрастных сосен на верховых болотах Марийского Полесья

Годы	Среднее содержание металлов, мг / кг											
	Ca	Mg	K	Mn	Fe	Zn	Cu	Pb	Co	Sr	Ni	Cd
1731-1750	1121,9	-	-	17,0	-	9,33	0,568	2,131	3,410	-	4,262	1,042
1751-1770	775,9	-	-	20,3	-	9,32	1,025	0,922	1,972	-	2,024	0,717
1771-1790	1412,7	687,0	268,4	20,8	9,99	12,83	1,714	0,413	0,458	-	0,353	0,140
1791-1810	1566,0	271,4	352,6	15,3	18,53	12,00	3,950	0,409	0,320	0,030	0,972	0,593
1811-1830	1491,0	398,7	333,9	19,2	9,94	13,37	1,132	0,390	0,308	0,042	0,620	0,320
1831-1850	1884,5	156,2	404,0	17,5	11,39	10,21	0,908	1,227	0,299	0,639	0,657	0,510
1851-1870	1340,8	370,4	354,0	19,7	8,14	11,28	0,714	0,862	0,252	0,525	0,423	0,291
1871-1890	1389,4	368,2	280,2	19,1	7,81	12,17	0,761	1,084	0,279	0,856	0,668	0,341
1891-1910	1201,6	155,7	180,9	11,6	20,09	8,57	0,914	1,074	0,343	0,867	0,737	0,481
1911-1930	1250,9	431,2	325,8	21,1	8,37	12,28	0,898	0,866	0,430	0,862	0,491	0,308
1931-1950	1196,7	298,6	239,3	11,1	8,36	8,74	0,970	1,039	0,445	0,706	0,677	0,479
1951-1970	1138,2	456,9	419,3	19,5	10,34	12,44	0,698	0,887	0,506	0,717	0,469	0,283
1970-1990	1056,4	289,2	387,6	9,8	8,42	9,48	1,019	1,323	0,585	0,601	0,674	0,475
1991-2010	1073,1	483,3	687,1	15,9	15,64	12,82	0,957	1,115	0,601	0,519	0,441	0,322

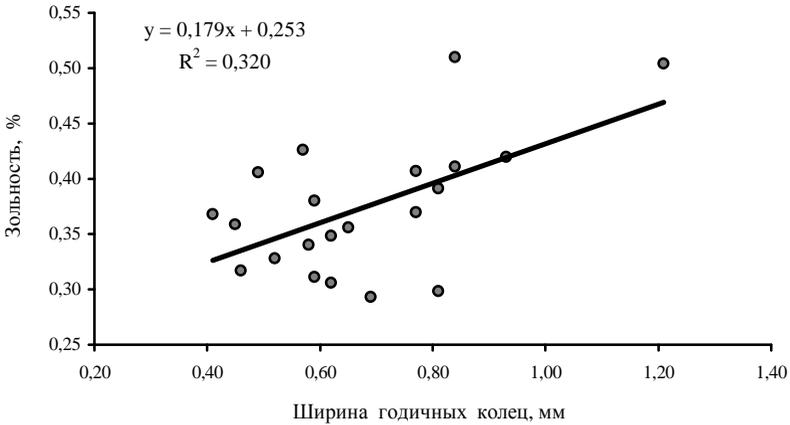


Рис. 5.6. Характер связи между зольностью древесины и величиной радиального прироста деревьев на верховых болотах..

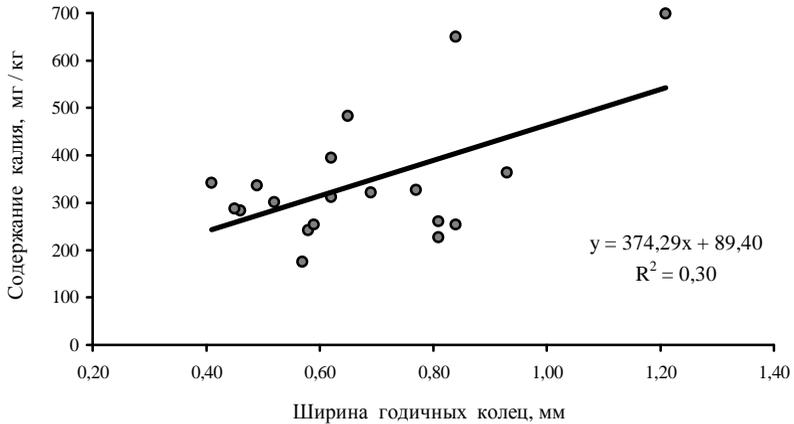


Рис. 5.7. Характер связи между содержанием в древесине калия и величиной радиального прироста деревьев на верховых болотах.

По характеру динамики содержания в древесине старовозрастных сосен все зольные элементы объединяются между собой в четыре кластера (рис. 5.8). Ярким представителем элементов первого кластера является Ni, второго - Pb, третьего – калий, четвертого - Mn. Концентрация каждого из этих элементов в древесине имеет свою специфическую динамику (рис. 5.9).

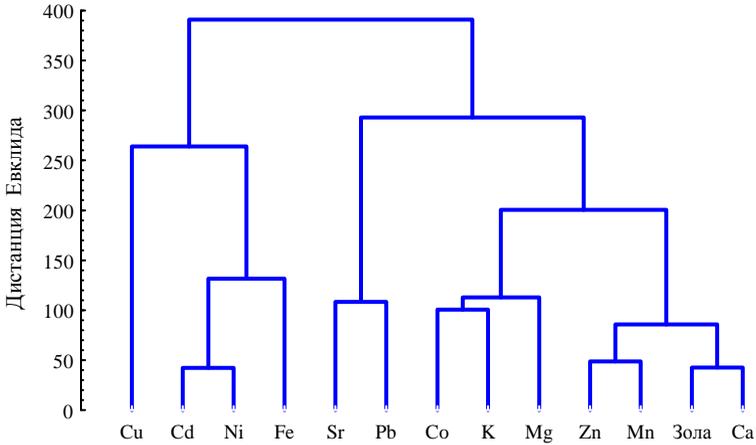


Рис. 5.8. Дендрограммы сходства зольных элементов по характеру динамики их содержания в древесине старовозрастных сосен на верховых болотах.

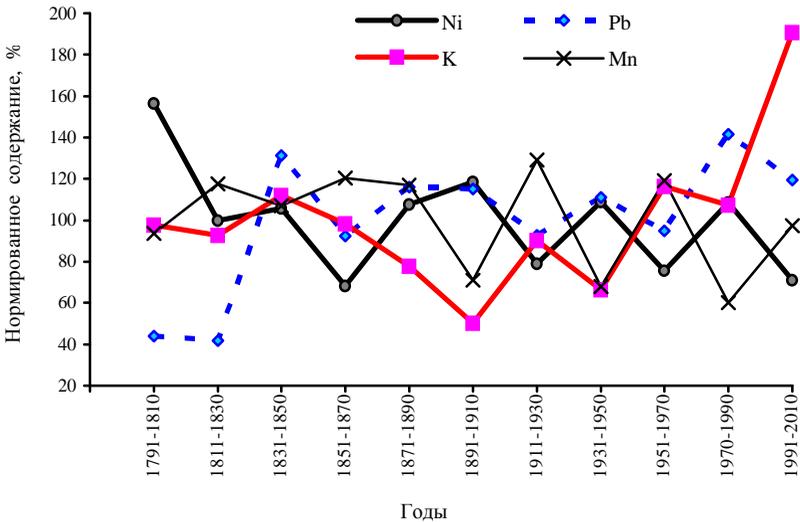


Рис. 5.9. Характер динамики содержания зольных элементов в древесине старовозрастных сосен на верховых болотах, относящихся к разным кластерам.

Древесина сосен, произрастающих на разных болотах Марийского Полесья, имеет, как показали исследования, неодинаковый зольный состав (табл. 5.13), что вызвано, на наш взгляд, различным содержанием минеральных веществ в торфе и грунтовых водах в этих биотопах. Особенно сильно варьирует в разрезе биотопов содержание в древесине магния, марганца и никеля (в 2,5...4,9 раза).

Таблица 5.13 - Содержание золы и зольных элементов в заболонной древесине сосен, произрастающих на различных верховых болотах Марийского Полесья

Элемент	Среднее содержание золы и зольных элементов в биотопах						
	Илюшкино	Тетеркино	45 км	30 км	Изи Куп	Кундыш	Кр. Яр
Зола	0,384	-	0,380	0,349			
Ca	1398,8	-	902,7	938,1	-	-	-
Mg	732,4	373,9	454,3	389,3	619,8	324,9	294,1
K	527,6	-	698,2	576,2	-	-	-
Mn	11,77	22,19	25,50	19,23	35,32	29,01	26,14
Fe	14,85	17,14	18,75	7,11	12,54	18,56	11,63
Zn	9,85	9,11	13,77	9,76	12,44	9,87	10,68
Cu	1,101	0,542	0,512	1,106	1,102	0,637	0,650
Pb	1,421	1,480	0,803	0,678	0,961	0,684	0,422
Co	0,895	-	-	0,603	-	-	-
Sr	0,973	-	-	0,760	-	-	-
Ni	0,424	0,799	0,171	0,163	0,318	0,784	0,426
Cd	0,121	0,165	0,112	0,141	0,532	0,161	0,121

Деревья, как и болотные кустарнички, обладают избирательностью извлечения зольных элементов из торфяного субстрата. Так, зольность заболонной древесины намного меньше зольности корнеобитаемого слоя торфа (табл. 5.14). В древесине, по сравнению с торфом, гораздо меньше железа (всего 1-4%), никеля, свинца и меди, но зато больше калия, кальция, марганца, а в ряде случаев и цинка. Торф и моховой покров, таким образом, являются, по сравнению с деревьями, более чувствительными индикаторами загрязнения среды.

Таблица 5.14 – Соотношение содержания зольных элементов в заболонной древесине сосен и в верхнем слое торфа на различных верховых болотах

Болото	Значение индекса потребления элемента							
	Ca	K	Mn	Fe	Zn	Cu	Pb	Ni
Илюшкино	7,81	1,69	2,98	0,01	0,96	0,23	0,15	0,15
45 км	2,12	11,64	6,23	0,04	3,87	0,28	0,28	0,18

Содержание золы и зольных элементов изменяется у деревьев не только в радиальном направлении, но варьирует в пределах длины их ствола. Закономерно изменяется в вертикальном направлении по стволу деревьев только содержание калия и марганца (табл. 5.15): содержание первого из них вначале неуклонно снижается от комля до начала кроны деревьев, затем резко увеличивается, вновь снижается, а потом постепенно повышается (рис. 5.10). Содержание марганца в древесине имеет два пика: в начале кроны деревьев и на их вершине (рис. 5.11). Содержание золы и остальных элементов бессистемно флуктуирует вокруг определенного уровня (рис. 5.12), что связано с приборными ошибками оценки и индивидуальными особенностями деревьев, доля влияния которых на общую дисперсию показателей превышает в большинстве случаев влияние градиента длины ствола.

Таблица 5.15 - Результаты дисперсионного анализа изменчивости содержания золы и зольных элементов в древесине сосен по градиенту протяженности их ствола

Элемент	Фактор дисперсии и значения его параметров				
	Градиент высоты ($F_{0,05} = 2,35$)		Деревья ($F_{0,05} = 3,49$)		Доля погрешности, %
	$F_{\text{факт.}}$	Доля влияния, %	$F_{\text{факт.}}$	Доля влияния, %	
Зола	0,60	16,3	5,48	29,6	54,1
Ca	0,66	20,3	2,99	18,4	61,3
K	5,61	36,8	38,19	50,1	13,1
Mn	3,96	45,5	13,67	31,5	23,0
Zn	0,52	12,1	8,77	41,1	46,8
Pb	0,70	4,6	61,94	82,1	13,3
Cu	1,42	38,1	1,57	8,4	53,5
Ni	0,78	23,9	2,39	14,7	61,4
Cd	1,21	5,2	99,68	86,1	8,6
Sr	0,56	5,9	34,70	73,1	21,0
Co	1,04	7,7	52,25	77,5	14,8

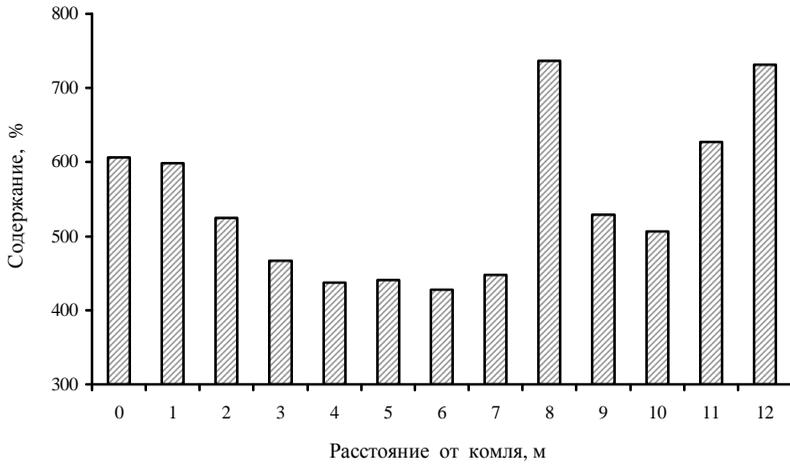


Рис. 5.10. Изменение содержания калия по градиенту длины ствола сосен

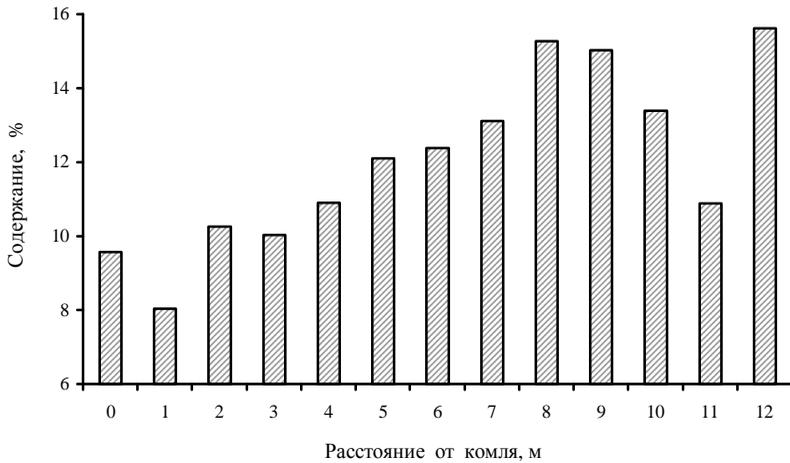


Рис. 5.11. Изменение содержания марганца по градиенту длины ствола сосен

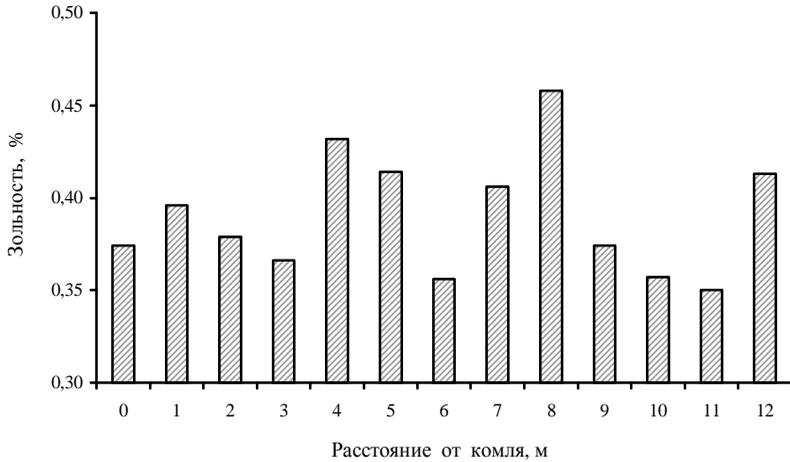


Рис. 5.12. Изменение зольности древесины сосен по длине ствола

Важным условием нормального протекания физиологических и биохимических процессов у деревьев является сбалансированность химического состава их тканей. Расчеты показали, что величина соотношения содержания зольных элементов в древесине сосен довольно изменчива. Источниками ее вариабельности являются индивидуальные особенности деревьев и периоды, во время которых произошло образование слоя древесины (табл. 5.16). Достоверность различий между различными отрезками времени статистически значима для соотношения лишь небольшого числа элементов. Так, величина соотношения Са/К, изменяется волнообразно, достигая наибольших значений в период с 1831 по 1910 годы (рис. 5.13), когда отмечалась восходящая фаза радиального прироста деревьев. Максимальная же величина соотношения К/Мп и К/Zn приходится на 1991-2010 годы (рис. 5.14), что связано скорее не с периодом времени, а с растворами минеральных веществ, которые находились в данный момент в этих слоях заболони. Соотношение других элементов изменяется во времени случайным образом, не проявляя строгой направленности. Наиболее существенное влияние на вариабельность соотношения содержания зольных элементов, как свидетельствуют приведенные данные, оказывают индивидуальные особенности деревьев, что необходимо принимать при отборе образцов для анализа в биотопах (для обеспечения погрешности оценки не выше 5% необходимо отбирать образцы с 15-20 деревьев).

Таблица 5.16 - Результаты разложения дисперсии величины пропорций содержания зольных элементов в древесине сосен на обуславливающие ее факторы

Пропорция элементов	Фактор дисперсии и значения его параметров				
	Возраст ($F_{0,05} = 2,66$)		Деревья ($F_{0,05} = 3,16$)		Доля погрешности, %
	$F_{\text{факт.}}$	Доля влияния, %	$F_{\text{факт.}}$	Доля влияния, %	
Ca/K	7,61	53,7	7,12	25,1	21,2
K/Mn	24,11	86,6	1,44	2,6	10,8
K/Zn	6,10	29,9	22,6	55,4	14,7
Mn/Zn	2,59	12,4	30,63	73,3	14,3
Zn/Cu	0,88	13,6	5,09	39,6	46,7

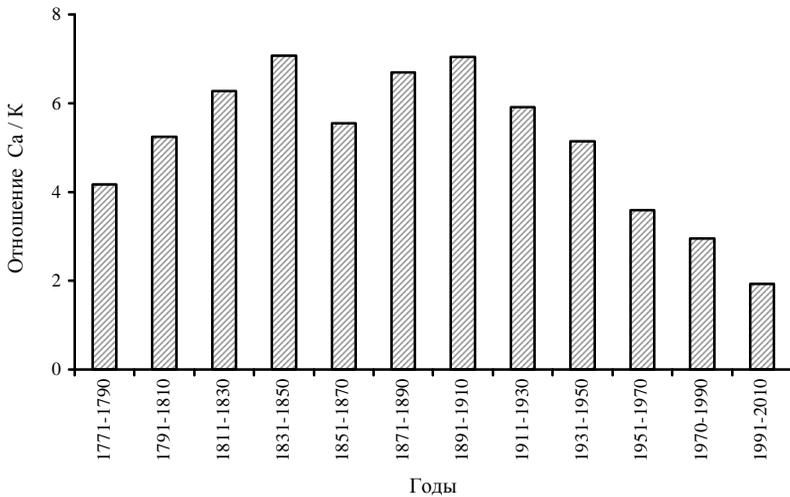


Рис. 5.13. Динамика отношения содержания Ca/K в древесине сосен на болоте

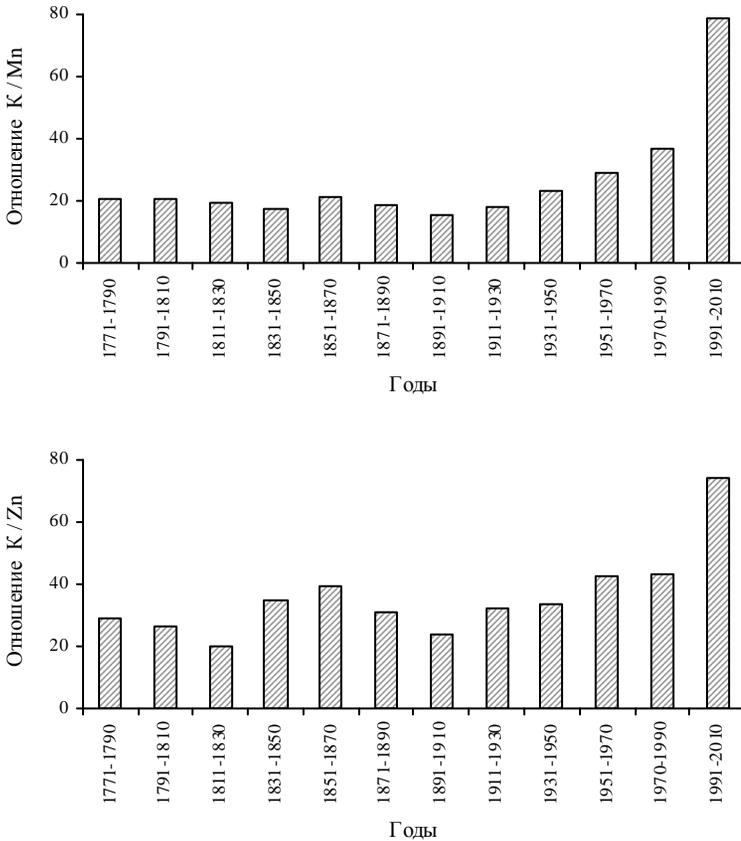


Рис. 5.14. Динамика отношения содержания зольных элементов в древесине сосен

Исследования показали, что зольность коры сосен в 4,1 раза выше, чем древесины. В коре больше кальция (в 3,6 раза), железа (в 2,1 раза), марганца и меди (в 1,8 раза), но меньше остальных зольных элементов, хотя ранговый ряд их содержания отличается лишь шлейфом из тяжелых металлов, стоящих позади меди (табл. 5.17). Содержание золы и зольных элементов в коре, также как и в древесине, очень изменчиво. Особенно сильно варьирует содержание никеля и кобальта. Менее же всего изменяется содержание магния и кальция. По величине коэффициента вариации элементы располагаются в следующий ранговый ряд: $Ni > Co > Pb > K > Mn > Fe > Cu > Sr > Cd > Zn > Ca > K$.

Таблица 5.17 - Пределы изменчивости содержания золы и зольных элементов в коре сосен на верховых болотах Марийского Полесья

Элемент	Параметры изменчивости содержания элементов* (N = 14)						
	M _x	min	max	S _x	m _x	V, %	p, %
Зола	1,474	0,764	1,954	0,376	0,100	25,5	6,8
Ca	4606,9	2880,6	6335,4	1088,0	290,8	23,6	6,3
Mg	404,2	365,3	472,0	46,7	19,1	11,5	4,7
K	335,0	142,3	967,5	245,0	65,5	73,1	19,5
Mn	29,82	11,71	63,79	17,41	4,65	58,4	15,6
Fe	22,92	9,15	51,56	11,01	2,94	48,0	12,8
Zn	20,81	13,40	27,10	5,07	1,36	24,4	6,5
Cu	1,849	0,314	2,947	0,879	0,235	47,5	12,7
Ni	0,383	0,037	2,002	0,657	0,176	171,4	45,8
Cd	0,373	0,152	0,682	0,164	0,044	44,0	11,8
Co	0,340	0,074	1,405	0,381	0,115	112,1	33,8
Pb	0,292	0,142	0,922	0,226	0,060	77,3	20,7
Sr	0,220	0,126	0,418	0,097	0,029	44,2	13,3
Сумма	5077,1	3507,8	7373,0	1081,4	326,0	21,3	6,4
Доля	37,5	29,7	53,7	7,1	2,1	19,0	5,7

Примечание: содержание золы и доля учетных элементов выражены в %, а содержание остальных элементов - в мг/кг абсолютно сухой массы коры.

5.4. Зольный состав сосновой хвои

Исследования показали, что содержание металлов в хвое сосны очень изменчиво (табл. 5.18). Особенно высока вариабельность содержания никеля, цинка и марганца. Меньше всего изменяется содержание в хвое магния, который занимает лидирующее положение в ранговом ряду оцененных нами металлов. Главный фактор изменчивости содержания металлов - индивидуальные особенности деревьев (табл. 5.19). Исключением из этого правила является железо, вариабельность содержания которого определяется в основном возрастом хвои (табл. 5.20). В двухлетней хвое значительно больше марганца и цинка, а содержание магния, наоборот, ниже, что согласуется с данными различных исследователей (Никонов, Баскова, Сизов, 1987; Лукина и др., 1994).

Таблица 5.18 - Изменчивость содержания элементов в хвое сосновых молодняков

Элемент	Значения статистических показателей, мг/кг (N = 69)					
	M _x	Min	Max	S _x	m _x	V, %
Mg	1988,0	530,0	3091,6	555,2	66,8	27,9
Mn	277,1	85,7	846,1	141,4	17,0	51,0
Zn	56,4	30,8	169,1	22,0	2,61	56,4
Fe	37,3	18,1	68,1	11,8	1,39	31,5
Pb	2,85	1,56	9,00	0,96	0,12	33,7
Cu	2,11	0,69	5,85	0,90	0,11	42,5
Ni	1,41	0,26	5,65	0,99	0,12	70,2
Cd	0,34	0,17	0,93	0,10	0,01	30,3

Таблица 5.19 - Результаты дисперсионного анализа изменчивости содержания элементов в хвое сосновых молодняков на верховых болотах

Элемент	Фактор дисперсии и значения его параметров (F _{0,05} = 4,15)				
	Условия биотопа		Возраст хвои		Доля влияния деревьев, %
	F _{факт.}	Доля влияния, %	F _{факт.}	Доля влияния, %	
Mg	0,36	0,5	20,88	29,2	70,3
Mn	2,13	4,1	6,33	12,1	83,8
Zn	9,11	12,4	19,10	26,0	66,6
Fe	0,24	0,1	117,6	71,2	28,7
Pb	7,91	12,9	8,62	14,1	73,0
Cu	2,34	5,0	0,08	0,2	94,8
Ni	0,00	0,0	0,02	0,1	99,9
Cd	0,49	1,1	0,02	0,1	98,8

Таблица 5.20 - Различие в содержании элементов в сосновой хвое разного возраста

Элемент	Содержание элементов (M _x ± m _x мг/кг) в хвое разных лет					
	Гарь 1972 года (t _{0,05} = 2,05)			Вырубка 1988 года (t _{0,05} = 2,02)		
	2008 г.	2007 г.	t _{факт.}	2008 г.	2007 г.	t _{факт.}
Mg	2128,4 ± 115,8	1803,6 ± 116,4	1,98	2289,0 ± 76,5	1365,9 ± 157,9	5,26
Mn	210,9 ± 19,6	309,1 ± 28,2	2,86	251,5 ± 23,0	377,1 ± 62,8	1,88
Zn	41,2 ± 1,59	58,1 ± 4,18	3,78	51,8 ± 2,10	83,8 ± 9,70	3,22
Fe	33,3 ± 0,76	48,9 ± 1,80	7,98	27,1 ± 0,77	50,8 ± 2,68	8,50
Pb	2,29 ± 0,09	2,70 ± 0,12	2,73	3,06 ± 0,24	3,28 ± 0,25	0,63
Cu	1,82 ± 0,27	2,12 ± 0,34	0,69	2,23 ± 0,13	2,20 ± 0,13	0,16
Ni	0,92 ± 0,073	1,56 ± 0,313	1,99	1,79 ± 0,213	0,97 ± 0,248	2,51
Cd	0,35 ± 0,043	0,34 ± 0,020	0,21	0,32 ± 0,014	0,34 ± 0,027	0,66

Достоверно различаются между собой по содержанию в хвое ряда металлов также и биотопы (табл. 5.21). Так, на вырубке содержание цинка и свинца в хвое всех возрастов значительно выше, чем на гари, что связано, вероятно, с близким расположением первого из этих биотопов к автомагистрали. В однолетней хвое на вырубке более высоко также содержание никеля, а железа, наоборот, ниже. Двухлетняя же хвоя в данном биотопе отличается пониженным содержанием магния.

Таблица 5.21 - Содержание металлов в хвое сосновых молодняков в разных биотопах

Элемент	Содержание элементов ($M_x \pm m_x$ мг/кг) и их различие между биотопами					
	Однолетняя хвоя ($t_{0,05} = 2,02$)			Двухлетняя хвоя ($t_{0,05} = 2,06$)		
	Гарь	Вырубка	$t_{\text{факт.}}$	Гарь	Вырубка	$t_{\text{факт.}}$
Mg	2128,4 ± 115,8	2289,0 ± 76,5	1,16	1803,6 ± 116,4	1365,9 ± 157,9	2,23
Mn	210,9 ± 19,6	251,5 ± 23,0	1,34	309,1 ± 28,2	377,1 ± 62,8	0,99
Zn	41,2 ± 1,59	51,8 ± 2,10	4,02	58,1 ± 4,18	83,8 ± 9,70	2,43
Fe	33,3 ± 0,76	27,1 ± 0,77	5,73	48,9 ± 1,80	50,8 ± 2,68	0,59
Pb	2,29 ± 0,09	3,06 ± 0,24	3,01	2,70 ± 0,12	3,28 ± 0,25	2,09
Cu	1,82 ± 0,27	2,23 ± 0,13	1,37	2,12 ± 0,34	2,20 ± 0,13	0,22
Ni	0,92 ± 0,073	1,79 ± 0,213	3,86	1,56 ± 0,313	0,97 ± 0,248	1,48
Cd	0,35 ± 0,043	0,32 ± 0,014	0,66	0,34 ± 0,020	0,34 ± 0,027	0,00

Анализ собранного материала показал, что характер распределения содержания элементов в хвое сосновых молодняков, произрастающих на олиготрофных болотах Марийского Полесья, находящихся вдали от промышленных центров, совершенно иной, чем в зонах воздействия крупных промышленных загрязнителей (Ярмишко, 1997; Цветков, 2003; Лянгузова, 1990; Лукина, Никонов, Райтио, 1994). Так, магния и цинка в 2-2,5 раза выше, а железа, меди и никеля на порядок ниже, чем в сосняках Кольского полуострова в зоне воздействия комбинатов «Печенганикель» и «Североникель». По содержанию же марганца наши сосняки существенно не отличаются от древостоев в зонах промышленного загрязнения.

Важным условием нормального функционирования хвои является не только содержание в ней того или иного элемента, но и сбалансированность химического состава, поскольку одни из них могут либо ингибировать, либо стимулировать поглощение растениями других (Кра-

мер, Козловский, 1963; Лархер, 1978). Так, к примеру, железо антагонистически взаимодействует с цинком и марганцем: увеличение его содержания приводит к обеднению тканей хвои этими металлами. Уменьшение содержания цинка может быть обусловлено также повышением содержания меди. Результаты нашего исследования показали, что между содержанием в хвое разных металлов отмечается в основном довольно слабая взаимосвязь (табл. 5.22 и 5.23).

Таблица 5.22 - Матрица коэффициентов корреляции между содержанием элементов в однолетней хвое

Элемент	Значение коэффициента парной корреляции между элементами						
	Mg	Mn	Zn	Fe	Pb	Cu	Ni
Гарь 1972 года (N = 15)							
Mg	1,000						
Mn	0,289	1,000					
Zn	0,401	0,085	1,000				
Fe	0,313	0,222	0,217	1,000			
Pb	0,013	-0,550	0,223	0,454	1,000		
Cu	0,086	-0,279	0,130	-0,156	0,299	1,000	
Ni	-0,156	-0,215	0,285	-0,058	0,192	0,684	1,000
Cd	0,651	0,450	0,169	0,325	0,033	-0,039	-0,364
Вырубка 1988 года (N = 31)							
Mg	1,000						
Mn	0,066	1,000					
Zn	0,437	0,534	1,000				
Fe	0,164	0,454	0,479	1,000			
Pb	0,065	0,135	0,181	0,028	1,000		
Cu	0,047	0,365	0,503	0,474	0,214	1,000	
Ni	-0,291	0,072	-0,227	0,105	-0,188	-0,170	1,000
Cd	0,255	0,126	0,517	0,087	0,206	0,090	-0,223

Большое влияние на тесноту взаимосвязей оказывают возраст хвои и условия биотопа, различающиеся между собой, в частности, по химическому составу грунтовых вод. В однолетней хвое сосновых молодняков на гарь 1972 года достоверно установлено наличие антагонистических отношений между марганцем и свинцом, а в двухлетней – между магни-

ем и железом. На вырубке достоверность наличия антагонистических отношений не доказана. Положительные взаимосвязи между зольными элементами в хвое проявляются гораздо чаще. Так, в однолетней хвое на гари эти отношения достоверно установлены между парами Mg-Cd и Cu-Ni. На вырубке в хвое этого же возраста положительных взаимосвязей гораздо больше. В двухлетней хвое сосновых молодняков на гари достоверность наличия положительных отношений между элементами не доказана, а на вырубке достоверно установлен этот тип взаимосвязи между парами Mn-Cu, Fe-Pb, Pb-Cd и Cu-Cd. Химические элементы по их содержанию в хвое разного возраста и разных биотопов объединяются между собой в совершенно разные кластеры (рис. 5.15 и 5.16).

Таблица 5.23 - Матрица коэффициентов корреляции между содержанием элементов в двухлетней хвое

Элемент	Значение коэффициента парной корреляции между элементами						
	Mg	Mn	Zn	Fe	Pb	Cu	Ni
Гарь 1972 года (N = 15)							
Mg	1,000						
Mn	-0,147	1,000					
Zn	0,207	-0,026	1,000				
Fe	-0,602	0,415	-0,132	1,000			
Pb	0,406	-0,117	0,219	-0,172	1,000		
Cu	-0,047	0,130	-0,020	0,468	-0,343	1,000	
Ni	-0,204	0,029	-0,303	-0,018	0,005	-0,125	1,000
Cd	0,207	0,449	0,132	-0,081	0,354	-0,197	-0,255
Вырубка 1988 года (N = 12)							
Mg	1,000						
Mn	-0,350	1,000					
Zn	-0,020	0,418	1,000				
Fe	-0,314	0,382	0,325	1,000			
Pb	0,239	0,032	0,043	0,626	1,000		
Cu	-0,170	0,590	0,538	0,513	0,566	1,000	
Ni	0,563	-0,520	0,072	-0,440	-0,023	-0,127	1,000
Cd	0,059	0,057	0,173	0,542	0,841	0,694	0,122

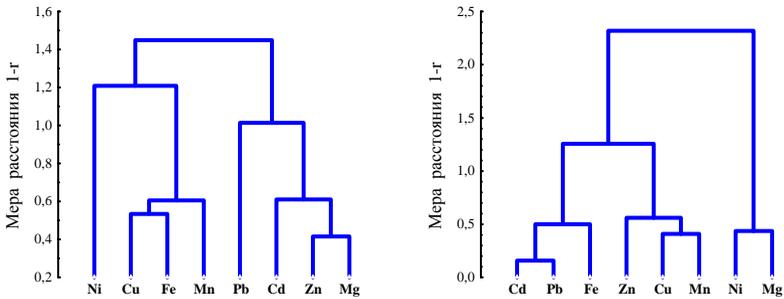


Рис. 5.15. Дендрогаммы сходства содержания химических элементов в однолетней (слева) и двухлетней хвое сосновых молодняков на вырубке в олиготрофном болоте

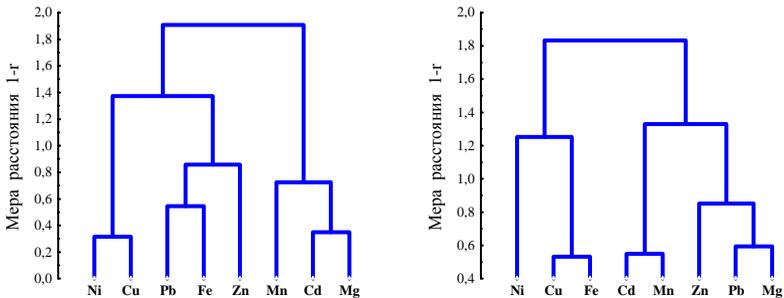


Рис. 5.16. Дендрогаммы сходства содержания химических элементов в однолетней (слева) и двухлетней хвое сосновых молодняков на гари в олиготрофном болоте

Соотношение содержания элементов в хвое не является стабильным, а подвержено весьма значительным изменениям (табл. 5.24). Особенно высока вариабельность соотношения магния и марганца, а меньше всего изменяется соотношение между магнием и цинком. Главным фактором изменчивости соотношения содержания металлов, особенно Mg/Mn, Mn/Zn и Mn/Fe, являются, в большинстве случаев, индивидуальные особенности деревьев (табл. 5.25). Исключением из этого правила является соотношение между магнием и цинком, вариабельность значений которого определяется в основном условиями биотопа. Установлено достоверное влияние на величину пропорций Mg/Mn, Mg/Zn и Mg/Fe возраста хвои: в однолетней хвое их значение в 1,61...3,03 раза выше, чем в двухлетней (табл. 5.26). Биотопы достоверно различаются между собой по величине отношения Mg/Zn, Mg/Fe и Mn/Fe в однолетней хвое и отношения Mg/Zn в двухлетней хвое (табл. 5.27, рис. 5.17).

Таблица 5.24 - Изменчивость соотношения содержания элементов в хвое сосновых молодняков

Соотношение элементов	Значения статистических показателей, доля единицы (N = 69)					
	M_x	Min	Max	S_x	m_x	V, %
Mg / Mn	9,40	1,16	29,83	5,85	0,70	62,3
Mg / Zn	39,17	6,40	72,59	14,63	1,76	37,3
Mg / Fe	60,76	11,71	118,98	27,86	3,35	45,8
Mn / Zn	5,08	1,23	11,22	2,27	0,27	44,8
Mn / Fe	7,62	2,09	17,51	3,40	0,41	44,7

Таблица 5.25 - Результаты дисперсионного анализа изменчивости соотношения содержания элементов в хвое сосновых молодняков на верховых болотах

Соотношение элементов	Фактор дисперсии и значения его параметров ($F_{0,05} = 4,15$)				
	Условия биотопа		Возраст хвои		Доля влияния деревьев, %
	$F_{\text{факт.}}$	Доля влияния, %	$F_{\text{факт.}}$	Доля влияния, %	
Mg / Mn	0,02	0,0	13,38	23,0	77,0
Mg / Zn	12,33	8,9	79,57	57,4	33,7
Mg / Fe	0,87	0,7	72,80	57,0	42,3
Mn / Zn	0,66	1,5	0,03	0,1	98,4
Mn / Fe	3,36	6,9	0,60	1,2	91,9

Таблица 5.26 - Соотношение содержания элементов в хвое разного возраста

Соотношение элементов	Соотношение содержания элементов в хвое разных биотопов и годов					
	Гарь 1972 года ($t_{0,05} = 2,05$)			Вырубка 1988 года ($t_{0,05} = 2,02$)		
	2008 г.	2007 г.	$t_{\text{факт.}}$	2008 г.	2007 г.	$t_{\text{факт.}}$
Mg / Mn	11,38 ± 1,22	6,82 ± 0,98	2,91	11,53 ± 1,25	5,35 ± 1,36	3,34
Mg / Zn	52,06 ± 2,43	32,34 ± 2,48	5,68	45,27 ± 1,55	17,87 ± 2,26	9,98
Mg / Fe	64,00 ± 3,29	38,34 ± 3,64	5,23	85,83 ± 3,36	28,35 ± 4,36	10,44
Mn / Zn	5,21 ± 0,54	5,66 ± 0,65	0,53	4,84 ± 0,41	4,73 ± 0,76	0,13
Mn / Fe	6,34 ± 0,56	6,30 ± 0,54	0,05	9,18 ± 0,73	7,35 ± 1,13	1,36

Таблица 5.27 - Соотношение содержания элементов в хвое сосны разных биотопов

Соотношение элементов	Соотношение содержания элементов и их различие между биотопами					
	Однолетняя хвоя ($t_{0,05} = 2,02$)			Двухлетняя хвоя ($t_{0,05} = 2,06$)		
	Гарь	Вырубка	$t_{\text{факт.}}$	Гарь	Вырубка	$t_{\text{факт.}}$
Mg / Mn	$11,38 \pm 1,22$	$11,53 \pm 1,25$	0,84	$6,82 \pm 0,98$	$5,35 \pm 1,36$	0,88
Mg / Zn	$52,06 \pm 2,43$	$45,27 \pm 1,55$	2,36	$32,34 \pm 2,48$	$17,87 \pm 2,26$	4,31
Mg / Fe	$64,00 \pm 3,29$	$85,83 \pm 3,36$	4,64	$38,34 \pm 3,64$	$28,35 \pm 4,36$	1,76
Mn / Zn	$5,21 \pm 0,54$	$4,84 \pm 0,41$	0,54	$5,66 \pm 0,65$	$4,73 \pm 0,76$	0,93
Mn / Fe	$6,34 \pm 0,56$	$9,18 \pm 0,73$	3,09	$6,30 \pm 0,54$	$7,35 \pm 1,13$	0,84

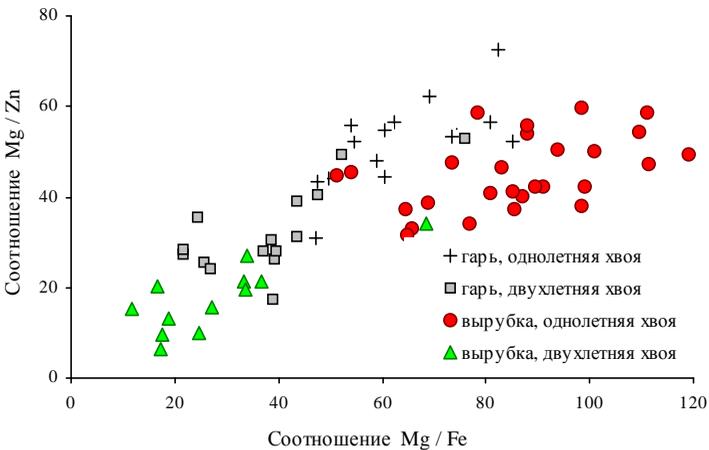


Рис. 5.17. Области рассеивания точек в пространстве значений соотношения содержания элементов в хвое сосновых молодняков на верховых болотах

Оценка параметров состояния хвои важна не сама по себе, а для диагностики жизнеспособности деревьев и древостоев в целом. Результаты исследований показали, что значения многих параметров хвои не зависят от размеров деревьев и слабо связаны в большинстве случаев с величиной текущего годичного прироста в высоту (табл. 5.28). Корреляционный анализ позволил выявить достоверное наличие прямой и умеренной связи между величиной прироста и содержанием в однолетней и двухлетней хвое цинка, входящего в состав активных ферментов растений. Положительная корреляция прироста отмечена также с содержанием в однолетней хвое меди и никеля, что пока не поддается объяснению, поскольку эти металлы токсичны для растений. Возможно,

что малая их концентрация оказывает стимулирующее действие. Обратная умеренная связь текущего прироста деревьев отмечена между соотношением содержания магния и цинка в одно- и двухлетней хвое, а также содержанием железа в однолетней хвое и магния в двухлетней.

Таблица 5.28 - Влияние размеров деревьев и величины их прироста в высоту на параметры состояния хвои

Параметр	Значения коэффициентов корреляции между параметрами				
	Высота деревьев (H)	Диаметр деревьев (D)	Отношение H / D ²	Прирост в высоту	
				2008 года	2007 года
<i>Однолетняя хвоя 2008 года (N = 42)</i>					
Зольность хвои	-0,046	0,077	-0,126	0,170	0,218
Содержание Mg	-0,169	-0,339	0,382	-0,064	-0,104
Содержание Mn	0,108	-0,013	0,210	0,217	0,094
Содержание Zn	0,124	-0,094	0,303	0,457	0,306
Содержание Fe	-0,100	-0,009	0,060	-0,429	-0,499
Содержание Pb	-0,148	-0,135	0,121	0,142	0,113
Содержание Cu	-0,009	-0,118	0,130	0,358	0,295
Содержание Ni	0,174	0,168	-0,150	0,349	0,410
Содержание Cd	-0,139	-0,143	0,135	-0,128	-0,158
Соотношение Mg / Zn	-0,300	-0,200	0,008	-0,570	-0,453
Соотношение Mg / Fe	-0,033	-0,196	0,190	0,220	0,252
Соотношение Mn / Zn	0,031	0,056	0,028	-0,052	-0,108
Соотношение Mn / Fe	0,162	0,020	0,159	0,357	0,253
<i>Двухлетняя хвоя 2007 года (N = 30)</i>					
Зольность хвои	0,093	-0,038	-0,230	0,324	0,250
Содержание Mg	0,198	-0,040	-0,335	-0,375	-0,365
Содержание Mn	0,013	-0,104	0,345	0,248	0,115
Содержание Zn	0,069	-0,063	0,264	0,543	0,390
Содержание Fe	-0,422	0,122	0,436	0,013	-0,087
Содержание Pb	-0,029	0,028	0,110	0,266	0,202
Содержание Cu	-0,200	-0,117	0,249	0,022	-0,062
Содержание Ni	0,138	-0,128	-0,036	-0,178	-0,222
Содержание Cd	-0,162	0,014	-0,024	-0,027	-0,107
Соотношение Mg / Zn	0,017	0,135	-0,218	-0,688	-0,626
Соотношение Mg / Fe	0,280	0,380	-0,360	-0,301	-0,270
Соотношение Mn / Zn	-0,046	-0,093	0,121	-0,192	-0,221
Соотношение Mn / Fe	0,166	-0,010	0,213	0,252	0,143

В хвое, как показали исследования, содержится больше золы и зольных элементов, чем в древесине сосен (табл. 5.29). По отношению же к верхнему слою торфа концентрация в ней золы и многих металлов гораздо ниже. Исключение составляют лишь марганец и цинк, которых в хвое намного больше, чем в торфе.

Таблица 5.29 – Соотношение содержания золы и металлов в хвое по отношению к заболонной древесине сосен и верхнему слою торфа на гари в болоте «Илюшкино»

Элемент	Содержание элементов в хвое по отношению к ...			
	древесине		торфе	
	однолетняя	двухлетняя	однолетняя	двухлетняя
Зола	5,44	6,04	0,32	0,36
Mg	2,91	2,46	2,51	2,13
Mn	17,92	26,26	13,27	19,45
Zn	4,18	5,90	6,08	8,57
Fe	2,24	3,29	0,02	0,03
Pb	1,61	1,90	0,31	0,37
Cu	1,65	1,93	0,53	0,62
Ni	2,17	3,68	0,49	0,84
Cd	2,89	2,81	1,06	1,03

На основании исследований, проведенных по данному разделу работы на болотах Марийского Полесья, можно сделать ряд выводов:

1. Торф и обитающие на нем фитоценозы существенно различаются между собой по зольности и составу зольных элементов: наиболее высокую зольность имеет торф, а наименьшую – древесина сосны. Больше всего содержится в торфе железа. За ним следуют магний, кальций и калий. На порядок меньше содержится в нем марганца, цинка, свинца, меди и хрома, никеля и стронция. Замыкают ранговый ряд кобальт и кадмий. Болотная растительность потребляет зольные элементы избирательно, в результате чего в ней преобладают кальций, магний и калий.

2. Содержание золы и зольных элементов, а также их соотношения друг с другом, очень изменчиво во всех компонентах болотных биогеоценозов. Их вариабельность, обусловленная действием как абиотических, так и биоценологических факторов, указывает на необходимость

взятия при исследованиях большого числа образцов, позволяющего снизить возможные погрешности оценки и делать уверенные выводы.

3. Состав торфа изменяется не только между биотопами, но и варьирует по градиенту глубины его залегания, что связано как с протеканием сукцессий, так и с антропогенной деятельностью, свидетельством чего является значительная концентрация в верхних слоях железа и тяжелых металлов, лучшим индикатором которых являются мхи.

4. Основное хранилище зольных элементов в фитоценозе - стволы древесных растений. Более всего содержится в древесине, как и в кустарничках, кальция. За ним следуют магний и калий. На порядок меньше содержится в ней марганца, железа и цинка. Замыкают ранговый ряд элементов кадмий и никель.

5. Содержание золы и зольных элементов в древесине довольно изменчиво как в пространстве, так и во времени. Особенно сильно варьирует в ней содержание никеля, кадмия и стронция. Менее же всего изменяется содержание золы и магния. Увеличения содержания в древесине тяжелых металлов в современный период не наблюдается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, содержание изложенного материала свидетельствует о том, что сфагновые болота Марийского Полесья являются сложной природной самоорганизующейся и саморазвивающейся системой, образованной множеством разнообразных биологических элементов, связанных воедино общей целью борьбы за существование в условиях ограниченных ресурсов среды и иерархически соподчиненных друг другу, движимую внутренними противоречиями и управляемую посредством эффективных обратных связей. Они, вместе с тем, - элемент географической оболочки, который связан функционально и генетически с геологическим строением поверхности суши, рельефом, режимом и гидрохимическим составом стока вод, а также климатом.

Большинство сфагновых болот Марийского Полесья покрыто древесной растительностью, в основном сосновой, таксационные показатели которой изменяются под действием различных факторов в очень больших пределах. Многие массивы сосняков сфагновых практически не затронуты хозяйственной деятельностью и развиваются в естественном спонтанном режиме многие сотни лет, часто достигая состояния климакса, который нарушают лишь природные аномалии. Восстановление древостоев после природных и антропогенных нарушений происходит на верховых болотах Марийского Полесья довольно успешно, хотя в ряде случаев оно растянуто во времени. Деревья сосны доживают в этих условиях до предельного физиологического возраста, достигающего 300-350 лет. Многометровые же залежи накопившегося в них торфа являются не только хранилищем углерода, но и информации о ходе природных процессов, протекавших на данной территории в течение многих тысяч лет. Это качество сфагновых болот делает их идеальными объектами для проведения биогеоценотических, геодинамических и климатологических исследований.

Вопросы, затронутые в настоящей работе, не исчерпывают всего круга задач по изучению структурно-функциональной организации, динамики и экологической роли сфагновых болот, а характеризуют лишь небольшую их часть. Авторы также прекрасно осознают, что им не удалось в полной мере решить всех поставленных задач, однако считают свою работу не бесполезной и надеются, что их книга способна вызвать интерес у пытливых исследователей к изучению этих уникальных объектов природы.

Библиографический список

Абашкин, С.А. Климатическая цикличность и влияние ее на некоторые отрасли хозяйственной деятельности человека и биологические процессы в Барабе / С.А. Абашкин // Природные циклы Барабы и их хозяйственное значение. - Новосибирск: Наука, 1982. С. 55-65.

Аболин, Р.И. Опыт эпигенологической классификации болот / Р.И. Аболин // Болотоведение. - 1914.- Вып. 3-4. - С. 1-55.

Аболин, Р.И. К вопросу о классификации болот северо-западной области / Р.И. Аболин // Материалы по опытно-мелиоративному делу. - М.: Гос. ин-т с.-х. мелиораций, 1928. - Т. 2. - С. 3-55.

Абрамов, Н.В. Флора Республики Марий Эл / Н.В. Абрамов. - Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. - 164 с.

Аверьянов, А.Н. Системное познание мира: методологические проблемы / А.Н. Аверьянов. - М.: Полииздат, 1985. - 263 с.

Агроклиматические ресурсы Марийской АССР. - Л.: Гидрометеоздат, 1972. - 108 с.

Алексеева, Р.Н. Аапа-болота среднего течения р. Печоры / Р.Н. Алексеева // Типы болот СССР и принципы их классификации. - Л.: Наука, 1974. С. 62-68.

Алексеева, Р.Н. Болота Припечорья / Р.Н. Алексеева.-Л.: Наука, 1988.- 168 с.

Алексеева, Р.Н. Особенности современных болот бассейна р. Усы / Р.Н. Алексеева // Лесоведение. - 2010. - № 3. - С. 53-58.

Андреев, С.Г. Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейнах озера Байкал / С.Г. Андреев, Е.А. Ваганов, М.М. Наурызбаев, А.К. Тулохонов // География и природные ресурсы. - 2001. - № 4. - С. 43-49.

Анненская, Г.Н. Последствия экстремальных условий погоды в различных типах природных территориальных комплексов / Г.Н. Анненская, И.И. Мамай // Вестник МГУ. Сер. географ. - 1975. - № 1. - С. 101-105.

Анучин, Н.П. Лесная таксация / Н.П. Анучин.- М.: Высшая школа, 1971. - 509 с.

Арефьева, В.А. О подтоплении лесов грунтовыми водами / В.А. Арефьева, А.О. Кеммерих // Лес. хоз-во. - 1951. - № 8. - С. 62-64.

Аткин, А.С. Закономерности формирования органической массы в лесных сообществах / А.С. Аткин: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. - Екатеринбург, 1994. - 40 с.

Афифи, А. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ / А. Афифи, С. Эйзен. - М.: Мир, 1982. - 488 с.

Баденкова, С.В. Распределение свинца в разрезе верховых торфяников как показатель нарастающего загрязнения атмосферы / С.В. Баденкова, О.П. Добродеев, Т.Г. Сухова // Вестник Моск. ун-та. - Сер. 5. География. - 1982. - № 3.

Базилевич, Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н.И. Базилевич. - М.: МГУ, 1993. - 194с.

Базилевич, Н.И. Продуктивность и биологический круговорот в моховых болотах Южного Васюганья / Н.И. Базилевич // Растительные ресурсы. - 1967.- Т.3, вып. 4. - С.43-50.

Базилевич, Н.И. Продуктивность растительного покрова Земли, общие закономерности размещения и связь с факторами климата / Н.И. Базилевич, А.В. Дроздов, Л.Е. Родин // Журн. Общ. биол. - 1968. - Т. 29, № 3. - С. 261-271.

Баландина, Т.П. Хамедафне обыкновенная / Т.П. Баландина, П.В. Мусина // Биологическая флора Московской области. - М.: МГУ, 1990. С. 165-178.

Бахнов, В.К. Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса / В.К. Бахнов. – Новосибирск: Наука, 1986. – 193 с.

Бахнов, В.К. Биогеохимия болотного почвообразования (почвенно-биосферные аспекты) / В.К. Бахнов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: Новосибирск, 2006. – 36 с.

Белькевич, П.И., Ионнообменные свойства торфа. Сообщение 1. / П.И. Белькевич, Л.Р. Чистова // Тр. Ин-та торфа АН БССР, 1957. Т. 6. С. 130-141.

Бенькова, А.В. Ширина годичного кольца как показатель гетерогенности естественных и искусственных лесных насаждений / А.В. Бенькова, В.В. Тарасова // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. – Красноярск, 2004. С. 404-406.

Берталанфи, Л. Общая теория систем: критический обзор / Л. фон Берталанфи // Исследования по общей теории систем. - М.: Прогресс, 1969. С. 23-92.

Биологическая продуктивность лесов Поволжья / Отв. ред. С.Э. Вомперский. – М.: Наука, 1982. – 240 с.

Битвинкас, Т.Т. Дендроклиматические исследования / Т.Т. Битвинкас. - Л.: Гидрометеиздат, 1974. - 172 с.

Битвинкас, Т.Т. Пространственные изменения климата и годичные кольца деревьев / Т.Т. Битвинкас. – Каунас, 1981. – 102 с.

Благовещенский, И.В. Структура растительного покрова, систематический, географический и эколого-биологический анализ флоры болотных экосистем центральной части Приволжской возвышенности / И.В. Благовещенский: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Ульяновск, 2006. – 48 с.

Блинцов, И.К. О роли микрорельефа в лесосошении / И.К. Блинцов, В.А. Ипатьев // Лесоведение и лесное хозяйство: Республ. межведомст. сб. Вып. 8. – Минск: Вышэйшая школа, 1974. С. 110-113.

Богачев, А.В. Уравнение образующей ствола / А.В. Богачев // Лесоведение. – 2006. - № 5. – С. 50-57.

Богдановская-Гиенэф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива) / И.Д. Богдановская-Гиенэф. – Л.: Наука, 1969. – 187 с.

Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим / Под ред. К.Е. Иванова, С.М. Смирнова. – Л.: Гидрометеиздат, 1976. – 447 с.

Бондаренко, Н.Ф. Водно-физические свойства торфяников / Н.Ф. Бондаренко, Н.П. Коваленко. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 159 с.

Боч, М.С. О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания / М.С. Боч // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Л.: Наука, 1972. С. 39-53.

Боч, М.С. Экосистемы болот СССР / М.С. Боч, В.В. Мазинг. – Л.: Наука, 1979. – 188 с.

Боч, М.С. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны / М.С. Боч, В.А. Смагин // Тр. БИН. – СПб., 1993.

Боч, М.С. Содержание и скорость аккумуляции углерода в болотах бывшего Советского Союза / М.С. Боч, К. И. Кобак, Т.П. Кольчугина, Т. Винсон // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1994. – Т. 99, вып. 4. – С. 59-69.

Бузыкин, А.И. Характеристика динамики радиального прироста древостоев / А.И. Бузыкин, И.С. Дашковская, Р.Г. Хлебопрос // Лесоведение. 1986. - № 6. -С. 31-38.

Бузыкин, А.И. Динамика радиального прироста хвойных разного ценоотического положения в Приангарье / А.И. Бузыкин, И.С. Дашковская, В.П. Черкашин // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 79-86.

Буркат, С.К. О взаимодействии торфяных гуминовых кислот с солями тяжелых металлов / С.К. Буркат // Журн. прикладной химии. – 1960. – Т. 33, № 9. – С. 2378-2381.

Ваганов, Е.А. Анализ формирования первичной продуктивности лесов / Е.А.Ваганов, А.В. Кочаев, О.С. Ватковский. - М.: Наука, 1976. – 116 с.

Ваганов, Е.А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 245 с.

Ваганов, Е.А. Дендрохронологический анализ роста сосны в лесоболотных фитоценозах Томской области / Е.А. Ваганов, А.В. Качаев // Лесоведение.- 1992.- № 6.- С. 3-10.

Валетов, В.В. Структура первичной продукции болотных лесов / В.В. Валетов, М.В. Кудин, Л.П. Смоляк. – Минск: Наука и техника, 1985. – 240 с.

Варгас де Бедемар, А.Р. Исследования запаса и прироста лесонасаждений С.-Петербургской губернии / А.Р. Варгас де Бедемар. – СПб., 1850. – 262 с.

Васильева, Д.П. Ландшафтная география Марийской АССР / Д.П. Васильева. - Йошкар-Ола: Маркнигоиздат, 1979. - 134 с.

Ватковский, О.С. Анализ формирования первичной продуктивности лесов / О.С. Ватковский. - М.: Наука, 1976. - 116 с.

Вашкевич, Л.Ф. Микроэлементы в болотных почвах / Л.Ф. Вашкевич // Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Т. 2. – Иваново-Франковск, 1978. С. 177-178.

Вебер, К. Строение и растительность болот Северной Германии // Землеведение. –1908. - № 3. С. 65-96.

Веденов, М.Ф. Соотношения структуры и функции в живой природе / М.Ф. Веденов, В.И. Кремянский. - М.: Знание, 1966. - 48 с.

Веретенников, А.В. Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве / А.В. Веретенников. - М.: Наука, 1968. - 214 с.

Вильямс, В.Р. Почвоведение / В.Р. Вильямс. – М.: Сельхозгиз, 1949. - 471 с.

Вихров, В.Е. Некоторые принципы дендроклиматологии / В.Е. Вихров, Б.А. Колчин // Вопросы лесного хозяйства, лесной и химической промышленности.- Минск, 1967. С. 22-37.

Вомперский, С.Э. Микрорельеф поверхности заболоченных и болотных почв и его лесоводственное значение / С.Э. Вомперский // Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. – М.: Наука, 1966. С. 96-111.

Вомперский, С.Э. Биологические основы эффективности лесоосушения / С.Э. Вомперский. – М.: Наука, 1968. – 312 с.

Вомперский, С.Э. Вертикально-фракционная структура и первичная продуктивность сосняков болотного ряда / С.Э. Вомперский, А.И. Иванов // Лесоведение. - 1978. - № 6. - С. 39-45.

Вомперский, С.Э. Первичная биологическая продуктивность болотных сосняков / С.Э. Вомперский, А.А. Иванов. // Биогеоэкологическое изучение болотных лесов в связи с опытной мелиорацией. - М.: Наука, 1982. - С. 64-68.

Вомперский, С.Э. Лес и болото: особенности круговорота веществ и проявления биосферной роли / С.Э. Вомперский // Лесоведение.- 1991.- № 6.- С. 54-64.

Вомперский, С.Э. Биосферное значение болот в углеродном цикле / С.Э. Вомперский // Природа. 1994а. - № 7. – С. 44-50.

Вомперский, С.Э. Роль болот в круговороте углерода / С.Э. Вомперский // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. Вып. XI: Биогеоэкологические особенности болот и их рациональное использование. - М.: Наука, 1994б. С. 5-37.

Вомперский, С.Э. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия / С.Э. Вомперский, А.А. Спирин, О.П. Цыганова, Н.А. Валяева, Д.А. Майков // Изв. РАН. Сер. географ. – 2005. - № 5. – С. 39-50.

Воронков, П.П. Некоторые черты формирования химического состава воды озер Карельского перешейка / П.П. Воронков, Н.К. Соколова // Тр. ГГИ. – 1949. – Вып. 17(71). – С. 59-67.

Воронков, П.П. Основные черты формирования режима ионного состава поверхностных вод в условиях Севера / П.П. Воронков // Тр. ГГИ. – 1951. Вып. 33(87). - С. 64-128.

Воронцов, А.И. Патология леса / А.И. Воронцов. - М.: Лесн. пром-сть, 1978. 272 с.

Воропанов, П.В. Относительный прирост как показатель взаимоотношения дерева с окружающей внешней средой / П.В. Воропанов // Тр. ин-та / Брянский лесхоз. ин-т. 1956. Т. 7. С. 49-58.

Высоцкий, К.К. Закономерности строения смешанных древостоев / К.К. Высоцкий. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 178 с.

Габеев, В.Н. Продуктивность и вертикальная структура надземной биомассы насаждений сосны в Западной Сибири / В.Н. Габеев // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. Наук. – 1968. - № 15. – Вып. 3. – С. 98-106.

Габеев, В.Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья / В.Н. Габеев. - Новосибирск: Наука, 1976. – 171 с.

Габеев, В.Н. Экология и продуктивность сосновых лесов / В.Н. Габеев. - Новосибирск.: Наука, 1990. – 168 с.

Галазий, Г.И. К вопросу об условиях роста деревьев на берегах Байкала / Г.И. Галазий // Бот. журн. – 1959. – Т. 44, № 5. – С. 696-704.

Галазий, Г.И. Динамика роста древесных пород на берегах Байкала в связи с циклическими изменениями уровня воды в озере / Г.И. Галазий // Геоботанические исследования на Байкале. – М.: Наука, 1967. С. 59-106.

Галанина, О.В. Растительность сфагновых болот и ее картографирование на юго-западе таежной области / О.В. Галанина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб, 2004. – 18 с.

Ганина, Н.В. Распределение деревьев по диаметру с помощью функции Вейбулла / Н.В. Ганина // Лесоведение. – 1984. - № 2. – С. 65-70.

Генкель, А.А. Болота Пермской области / А.А. Генкель // Уч. записки Пермского пед. ин-та. Т. 131. Биогеография и краеведение. – Пермь, 1974. Вып. 2. С. 4-85.

Герасимов, Д.А. Растительность, строение и история развития торфяного болота «Галицкий мох» при ст. Редькино Николаевской железной дороги / Д.А. Герасимов // Тр. Опытной торфяной станции. – М.: Новая деревня, 1923. Вып. 1. С. 16-46.

Герасименко, Г.Г. Динамика сфагновых сосняков Северо-Запада России / Г.Г. Герасименко, В.С. Ипатов, Т.О. Салтыковская // Бот. журн. – 1998. – Т. 83, № 4. – С. 101-115.

Гидрология суши. Термины и определения: ГОСТ 19179-73. - М.: Госстандарт СССР, 1973.- 34 с.

Глебов, Ф.З. Болота и заболоченные леса лесной зоны Енисейского левобережья / Ф.З. Глебов. – М.: Наука, 1969. – 132 с.

Глебов, Ф.З. О биологической продуктивности болотных лесов, лесообразовательном и болотообразовательном процессах / Ф.З. Глебов, Л.С. Толейко // Бот. журн. - 1975.- Т.60, № 9. - С.13-17.

Глебов, Ф.З. Рост древостоев некоторых типов болотных лесов Томского стационара в связи с гидротермическими условиями / Ф.З. Глебов, А.И. Погодина // Дендроклиматохронология и радиоуглерод. – Каунас, 1972. С. 120-126.

Глебов, Ф.З. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов / Ф.З. Глебов, В.И. Литвиненко // Лесоведение. – 1976. - № 4. – С. 56-62.

Глебов, Ф.З. Взаимодействия лесообразовательного и болотообразовательного процессов / Ф.З. Глебов // Теория лесообразовательного процесса.- Красноярск, 1991. – С. 30-32.

Глебов, Ф.З. Лесообразовательный торфодеструктивный экзогенез на осушенном болоте / Ф.З. Глебов Н.В. Мелентьева, Л.В. Литвиненко // Теория лесообразовательного процесса.- Красноярск, 1991. – С32- 33.

Головачев, А.С. Средняя форма стволов сосны и определение нормальных видовых чисел / А. С. Головачев // ИВУЗ: Лесн. журн. – 1966. - № 2. – С. 18-21.

Глухова, Т.В. Поступление с осадками и вынос элементов минерального питания с осушенных лесных верховых болот / Т.В. Глухова // Освоение осушенных земель в Марийской АССР и ускорение научно-технического прогресса в гидрорелесомелиорации. – Йошкар-Ола, 1986. С. 44-45.

Гончарова, Н.Н. Флора и растительность болот юго-запада республики Коми / Н.Н. Гончарова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Сыктывкар, 2007.- 17 с.

Гордина, Н.П. Продуктивность надземной фитомассы сосняков лишайниковых бассейна реки Сым / Н.П. Гордина: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук.- Красноярск, 1979.- 20 с.

Гортинский, Г.Б. К познанию процесса дифференциации деревьев в еловых древостоях южной тайги / Г.Б. Гортинский // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. – Л.: Наука, 1970. С. 43-55.

Гортинский, Г.Б. Об экологических факторах, определяющих многолетнюю динамику годичного прироста в сосняках Европейского Севера / Г.Б. Гортинский, В.Н. Евдокимов, П.А. Феклистов // Экология и защита леса. – Л.: ЛТА, 1981. Вып. 6. С. 12-16.

Гортинский, Г.Б. Многолетняя динамика прироста хвойных на европейском Севере / Г.Б. Гортинский, В.Н. Евдокимов, П.А. Феклистов, В.М. Барзуг // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 131-134.

Гортинский, Г.Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги / Г.Б. Гортинский // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. – Л.: Наука, 1969. С. 33-49.

Грабарник, П.Я. Статистический анализ горизонтальной структуры древостоя / П.Я. Грабарник, А.С. Комаров // Моделирование биогеоценологических процессов. – М.: Наука, 1981. С. 119-135.

Грабарник, П.Я. Моделирование пространственной структуры древостоев / П.Я. Грабарник // Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. – М.: Наука, 2007. С. 132-146.

Грабарник, П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход / П.Я. Грабарник // Лесоведение. – 2010. - № 2. - С. 77-85.

Грабовик, С.И. Флуктуации продуктивности сфагновых мхов / С.И. Грабовик // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. – Тула, 2001. С. 343-345.

Гребенщикова, А.А. Малоразложившиеся торфяные залежи / А.А. Гребенщикова. Сборник по изучению торфяных месторождений. - М.: Наука, 1956. – 156 с.

Данилова, М.М. Болота юго-западных районов Пермской области / М.М. Данилова // Уч. записки Пермского пед. ин-та. Т. 114. – Пермь, 1964. С. 79-91.

Дворецкий, М.Л. О средней форме древесных стволов / М.Л. Дворецкий, И.В. Мамаев // Сб. науч. тр. ПЛТИ. Т. 58, вып. 3. – Йошкар-Ола, 1965. С. 93-101.

Демаков, Ю.П. Структуры древесного опада и ксилофильного энтомокомплекса как показатели устойчивости насаждений / Ю.П. Демаков // Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов: Тез. докл. II Всесоюзной научно-технич. конф. - М.: МЛТИ, 1991. Ч. 1. С. 17-19.

Демаков, Ю.П. Влияние экстремальных погодных условий и колебаний уровня грунтовых вод на состояние сфагновых сосняков Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье. - М.: ВНИИЛМ, 1992. С. 15-30.

Демаков, Ю.П. Влияние сосновой вершинной смолевки на динамику опада в сосновых насаждениях / Ю.П. Демаков // Лесоведение.- 1994. - № 4. - С. 54-60.

Демаков, Ю.П. Сосновая вершинная смолевка в лесах Республики Марий Эл / Ю.П. Демаков // Лесное хоз-во. – 1996. - № 2. – С. 47-49.

Демаков, Ю.П. Возрастная структура и особенности динамики радиального прироста приозерных сосняков сфагновых заповедника «Большая Кокшага» / Ю.П. Демаков, А.В. Полевщиков. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. – 31 с. – Деп. в ВИНТИ 28.02.97, № 635-В97.

Демаков, Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты) / Ю.П. Демаков.- Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2000.- 416 с.

Демаков, Ю.П. Возможности дендрохронологии в индикации и прогнозе течения природных и антропогенно обусловленных процессов / Ю.П. Демаков // Математические и физические методы в экологии и мониторинге природной среды. – М., 2001. С. 257-263.

Демаков, Ю.П. Защита растений. Жизнеспособность и жизнестойкость древесных растений: Учебное пособие / Ю.П. Демаков. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. – 74 с.

Демаков, Ю.П. Использование рядов радиального годичного прироста ствола для оценки условий среды и жизнеспособности деревьев / Ю.П. Демаков, И.А. Козлова, Е.А. Медведкова // Проблемы государственного мониторинга природной среды на территории Республики Марий Эл: Матер. первой республ. научно-практ. конф. 25-26 июня 2002 г. – Йошкар-Ола, 2002. С. 105-110.

Демаков, Ю.П. Итоги мониторинга за динамикой уровня грунтовых вод и состоянием древостоя / Ю.П. Демаков // Проблемы государственного мониторинга природной среды на территории Республики Марий Эл. – Йошкар-Ола, 2002. С. 93-97.

Демаков, Ю.П. Динамика радиального прироста деревьев в климаксовых сосняках сфагновых на стационарных объектах ТатЛОС в Республике Марий Эл / Ю.П. Демаков, И.А. Козлова // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов Волжско-Камского региона. – Казань, 2004. С. 102-108.

Демаков, Ю.П. Гидрологический очерк территории заповедника / Ю.П. Демаков, А.В. Исаев, А.И. Толстухин // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. - Йошкар-Ола, 2005. С. 106-124.

Демаков, Ю.П. Влияние погодных аномалий 1978 и 1980 годов на состояние древостоя в сосняках сфагновых / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. - Йошкар-Ола, 2005. С. 151-167.

Демаков, Ю.П. Вариабельность физико-химических свойств грунтовых вод на олиготрофных болотах Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин // Десятые Вавиловские чтения. Потенциалы России в глобальном мире: проблема адаптации и развития. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2006. Ч. 2. С. 232-233.

Демаков, Ю.П. Структура органического вещества на олиготрофных болотах Марийского Полесья и эффективность процесса торфонакопления в них / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин // Проблемы использования и воспроизводства лесных ресурсов. – Казань, 2006. С. 120-124.

Демаков, Ю.П. Особенности радиального прироста деревьев в климаксовых сосняках сфагновых Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, Д.В. Тишин // Дендрэкология и лесоведение. Материалы Всеросс. конф. Красноярск, 2007. С. 40-42.

Демаков, Ю.П. Проблема оценки углероддепонирующей способности экосистем олиготрофных болот и пути ее решения / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия «Лес. Экология. Природопользование». – 2007. - № 1. - С. 55-66.

Демаков, Ю.П. Надземная масса подпологовой растительности в климаксовых сосняках на олиготрофных болотах Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. - Йошкар-Ола, 2008. С. 345-370.

Демаков, Ю.П. Сосновая вершинная смолевка: биология, экология и роль в лесных экосистемах Марийского Полесья / Ю.П. Демаков // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 3. - Йошкар-Ола, 2008. С. 274-344.

Демаков, Ю.П. Возрастная структура и выживаемость древостоев на олиготрофных болотах Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин // Международное сотрудничество в лесном секторе: баланс образования, науки и производства. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2009. С. 30-35.

Демаков, Ю.П. Физико-химические свойства грунтовых вод олиготрофных болот Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин // Наука в условиях современности. – Йошкар-Ола, 2009. С. 9-11.

Демаков, Ю.П. Лесорастительные условия верховых болот Марийского Полесья / Ю.П. Демаков, М.Г. Сафин, Г.А. Богданов // Вестник МарГТУ. Сер. «Лес. Экология. Природопользование». – 2010. - № 3. - С. 27-37.

Демаков, Ю.П. Влияние погодных условий на урожайность ягодников в заповеднике «Большая Кокшага» / Ю.П. Демаков, Г.А. Богданов, Л.Г. Богданова // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы IV Всеросс. конф. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2010. С. 305-307.

Демитрова, И.П. Влияние гелиофизических, климатических и биологических факторов на радиальный прирост ели в условиях Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / И.П. Демитрова. – Казань, 2000. – 22 с.

Денисенков, В.П. Основы болотоведения / В.П. Денисенков. - СПб: Изд. СПбГУ, 2000. – 236 с.

Денисов, А.К. Об оценке сфагновых сосняков / А.К. Денисов, С.А. Денисов, Е.К. Кудрявцев // Лесное хоз-во. – 1978. - № 10. – С. 24-27.

Денисов, А.К. Лесные пожары в лесном Среднем Заволжье в 1921 и 1972 гг. и их уроки / А.К. Денисов // Горение и пожары в лесу: Материалы первого Всесоюз. научно-технич. совещ. Ч. III. – Красноярск: ИЛИД, 1979. С. 16-26.

Джеффферс, Дж. Введение в системный анализ. Применение в экологии / Дж. Джеффферс. - М.: Мир, 1981. - 256 с.

Добродеев, О.П. Особенности биогеохимии тяжелых металлов верховых болот / О.П. Добродеев // Природные и антропогенно измененные биогеохимические циклы: Труды Биогеохимической лаборатории. – М.: Наука, 1990. Т. 21.

Добрынин, Б.Ф. Геоморфология Марийской автономной области / Б.Ф. Добрынин // *Землеведение*. – 1933. – Т. 35, вып. 2-3. – С. 185-249.

Доктуровский, В.С. Болота и торфяники, строение и развитие их / В.С. Доктуровский. - М.: Новая деревня, 1922. – 216 с.

Долгушин, И.Ю. Особенности влияния дождей на заболоченные и болотные леса Западной Сибири / И.Ю. Долгушин // *Изв. АН СССР. Сер. географ.* - 1973.- № 4.- С. 70-79.

Дрейпер, Н. Прикладной регрессионный анализ / Н. Дрейпер, Г. Смит. - М.: Статистика, 1973. - 392 с.

Дроздова, Т.В. Роль гуминовых кислот в геохимии почв / Т.В. Дроздова // *Почвоведение*. – 1963. - № 8. – С. 40-47.

Дроздова, В.М. Химический состав атмосферных осадков на Европейской территории СССР / В.М. Дроздова, О.П. Петренчук, Е.С. Селезнева и др. – Л.: Гидрометеоздат, 1964. – 209 с.

Дубах, А.Д. Рост мохового покрова и накопление торфа в Горецкой лесной даче / А.Д. Дубах // *Торфяное дело*. - 1925. - №6. - С. 18-21.

Дубах, А.Д. Очерки по гидрологии болот / А.Д. Дубах.- М.: Речиздат, 1936. – 278 с.

Дубах, А.Д. Гидротехнические мелиорации лесных земель / А.Д. Дубах. – Гослестехиздат, 1945. – 375 с.

Дудинец, Ф.Н. К вопросу о поглощении фосфатов кислыми и карбонатными торфяными почвами / Ф.Н. Дудинец // *Мелиорация и водное хоз-во*. – 1973 – Т. 24. – С. 65-70.

Дульченко, Е.В. Содержание микроэлементов в бруснике (*Vaccinium vitis-idaea*) лесов Центральной Качатки (Камчатская область) / Е.В. Дульченко // *Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Материалы междунардн. научно-практ. конф.* – Киров: ВНИИОЗ, 2007. С. 122-123.

Дылис, Н.В. Основы биогеоценологии / Н.В. Дылис.- М.: МГУ, 1978.- 151 с.

Дыренков, С.А. Структура и динамика таежных ельников / С.А. Дыренков. – Л.: Наука, 1984. – 174 с.

Дюран, Б. Кластерный анализ / Б. Дюран, П. Одел.- М.: Статистика, 1977.- 127 с.

Евдокимов, В.Н. Экологический анализ прироста хвойных в северной тайге Коми АССР / В.Н. Евдокимов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 1980. – 20 с.

Елина, Г.А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена / Г.А. Елина. - Л.: Наука, 1981. – 217 с.

Елина Г.А. Биологическая продуктивность болот южной Карелии / Г.А. Елина, О.Л. Кузнецов // *Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией*. - Петрозаводск, 1977. С. 105–123.

Елина Г.А. Структурно–функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии / Г.А. Елина, О.Л. Кузнецов, А.И. Максимов. - Л.: Наука, 1984. - 128 с.

Елпатьевский, М.П. Лесная осушительная мелиорация / М.П. Елпатьевский. – М.: Гослесбумиздат, 1957. – 123 с.

Ефимова, Т.Н. Управление биоресурсным потенциалом болот Марийского Полесья: автореф. дисс. ... к.б.н.: 03.00.32 / Т.Н. Ефимова. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – 24 с.

Ефремов, С.П. Запасы углерода в экосистемах болот / С.П. Ефремов, Т.Т. Ефремова, Н.В. Мелентьева // Углерод в экосистемах лесов и болот России - Красноярск, 1994. С. 128-139.

Ефремова, Т.Т. Опыт построения бонитировочной шкалы местообитаний болотных сосняков южнотаежной подзоны Западной Сибири / Т.Т. Ефремова, А.Ф. Аврова, С.П. Ефремов // Хвойные бореальной зоны. – 2008. – Т. XXV, № 3. С. 269-276.

Журбенко, И.Г. Спектральный анализ временных рядов / И.Г. Журбенко. - М.: МГУ, 1982. - 168 с.

Загреев, В.В. Исследование Д/Н и установление критерия «нормальности» сосновых насаждений / В.В. Загреев // Современное лесоустройство и таксация леса: Сб. науч. тр. – М.: ВНИИЛМ, 1974. Вып. 4. С. 12-24.

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

Замолодчиков, Д.Г. Определение запасов углерода по зависимым от возраста насаждений конверсионно-объемным коэффициентам / Д.Г. Замолодчиков, А.И. Уткин, Г.Н. Коровин // Лесоведение. - 1998. - № 3. - С. 84-93.

Замолодчиков, Д.Г. Система конверсионных отношений для расчета чистой первичной продукции лесных экосистем по запасам насаждений / Д.Г. Замолодчиков, А.И. Уткин // Лесоведение. – 2000. - № 6. – С. 54-63.

Замолодчиков, Д.Г. Динамика пулов и потоков углерода на территории лесного фонда России / Д.Г. Замолодчиков, А.И. Уткин, Г.Н. Коровин, О.В. Честных // Экология. – 2005. - № 5. – С. 323-333.

Захаров, В.К. Исследование формы древесных стволов / В.К. Захаров // Науч. докл. Высшей школы. Лесоинженерное дело. – 1958. – Вып. 1.

Зиганшин, Р.А. Динамика биологической продуктивности сосновых древостоев междуречья Оби и Томи / Р.А. Зиганшин // Ботанические исследования в Сибири. Вып. 7. – Красноярск, 1999. С. 91-98.

Зуев, В.В. Отражение динамики озоносферы в годичных кольцах хвойных деревьев / В.В. Зуев, С.Л. Бондаренко // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. – Красноярск, 2004. С. 430-432.

Иванов, К.Е. О фильтрации в поверхностном слое выпуклых болотных массивов // Метеорология и гидрология. – 1948. - № 2. – С. 46-59.

Иванов, К.Е. Основы гидрологии болот лесной зоны / К.Е. Иванов. - Л.: Гидрометеиздат, 1957. - 500 с.

Иванов, К.Е. О торфонакоплении и образовании болот как физико-географическом процессе / К.Е. Иванов // Вест. ЛГУ. Сер. геология и география. – 1972. – Вып. 4, № 24. – С. 103-113.

Иванов, К.Е. Водобмен в водных ландшафтах / К.Е. Иванов. - Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 280 с.

Ивкович, В.С. Возрастная структура древостоев сосны на верховых болотах / В.С. Ивкович // Заповедники Белоруссии. Вып. 10.- Минск: Ураджай, 1986. С. 24-28.

Ильвес, Э. И. Радиоуглеродный метод и его применение в четвертичной геологии и археологии Эстонии / Э. И. Ильвес. - Таллин, 1974. - 147 с.

Инишева, Л.И. Элементы углеродного баланса олиготрофных болот / Л.И. Инишева, Е.А. Головацкая // Экология. - 2002. - № 4. - С. 261-266.

Исаев, А.С. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в годичной фитомассе лесных экосистем России / А.С. Исаев, Г.Н. Коровин, А.И. Уткин, А.А. Пряжников, Д.Г. Замолотчиков // Лесоведение. - 1993. - № 5. - С. 3-10.

История растительного покрова северной части Среднего Поволжья в плиоцене и антропогене / Под. ред. Е.Л. Любарского. - Казань: изд-во Казанского университета, 1989. - 120 с.

Казимиров, Н.И. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии / Н.И. Казимиров, Р.М. Морозова. - Л.: Наука, 1973. - 175 с.

Казимиров, Н.И. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н.И. Казимиров, А.Д. Волков, С.С. Зябченко, А.А. Иванчиков, Р.М. Морозова. - Л.: Наука, 1977. - 304 с.

Казимиров, Н.И. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги / Н.И. Казимиров, Р.М. Морозова, В.К. Куликова. - Л.: Наука, 1978. - 216 с.

Калинин, К.К. Естественное возобновление гарей / К.К. Калинин, Ю.П. Демаков, А.В. Иванов // Лесное хоз-во. - 1978. - № 4. - С. 36-40.

Калюжный, И.Л. Гидрохимический режим и химический состав вод верхового болотного массива Тирели / И.Л. Калюжный // Тр. ГГИ. - 1972. - Вып. 167. С. 197-207.

Калюжный, И.Л. Гидрохимический режим и химический состав вод олиготрофных болотных массивов / И.Л. Калюжный, Л.Я. Левандовская // Тр. ГГИ. - 1974. - Вып. 222. - С. 99-118.

Калюжный, И.Л. Гидрохимический режим поверхностных вод Тарманского болотного массива / И.Л. Калюжный, Л.Я. Левандовская // Тр. ГГИ.- 1977.- Вып. 236.- С. 85-95.

Караваева, Н.А. Заболачивание и эволюция почв / Н.А. Караваева. - М.: Наука, 1982. - 196 с.

Карманова, И.В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений / И.В. Карманова. - М.: Наука, 1976. - 223 с.

Карпавичюс, И.А. Связь изменчивости радиального прироста сосны обыкновенной с морфологическими признаками / И.А. Карпавичюс // Дендрохронология и дендроклиматология. - Новосибирск: Наука, 1986. С. 86-90.

Кац, Н.Я. К изучению строения и методика учета торфо-подстилочного слоя / Н.Я. Кац // Торфяное дело. - 1934. - № 1. - С. 51-55.

Кац, Н.Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение / Н.Я. Кац. - М.: ОГИЗ, 1948. - 320 с.

Кац, Н.Я. Болота Земного шара / Н.Я. Кац. - М.: Наука, 1971. - 295 с.

- Кендалл, М.* Многомерный статистический анализ и временные ряды / М. Кендалл, А. Стьюарт. - М.: Мир, 1976. - 736 с.
- Кивисте, А.К.* Функция роста леса / А.К. Кивисте. – Тарту: Эстонская сельскохозяйственная академия, 1988. – 171 с.
- Кирюшкин, В.Н.* Формирование и развитие болотных систем / В.Н. Кирюшкин. Л.: Наука, 1980. - 88 с.
- Клебс, Г.* Произвольное изменение растительных форм / Г. Клебс.- М., 1903.
- Ковда, В.А.* Основы учения о почвах / В.А. Ковда – М.: Наука, 1973.– 468 с.
- Козленко, Г.М.* Форма древесных стволов в сосновых насаждениях / Г.М. Козленко // Тр. Брянского ЛТИ. Т. 2-3. – Брянск, 1940. С. 191-232.
- Козловская, Л.С.* Динамика органического вещества в процессе торфообразования / Л.С. Козловская, В.М. Медведева, Н.М. Пьявченко. - Л.: Наука, 1978. – 176 с.
- Колобов, Н.В.* Климат Среднего Поволжья / Н.В. Колобов. - Казань: Изд-во Казанского университета, 1968. - 252 с.
- Коломыцев, В.А.* Болотообразовательный процесс в среднетаежных ландшафтах Восточной фенноскандии / В.А. Коломыцев.- Петрозаводск, 1993.- 83 с.
- Колчин, Б.А.* Дендрохронология Восточной Европы / Б.А. Колчин, Н.Б. Черных. - М.: Наука, 1977. – 128 с.
- Комин, Г.Е.* Влияние циклических колебаний климата на рост и возрастную структуру девственных насаждений заболоченных лесов / Е.Г. Комин // Изв. СО АН СССР. – 1963. - № 3. Сер. биол. и мед. наук. – Вып. 12. – С. 16-24.
- Комин, Г.Е.* Некоторые особенности строения разновозрастных древостоев заболоченных лесов / Г.Е. Комин // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. – Красноярск, 1967. – с. 19-26.
- Комин, Г.Е.* Варьирование годичного прироста деревьев по диаметру в древостое / Г.Е. Комин // Вопросы древесного прироста в лесоустройстве. – М.: Наука, 1967.
- Комин, Г.Е.* Лесоведение и дендрохронология / Г.Е. Комин // Лесоведение. – 1968. - № 4. – С. 78-86.
- Комин, Г.Е.* Цикличность в динамике прироста деревьев и древостоев сосны таежной зоны Западной Сибири / Г.Е. Комин // Изв. СО АН СССР. – 1970. - № 15. Сер. биол. и мед. наук. – Вып. 3. – С. 36-44.
- Комин, Г.Е.* К методике дендроклиматологических исследований / Г.Е. Комин // Труды Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. – 1970. Вып. 67. С. 234-241.
- Комин, Г.Е.* Влияние климатических и фитоценологических факторов на прирост деревьев в древостоях / Г.Е. Комин // Экология. – 1973. - № 1. - С. 74-83.
- Комин, Г.Е.* Цикл Брикнера в динамике прироста деревьев / Г.Е. Комин // Лесоведение. – 1974. - № 2. – С. 21-27.
- Комин, Г.Е.* Смены поколений в разновозрастных лесах и возможности их прогноза / Г.Е. Комин // Лесоведение. – 1982. - № 4. – С. 49-55.
- Комин, Г.Е.* Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов / Г.Е. Комин // Лесоведение. - 1990. - № 2. - С. 3-11.

Конунникова, Н.Ф. Исследование сорбции марганца, собальта и меди почвами Дальнего Востока / Н.Ф. Конунникова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1971. – 19 с.

Константинов, В.К. К определению запасов влаги в почве по глубине стояния почвенно-грунтовых вод / В.К. Константинов // Почвоведение.- 1966. - № 2.

Корепанов, А.А. Водный режим лесов Прикамья / А.А. Корепанов. – Ижевск: Изд-во «Удмуртия», 1984. – 128 с.

Костин, С.И. Связь колебаний прироста деревьев с солнечной активностью / С.И. Костин // Лесн. хоз-во. – 1965. - № 4. – С. 12-14.

Костин, С.И. Циклы солнечной активности и влияние их на прирост деревьев с / С.И. Костин // Журн. общ. биол. – 1974. - Т. 35, № 2. – С. 121-134.

Котов, М.М. Оценка засухоустойчивости и жаростойкости сосны обыкновенной / М.М. Котов, Л.А. Забиякина, Г.И. Полушина // Изв. АН СССР. Серия биологическая. – 1981. - № 2. – С. 266-275.

Котов, М.М. Об отборе сеянцев сосны на устойчивость против шютте / М.М. Котов, Л.И. Котова // Лесн. хоз-во. – 1981. - № 11. – С. 55-58.

Кофман, Г.Б. Использование периода интенсивного роста древесных растений при построении филогенетических рядов / Г.Б. Кофман, В.В. Кузьмичев, Р.Г. Хлебопрос // Журн. общ. биол. - 1979. - Т. 40. - № 5. - С. 766-771.

Кофман, Г.Б. Рост и форма деревьев / Г.Б. Кофман. – Новосибирск: Наука, 1986. – 211 с.

Крамер, П. Физиология древесных растений / П. Крамер, Т. Козловский. - М.: Гослесбумиздат, 1963. - 627 с.

Кривошеина, Н.П. Влияние избыточного увлажнения на формирование комплексов ксилофильных насекомых / Н.П. Кривошеина // Сообщества ксилофильных насекомых в условиях избыточного увлажнения. - М.: Наука, 1987. С. 6-15.

Крылова, И.Л. Багульник болотный / И.Л. Крылова, Л.И. Прокошева // Биологическая флора Московской области. - М.: МГУ, 1995. Вып. 10. С. 135-154.

Кудрявцев, Е.К. Лесовосстановительный процесс в сосняках сфагновых Марийской АССР / Е.К. Кудрявцев // Проблемы использования, воспроизводства и охраны лесных ресурсов. – Йошкар-Ола: Марийское кн. изд-во, 1989. Кн. 1. С. 22-23.

Кузнецов О.Л. Анализ флоры болот Карелии / О.Л. Кузнецов // Бот. журн. - 1989. - Т.74, № 2. - С. 153–167.

Кузнецов, О.Л. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук / О.Л. Кузнецов.– Петрозаводск, 2006. – 53 с.

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

Кулагина, М.А. Биологическая продуктивность и круговорот микроэлементов / М.А. Кулагина // Продуктивность сосновых лесов. – М.: Наука, 1978. С. 90-178.

Кулешис, А.А. Влияние разных факторов на форму стволов сосны обыкновенной // А.А. Кулешис // ИВУЗ: Лесн. журн. – 1972. - № 4. – С. 10-14.

Курбанов, Э.А. Закономерности роста, накопление фитомассы крон и возрасты спелости в сосняках Марийского лесного Заволжья / Э.А. Курбанов: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Йошкар-Ола, 1994. – 23 с.

Курбанов, Э.А. Бюджет углерода сосновых экосистем Волго-Вятского района / Э.А. Курбанов. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 2002. – 243 с.

Кусакин, А.В. Болота Марий Эл: Охрана и рациональное использование / А.В. Кусакин. – Йошкар-Ола.: МарГТУ, 2000. – 200 с.

Кусакин, А.В. Влияние осушения и состояния древостоя на урожай клюквы в Куплонгской болотной системе / А.В. Кусакин, Т.Н. Ефимова, И.А. Алексеев, В.О. Заблоцкий // Рациональное лесопользование и защита лесов в Среднем Поволжье. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 2003. С. 43-46.

Курнаев, С.Ф. Лесорастительное районирование СССР / С.Ф. Курнаев. – М.: Наука, 1973. – 203 с.

Кучко, А.А. Продуктивность надземной фитомассы в березняках Хибинских гор / А.А. Кучко // Лесоведение. – 1975. - № 1. – С. 37- 41.

Лавров, Н.В. Химический и твердый сток с торфяного месторождения Оршинский мох в водоприемники / Н.В. Лавров // Исследование торфяных месторождений. - Калинин, 1980. С. 41-56.

Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.

Лапа, В.В. Особенности физико-химического режима торфяно-болотных почв / В.В. Лапа // Изв. АН СССР. Сер. с.-х. наук. – 1976. - № 3. – С. 36-38.

Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир, 1978. – 384 с.

Лацинский, Н.Н. Структура и динамика сосновых лесов Нижнего Приангарья / Н.Н. Лацинский. – Новосибирск: Наука, 1981. – 272 с.

Лебков, В.Ф. Типы строения древостоев / В.Ф. Лебков // Лесоведение. – 1989. - № 4. –С. 12-21.

Лебков, В.Ф. Динамика распределения деревьев сосны по морфологическим показателям ствола и кроны / В.Ф. Лебков // Лесоведение.- 1990.- № 5.- С. 57-69.

Лебков, В.Ф. Структура и динамика сосняков по соотношению массы хвои и биометрических показателей деревьев / В.Ф. Лебков, Н.Ф. Каплина // Лесоведение, 1997. - № 5. – С. 67-76.

Левич, А.П. Структура экологических сообществ / А.П. Левич.- М.: МГУ, 1980.- 180 с.

Лешок, В.И. Структура древостоев болотных сосняков южной Карелии / В.И. Лешок, С.А. Дыренков // Болотные экосистемы европейского Севера. - Петрозаводск, 1988. С. 78-93.

Лисеев, А.С. Методы изучения связей между осадками и приростом сосны / А.С. Лисеев: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Красноярск, 1975. – 27 с.

Лисс, О.Л. Генезис и развитие болот центральной части Западно-Сибирской равнины / О.Л. Лисс, Н.А. Березина // Вест. МГУ. Сер. биол. - 1976. - № 6. – С. 62-69.

Лисс, О.Л. Возраст болот и интенсивность торфонакопления в центральной части Западно-Сибирской равнины / О.Л. Лисс, Н.А. Березина. - М.: Генезис и динамика болот. – М.: МГУ, 1978. С 42-54.

Лисс, О.Л. Болота Западно-Сибирской равнины / О.Л. Лисс, Н.А. Березина. – М.: МГУ, 1981. – 208 с.

Лисс, О.Л. Лесные болота / О.Л. Лисс, В.Г. Астахова. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 128 с.

Лиштван, И.И. Основные свойства торфа и методы их определения / И.И. Лиштван, Н.Т. Король. – Минск: Наука и техника, 1975. – 320 с.

Ловелиус, Н.В. Изменчивость прироста деревьев (дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий) / Н.В. Ловелиус. – Л.: Наука, 1979. – 230 с.

Лопатин, В.Д. Очерк растительности «Гладкого» болота / В.Д. Лопатин // Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр. наук. – 1949. – № 104. – Вып. 5. – С. 44-53.

Лопатин, В.Д. Уравнение зависимости между объемным весом и степенью разложения торфа и значение пересчета агрохимических данных на единицу объема / В.Д. Лопатин, Г.Е. Пятецкий // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. – Петрозаводск, 1977. С. 148-149.

Лопатин, В.Д. О некоторых общих вопросах болотоведения / В.Д. Лопатин // Болота Европейского Севера СССР (структура, генезис, динамика). – Петрозаводск, 1980. С. 5-17.

Лукина, Н.В. Химический состав хвои сосны на Кольском полуострове / Н.В. Лукина, В.В. Никонов, Х. Райтио // Лесоведение. – 1994. – № 6. – С. 10-21.

Магда, В.Н. Климатический отклик прироста деревьев в горных лесостепях Алтае-Саянского региона / В.Н. Магда, Е.А. Ваганов // Известия РАН. Сер. географ. – 2006. – № 5. С. 92-100.

Мазинг, В.В. Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении / В.В. Мазинг // Типы болот СССР и принципы их классификации. – Л., 1974. С. 6-11.

Малоквасов, Д.С. К методике дендроклиматического изучения колебаний радиального прироста в разновозрастных древостоях кедра корейского / Д.С. Малоквасов // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 39-43.

Манская, С.М. Распределение меди в торфяных почвах Белорусской ССР / С.М. Манская, Т.В. Дроздова, М.П. Емельянова // Геохимия. – 1960. – № 6. – С. 429-450.

Марков, В.Д. К оценке прогнозных запасов торфа в СССР / В.Д. Марков, П. И. Хорошев // Торфяная промышленность. – 1975. – № 6. – С. 20-24.

Мартынов, А.Н. Влияние метеорологических факторов на годичный прирост по высоте ели и сосны в Ленинградской области / А.Н. Мартынов // Экология. – 1978. – № 6. – С. 74-76.

Марченко, А.Г. К вопросу об относительной высоте деревьев / А.Г. Марченко // Изв. Санкт-Петербургского лесного ин-та. – 1901. – Вып. 7. – С. 107-111.

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

Маслов, А.А. Динамика соснового древостоя на олиготрофном лесном болоте близ Звенигорода: вспышка большого соснового лубоеда и ее причины / А.А. Маслов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2001. – Т. 106, вып. 3. – С. 45-51.

Маслов, А.А. Циклические смены древостоев на верховом болоте: анализ причин и последствий частичной гибели сосен / А.А. Маслов, Ю.В. Петерсон // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. – М., 1999. С. 127-131.

Маслов, А.Д. Стволовые вредители леса / А.Д. Маслов, Ф.С. Кутеев, М.В. Прибылова. – М.: Лес. пром-сть, 1973. – 144 с.

Маслов, Б.С. Водный режим торфяных почв в летний период в условиях Мещерской низменности / Б.С. Маслов // Почвоведение. – 1961. – № 3.

Маслов, Б.С. О подземном питании болот / Б.С. Маслов // Бюлл. МОИП. Отд. геологии – 1967. – Т. 42 (2). – С. 99-112.

Матухно, Ю.Д. Влияние леса на химический состав поверхностного стока с водосборов Придеснянской возвышенности / Ю.Д. Матухно // Лесоводство и агромелиорация. Вып. 58. Лесоведение. – Киев: Урожай, 1980. С. 58-63.

Машнина, Т.И. Характеристика очагов вредителей стволов сосны в условиях избыточного увлажнения / Т.И. Машнина // Бюлл. научно-техн. информации БелНИИЛХ. – 1958. – № 3. – С. 34-37.

Медведев, Я.С. К учению о влиянии света на развитие древесных стволов / Я.С. Медведев // Лесной журн. – 1884. – Вып. 5-6. – С. 326-373.

Медведев, Я.С. Опыт исследования гущины леса / Я.С. Медведев // Лесной журн. – 1910. – Вып. 4-5. – С. 470-535.

Медведева, В.М. Биологический круговорот азота и зольных элементов некоторых заболоченных лесов и болот / В.М. Медведева, Н.В. Егорова, В.К. Антипин // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. – Петрозаводск, 1977. С. 123-147.

Мелехов, И.С. Значение структуры годичных слоев и ее динамики в лесоводстве и дендроклиматологии / И.С. Мелехов // ИВУЗ: Лесн. журн. – 1979. – № 4. – С. 6-14.

Методы изучения лесных сообществ / Под ред. В.Т. Яришко и И.В. Лянгузовой. – СПб, 2002. – 240 с.

Методы определения микроэлементов в почвах, растениях и водах / Под ред. И.Г. Важенина. – М.: Колос, 1974. – 283 с.

Мильков, Ф.Н. Природные зоны СССР / Ф.Н. Мильков. – М.: Мысль, 1964.

Миркин, Б.М. Толковый словарь современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1983. – 134 с.

Молчанов, А.А. Изменение ширины годичного кольца в связи с изменением солнечной активности / А.А. Молчанов // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. – М.: Наука, 1970. С. 7-49.

Молчанов, А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон / А.А. Молчанов. – М.: Наука, 1971. – 275 с.

Молчанов, А.А. Продуктивность органической массы в сосняках сфагновых / А.А. Молчанов, А.Ф. Полякова // Продуктивность органической и биологической массы леса. – М.: Наука, 1974. С. 43-77.

Молчанов, А.А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды / А.А. Молчанов. – М.: Наука, 1976. – 168 с.

Морозова, Р.М. Биологический круговорот веществ в сосняках брусничных и лишайниковых / Р.М. Морозова // Почвы сосновых лесов Карелии.- Петрозаводск, 1978. С. 85-112.

Московченко, Д.В. Биогеохимические особенности верховых болот Западной Сибири / Д.В. Московченко // География и природные ресурсы. - 2006. - № 1. С. 63-70.

Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. - М.: Мир, 1992. - 184 с.

Нейштадт, М.И. Возникновение и скорость развития процесса заболачивания / М.И. Нейштадт // Научные предпосылки освоения болот Западной Сибири. - М.: Наука, 1957. - С. 39-47.

Немчинов, А.А. Болотный процесс и его проявление в дерново-подзолистой зоне / А.А. Немчинов // Сб. работ Центрального музея почвоведения. Т. 2. – Л.: АН СССР, 1957. С. 57-101.

Нестеренко, И.М. Мелиорация земель Европейского Севера СССР / И.М. Нестеренко. – Л.: Наука, 1979. – 360 с.

Нестеров, В.Г. Изменение образующей древесного ствола с возрастом / В.Г. Нестеров, С.А. Короткова, А.Н. Коротков // Докл. ТСХА. – 1972. -Вып. 162. – С. 346-350.

Нечаева, Е.Г. Геохимические закономерности торфообразования на Западно-Сибирской равнине / Е.Г. Нечаева // География и природные ресурсы. – 1992. № 3.

Никитин, А.Н. Предварительная оценка роли болотных сосняков в депонировании углерода / А.Н. Никитин, В.В. Степанчик // Проблемы лесоведения и лесоводства: Сб. науч. тр. Ин-та леса НАН Беларуси. Вып. 50. – Гомель, 1999. С. 227-232.

Никольский, Д.Л. «Вымочки» / Д.Л. Никольский // Лес. хоз-во.- 1951. - № 5. С. 96.

Никонов, В.В. Химический состав сосны на северном пределе распространения (Кольский полуостров) / В.В. Никонов, П.А. Баскова, И.И. Сизов // Дендрологические исследования в Заполярье. – Апатиты, 1987. С. 62-75.

Никонов, М.Н. О некоторых вопросах классификации видов торфа, связанных с его использованием в сельском хозяйстве / М.Н. Никонов // Природа болот и методы их исследований. – Л.: Наука, 1967. С. 134-140.

Ниценко, А.А. Краткий курс болотоведения / А.А. Ниценко. – М.: Высшая школа, 1967. – 148 с.

Ниценко, А.А. О понятиях верхового, низинного и переходного в современном болотоведении / А.А. Ниценко // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Л.: Наука, 1972. С. 17-22.

Овчинников, Н.Ф. Принципы сохранения / Н.Ф. Овчинников.- М.: Наука, 1966. - 331 с.

Оленин, С.М. Вековая цикличность в динамике прироста сосняка заболоченного за 400 лет / С.М. Оленин // Экология. – 1974. - № 2. – С. 90-92.

Оленин, С.М. Радиальный прирост сосны в сфагновых сосняках в связи с вековыми солнечными циклами / С.М. Оленин // Лесоведение. – 1976. - № 2. – С. 35-42.

Оленин, С.М. Динамика радиального прироста сосновых фитоценозов среднетаежной подзоны Прииртышья / С.М. Оленин // Экология. – 1977. - № 6. – С. 72-75.

Оленин, С.М. Прогноз климатически обусловленного радиального прироста сосны в ленточных борах Прииртышья / С.М. Оленин, В.С. Мазепа // Экология. – 1988. - № 5. – С. 78-80.

Олюнин, В.Н. Геоморфологические условия формирования болот / В.Н. Олюнин // Научные предпосылки освоения болот Западной Сибири. – М., 1977. С. 30-39.

Орловский, Н.В. Некоторые черты верховодки в Барабе / Н.В. Орловский // Почвоведение. – 1945. - № 5-6. – С. 277-284.

Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – 574 с.

Оськина, Н.В. Почвенные условия и продуктивность фитомассы сосновых насаждений приокских террас в Московской области / Н.В. Оськина: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – М.: МЛТИ, 1982. – 16 с.

Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Петровский, В.С. Исследование образующей древесных стволов / В.С. Петровский // Лесн. хоз-во. – 1964. - № 9. – С. 38-39.

Пигулевская, Л.В. Изменение химического состава отдельных видов торфа в зависимости от их возраста (сообщение 2) / Л.В. Пигулевская, В.Е. Раковский // Тр. ин-та торфа АН БССР. – 1957. Т. 6. С. 110-122.

Поздняков, Л.К. Элементы биологической продуктивности светлехвойных лесов Якутии / Л.К. Поздняков // Лесоведение. – 1967. - № 6. – С. 36-42.

Поздняков, Л.К. Продуктивность лесов Сибири / Л.К. Поздняков // Ресурсы биосферы: Итоги советских исследований по Международной биологической программе. – Л.: Наука, 1975. Вып. 1. С. 43-55.

Поздняков, Л.К. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии / Л.К. Поздняков, В.В. Протопопов, В.М. Горбатенко. – Красноярск, 1969. – 120 с.

Полозова, Л.Г. Влияние термического режима на радиальный прирост деревьев в различных условиях их местообитания / Л.Г. Полозова, С.Г. Шиятов // Экология. – 1975. - № 6. – С. 30-35.

Полушкин, Ю.В. Изменчивость радиального прироста деревьев как источник информации для прогнозирования динамики экосистем / Ю.В. Полушкин // Проблемы прогностических исследований природных явлений. – Новосибирск: Наука, 1979. С. 154-167.

Полушкин, Ю.В. К методике выявления региональных и локальных причин изменчивости прироста деревьев / Ю.В. Полушкин // Географические особенности и условия природы таежного Прииртышья. – Иркутск, 1983. С. 79-97.

Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 192 с.

Проказин, Е.П. Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной // Опыт и достижения по селекции лесных пород / Е.П. Проказин. – М.: ВНИИЛМ, 1959. Вып. 38.

Прокушкин, С.Г. Влияние экзаметаболитов корней сосны обыкновенной на подвижность ионов в почве / С.Г. Прокушкин, Л.Н. Каверзина // Лесоведение. – 1986. - № 6. – С. 62-68.

Продукционный процесс и структура лесных биогеоценозов: теория и эксперимент (памяти А.И. Уткина) / Отв. ред. М.Г. Романовский. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 350 с.

Промышленная классификация торфяного сырья и возможности использования ее как основы для построения единой классификации торфа / Под ред. Н.Т. Короля. – М.: Недра, 1969. – 265 с.

Протопопов, В.В. Биологическая продуктивность горных лесов Западного Саяна / В.В. Протопопов // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. – Л.: Наука, 1971. С. 59-65.

Пьявченко, Н.И. Болото и торфяник / Н.И. Пьявченко // Советская ботаника. 1945. - № 1. - С.60-69.

Пьявченко, Н.И. Причины вымочек леса в Западной Сибири / Н.И. Пьявченко, А.Л. Кошечев // Тр. ин-та леса АН СССР. – М., 1955. Т. 26. С. 124-134.

Пьявченко, Н.И. О роли атмосферной пыли в питании болот / Н.И. Пьявченко, З.А. Сибирева // Доклады АН СССР. – 1959. – Т. 124, № 2. – С. 414-417.

Пьявченко, Н.И. Лесное болотоведение / Н.И. Пьявченко. – М.: АН СССР, 1963.- 192 с.

Пьявченко, Н.И. Биологическая продуктивность и круговорот веществ в болотных лесах Западной Сибири / Н.И. Пьявченко // Лесоведение. - 1967. - № 3. - С. 28-36.

Пьявченко, Н.И. Об изучении болотных биогеоценозов / Н.И. Пьявченко // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Л.: Наука, 1972. С. 5-13.

Пьявченко, Н.И. О типах болот и торфа в болотоведении / Н.И. Пьявченко // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. – Л.: Наука, 1972. С. 54-60.

Пьявченко, Н.И. О принципах биогенетической классификации болот / Н.И. Пьявченко // Проблемы биогенологии. – М., 1973. С. 174-189.

Пьявченко, Н.И. Вопросы комплексного изучения болот / Н.И. Пьявченко. - Петрозаводск: Наука, 1973. - 117 с.

Пьявченко, Н.И. О приспособляемости древесных растений таежной зоны к болотным условиям / Н.И. Пьявченко // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. – Петрозаводск, 1975. С. 52-63.

Пьявченко, Н.И. Об изучении болот в связи с проблемой «Человек и биосфера» / Н.И. Пьявченко // История биогеоценозов СССР в голоцене. – М.: Наука, 1976. С. 46-57.

Пьявченко, Н.И. Балтийский щит в голоцене / Н.И. Пьявченко, Г.А. Елина, В.Н. Чачхиани // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. - М.: Наука. - 1976. - № 45. - С. 59-63.

Пьявченко, Н.И. Болотообразовательный процесс в лесной зоне / Н.И. Пьявченко // Значение болот в биосфере. - М., 1980. С. 7-15.

Пьявченко, Н.И. Прирост фитомассы и скорость накопления торфа / Н.И. Пьявченко // Повышение продуктивности заболоченных лесов. Л.: ЛенНИИЛХ, 1983. С. 42-46.

Разумовский, С.М. Закономерности динамики биоценозов / С.М. Разумовский. - М.: Наука, 1981. - 165 с.

Раменский, Л.Г. Введение в комплексное почвенно-географическое изучение земель / Л.Г. Раменский. - М.: Сельхозгиз, 1938. - 215 с.

Рассказов, Н.М., Микрокомпонентный состав торфов и торфяных вод Обского, Таганского и южной части Васюганского торфяных месторождений / Н.М. Рассказов, Р.С. Солодовникова, М.Р. Головина // Изв. Томск. политех. ин-та. Т. 178.- Томск, 1969. С. 84-91.

Реймерс, Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н.Ф. Реймерс. - М.: Россия Молодая, 1994. - 367 с.

Роде, А.А. Почвообразовательный процесс и эволюция почв / А.А. Роде. - М.: Сельгиз, 1947. - 141 с.

Роде, А.А. Режим почвенно-грунтовых вод подзолистых, подзолисто-болотных и болотных почв / А.А. Роде // Тр. Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева. - Т. 32. Материалы по изучению водного режима почв. - М.-Л.: АН СССР, 1950. С. 5-73.

Родин, Л.Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич. - Л.: Наука, 1965. - 253 с.

Рожков, А.А. Устойчивость лесов / А.А. Рожков, В.Т. Козак. - М.: Агропромиздат, 1989.- 239 с.

Розанов, М.И. Кривые роста деревьев как источник информации о некоторых гелиофизических и геофизических процессах / М.И. Розанов // Солнце, электричество, жизнь. - М.: МГУ, 1972. С. 44-48.

Рождественский, С.Г. Фитомасса и годовая продукция надземной части осиновых древостоев Ярославской области / С.Г. Рождественский // Лесоведение. - 1979. - № 4. С. 30-37.

Романов, В.В. Болота и их свойства / В.В. Романов. - Л.: Гидрометеоздат, 1979.- 54 с.

Романов, В.В. Гидрофизика болот / В.В. Романов.- Л.: Гидрометеоздат, 1961.- 359 с.

Романова, Е.А. Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот / Е.А. Романова. - Л.: Гидрометеоздат, 1961. - 244 с.

Романовский, Ю.Э. Конкуренция, продуктивность и видовое разнообразие сообществ / Ю.Э. Романовский // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. - Спб., 1992. С. 139-152.

Рубцов, В.И. К вопросу о влиянии осадков и температуры воздуха на прирост сосны / В.И. Рубцов, А.М. Ильин // Науч. зап. ВЛТИ. Т. XV. – Воронеж, 1956. С. 57-62.

Рудаков, В.Е. О методике изучения влияния колебаний климата на ширину годичных колец деревьев / В.Е. Рудаков // Бот. журн. – 1958. – Т. 43, № 12. – С. 1709-1712.

Русаленко, А.И. Структура и продуктивность лесов при подтоплении и затоплении / А.И. Русаленко. - Мн.: Наука и техника, 1983. - 175 с.

Рысин, Л.П. Сосновые леса европейской части СССР / Л.П. Рысин. – М.: Наука, 1975. – 212 с.

Саарман, Т.Е. О поступлении минеральных веществ из елово-лиственного опада в бурую псевдоподзолистую почву / Т.Е. Саарман // Бюлл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. - 1979. - Вып. 20. - С. 19-21.

Сабиров, Р.Н. Дендроклиматический анализ радиального прироста лесообразующих хвойных видов Южного Приморья / Р.Н. Сабиров // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. С. 102-108.

Салаи, А. Роль гуминовых кислот в геохимии урана и их возможная роль в геохимии других катионов / А. Салаи // Химия земной коры. Т. 2. - М.: Наука, 1964. С. 428-442.

Самбук, С.Г. Заболоченные сосновые леса европейской части СССР / С.Г. Самбук // Бот. журн. – 1991. – Т. 76, № 4. – С.

Сафин М.Г. Влияние мохового покрова на рост древостоя в сфагновых сосняках Марийского Полесья / М.Г. Сафин // Вестник Казанского государственного аграрного университета. - 2010. - № 1 (15). – С. 147-154.

Свидерский, В.И. О диалектике элементов и структуры в объективном мире и в познании / В.И. Свидерский. - М.: Соцэргиз, 1962. - 275 с.

Севостьянова, Л.И. Роль рельефа и поверхностных отложений в хозяйственном освоении территории Марий Эл / Л.И.Севостьянова: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. - Казань, 2000.- 20 с.

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

Северцов, А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности / А.С. Северцов // Журн. общ. биол. - 1990.- Т. 51.- № 5.- С. 579-589.

Секретенко, О.П. Метод анализа пространственной структуры древостоев / О.П. Секретенко // Исследование структуры лесонасаждений. – Красноярск: ИЛиД, 1984. С. 88-101.

Синская, Е.Н. Динамика вида / Е.Н. Синская.- М.-Л.: Сельхозгиз, 1948.- 526 с.

Сиринов, А.А. Исследование формирования и режима стока с осушенных лесных болот / А.А. Сиринов. Автореф. дис. ... канд. географ. наук. – Иркутск, 1989. - 16 с.

Сиринов, А.А. Некоторые итоги исследований гидрологической роли лесных болот Русской равнины /А.А. Сиринов // Совещание «Леса Русской равнины». – М., 1993. С. 195-198.

Сирин, А.А. Водообмен и структурно-функциональные особенности лесных болот: на примере европейской тайги / А.А. Сирин. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - М., 1999.- 44 с.

Смирнов, В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР / В.В. Смирнов. - М.: Наука, 1971. - 362 с.

Смирнов, В.Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения / В.Н. Смирнов - Йошкар-Ола: Мар. книжн. изд-во, 1968. - 531 с.

Смолянинов, И.И. Биологический круговорот веществ и повышение продуктивности лесов / И.И. Смолянинов. - М.: Лесн. пром-сть, 1969. - 192 с.

Смолянинов, И.И. Как и чем питается лес / И.И. Смолянинов, О.А. Климова. - М.: Лесн. пром-сть, 1978. - 120 с.

Смоляк, Л.П. Болотные леса и их мелиорация / Л.П. Смоляк. - Минск: Наука и техника, 1969. - 212 с.

Смоляницкий, Л.Я. Исследование некоторых особенностей водного обмена сфагнома в связи с малой реакцией верховых болот на осушение / Л.Я. Смоляницкий // ИВУЗ: Лесной журн. - 1971. - № 4. - С. 129-131.

Смоляницкий, Л.Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов / Л.Я. Смоляницкий // Бот. журн. - 1977. - Т. 61, вып. 9. - С. 1262-1272.

Смыков, А.Е. Закономерности пространственно-временной динамики основных параметров лесного фонда Республики Марий Эл / А.Е. Смыков: Дис. ... канд. с.-х. наук. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. - 238 с.

Соколов, Н.Н. Возрастное строение заболоченных сосняков Европейского Севера / Н.Н. Соколов // Лесная таксация и лесоустройство. - Красноярск, 1988.

Составление и издание кадастров торфяных и сапропелевых месторождений Республики Марий Эл». Кн. 2. «Торфяные месторождения Республики Марий Эл»: Научный отчет / В.Ю. Обрывков, В.С. Шараров, Г.А. Барбашова, Г.Д. Обрывкова. - Н. Новгород, 2000. - 260 с.

Сукачев, В.Н. О болотной сосне / В.Н. Сукачев // Лесной журн. - 1905. - Т. 35, № 3. - С. 354-372.

Сукачев, В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства / В.Н. Сукачев. - Л., 1926. - 163 с.

Стравинскене, В.П. Дендроклиматологический анализ прироста деревьев в гидромелиоративных лесах Литовской ССР / В.П. Стравинскене: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. - М., 1981. - 20 с.

Тарасов, А.И. Об изменчивости годичного прироста ели по толщине в связи со степенью угнетения деревьев и колебаниями погодных условий / А.И. Тарасов // Лесоведение. - 1968. - № 2. - С. 24-32.

Тишин, Д.В. Влияние природно-климатических факторов на радиальный прирост основных видов деревьев Среднего Поволжья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Д.В. Тишин. - Казань: КГУ, 2006. - 20 с.

Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации / Под ред. Сирин А.А. и Минаевой Т.Ю. - М.: ГЕОС, 2001. - 190 с.

Торфяные ресурсы мира (справочник) / Под ред. Оленина А.С. - М.: Недра, 1988. - 383 с.

Третьяков, Н.В. Методика учета среднего и текущего прироста древостоя / Н.В. Третьяков // Вопросы лесной таксации. - М.-Л.: Гослестехиздат, 1937. С. 3-18.

Тюкин, Н.Т. Изменчивость признаков хвои сосны обыкновенной / Н.Т. Тюкин // Лесн. хоз-во. - 1974. - № 8. - С. 39-42.

Тюремнов, С.Н. Изменения химического состава вод торфяных болот в зависимости от условий их залегания / С.Н. Тюремнов, И.Ф. Ларгина // Тр. ГГИ. - 1966. - Вып. 135. С. 223-241.

Тюремнов, С.Н. Растительные группировки торфяных месторождений и химический состав их водной среды / С.Н. Тюремнов, И.Ф. Ларгина // Торфяная пром-сть. - 1968. - № 2. - С. 21-24.

Тюремнов, С.Н. Торфяные месторождения / С.Н. Тюремнов. - М.: Недра, 1976. - 488 с.

Тябера, А.П. Площадь роста дерева и ее определение аналитическим способом / А.П. Тябера // ИВУЗ. Лесной журнал. - 1978. - № 2. - С. 12-16.

Тябера, А.П. Вопросы территориального размещения деревьев в сосновых древостоях / А.П. Тябера // ИВУЗ: Лесной журнал. - 1980. - № 5. - С. 5-8.

Углерод в лесном фонде и сельскохозяйственных угодьях России / Д.Г. Замолотчиков, Г.Н. Коровин, А.И. Уткин, О.В. Честных, Б. Сонген. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. - 200 с.

Углерод в экосистемах лесов и болот России / Под ред. Алексеева В.А. и Бердси Р.С. - Красноярск: ИЛИД СО РАН, 1994. - 204 с.

Усольцев, В.А. Принципы и методика составления таблиц биопродуктивности древостоев / В.А. Усольцев // Лесоведение. - 1998. - № 2. - С.24-33.

Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. База данных и география / В.А. Усольцев. - Екатеринбург: УрО РАН, 2001. - 707 с.

Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. Нормативы и элементы географии / В.А. Усольцев. - Екатеринбург: УрО РАН, 2002. - 763 с.

Усольцев, В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. Предельная продуктивность и география / В.А. Усольцев. - Екатеринбург: УрО РАН, 2003. - 407 с.

Усольцев, В.А. биологическая продуктивность лесов Северной Евразии. Методы, база данных и ее приложения / В.А. Усольцев. - Екатеринбург: УрО РАН, 2007. - 637 с.

Успенский, В.В. Таксация биологической и хозяйственной продукции сосновых древостоев / В.В. Успенский // Лесоведение. - 1983. - № 6. - С.34-39.

Уткин, А.И. Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР / А.И. Уткин // Лесоведение. - 1970. - № 3. - С. 58-89.

Уткин, А.И. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты / А.И. Уткин // Итоги науки и техники: Лесоведение и лесоводство. - М.: ВИНТИ, 1975. Т. 1. С. 9-189.

Уткин, А.И. Структура и первичная биологическая продуктивность лесных биогеоценозов / А.И. Уткин: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Красноярск, 1981. - 55 с.

Уткин, А.И. Углеродный цикл и лесоводство / А.И. Уткин // Лесоведение. - 1995. - № 5. - С. 3-20.

Уткин, А.И. Анализ продукционной структуры древостоев / А.И. Уткин, С.Г. Рождественский, Я.И. Гульбе и др. – М.: Наука, 1988. – 240 с.

Уткин, А.И. Определение запасов углерода насаждений на пробных площадях: сравнение аглометрического и конверсионно-объемного методов / А.И. Уткин, Д.Г. Замолодчиков, Г.Н. Коровин // Лесоведение. - 1997. - № 5. - С.37-45.

Уткин, А.И. Леса России как резервуар органического углерода биосферы / А.И. Уткин, Д.Г. Замолодчиков, О.В. Честных, Г.Н. Коровин, Н.В. Зукерт // Лесоведение. – 2001. - № 5. – С. 8-23.

Ушаков, Б.А. Причины вымокания сосновых насаждений Припятского Полесья / Б.А. Ушаков // Лес. хоз-во. - 1978. - № 6. - С. 23-26.

Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Дж. О. Ким, Ч.У. Мьюллер, У.Р. Клекка и др. - М.: Финансы и статистика, 1989. - 215 с.

Феклистов, П.А. К вопросу о влиянии метеорологических факторов на годичный прирост древесины в северной тайге / П.А. Феклистов, В.Н. Евдокимов // Экология и защита леса (Патология леса и охрана природы). – Л.: ЛТА, 1983. С. 11-15.

Феклистов, П.А. Цикличность радиального прироста сосны и ели на европейском Севере / П.А. Феклистов, В.М. Барзут // Экология и защита леса (Взаимодействие компонентов лесных экосистем). – Л.: ЛТА, 1985. С. 24-28.

Физико-географическое районирование СССР: Характеристика региональных единиц / под ред. Гвоздецкого Н.А. - М.: МГУ, 1968. - 576 с.

Фокин, А.Д. Роль растительных остатков в обеспечении растений зольными элементами на подзолистых почвах / А.Д. Фокин, И.Л. Черникова, К.Ш. Ибрагимов и др. // Почвоведение. – 1979. - № 6. – С. 53-61.

Фрей, Т. Рост как информационный процесс / Т. Фрей // Проблемы современной экологии. – Тарту, 1978. С. 58-59.

Фролов, И.Т. Жизнь и познание. О диалектике в современной биологии / И.Т. Фролов. М.: Мысль, 1981. - 268 с.

Хлюстов В.К. Прогнозирование текущего прироста и оптимизация повышения продуктивности древостоев на примере сосняков и березняков Северного Казахстана/ В.К. Хлюстов Автореф. дис. ... д-ра с/х. наук.- СПб., 1993.- 37 с.

Хмелинин, И.Н. Трансформация водно-растворимых ортофосфатов в подзолистых пахотных почвах / И.Н. Хмелинин // Биологические проблемы Севера. IX Симпозиум. Ч. 1. – Сыктывкар, 1981. С. 327.

Храмов, А.А. Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья (структура и биологическая продуктивность) / А.А. Храмов, В.И. Валуцкий. - Новосибирск.: Наука, 1977. – 289 с.

Цельникер, Ю.Л. К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев / Ю.Л. Цельникер // Бот. журн. – 1950. – Т. 33, № 5. С. 445-460.

Цинзерлинг, Ю.Д. Растительность болот / Ю.Д. Цинзерлинг // Растительность СССР. - М.: Госиздат, 1938. Т. 1. – 489 с.

Цыганенко, А.Ф. Опыт изучения гидрохимического ионного баланса верхнего болота / А.Ф. Цыганенко // Вест. ЛГУ. Сер. биол. – 1962. – Т. 15, вып. 3. – С. 31-45.

Челяндинова, А.И. Количество и характер развития хвои в сосновом насаждении / А.И. Челябинова // Тр. ВНИИЛХ. 1941. Вып. 21. С. 30-50.

Черкашин, В.П. Анализ динамических связей прироста деревьев и климатических факторов / Черкашин // Математический анализ компонентов лесных биогеоценозов. – Новосибирск: Наука, 1979. С. 15-25.

Чернов, Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю.И. Чернов // Успехи современной биологии. - 1991. - Т. 111. - № 4. - С. 499-507.

Черных, В.Л. Автоматизированные системы в лесном хозяйстве: Учебное пособие / В.Л. Черных, В.В. Сысуев. - Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. - 378 с.

Черняев, А.М. Гидрохимия болот (Урал и Приуралье) / А.М. Черняев, Л.Е. Черняева, М.Н. Еремеева. – Л.: Гидрометеоздат, 1989. – 430 с.

Черняева, Л.Е. Химический состав атмосферных осадков (Урал и Приуралье) / Л.Е. Черняева, А.М. Черняев, А.К. Могиленских. - Л.: Гидрометеоздат, 1978. - 179 с.

Чесноков, В.А. О величине грунтового питания болот / В.А. Чесноков // Исследования по лесному болотоведению и мелиорации. – Петрозаводск, 1978. С. 31-35.

Чистяков, А.Р. Типы леса Марийской АССР и сопредельных районов / А.Р. Чистяков, А.К. Денисов – Йошкар-Ола: Марийское книжное изд-во, 1959. – 74 с.

Шадрина, Н.И. Продуктивность надземной биомассы болотных лесов Тавдинского Зауралья / Н.И. Шадрина // Лесоведение. - 1968. - № 4. - С. 39-47.

Шатилов, И.С. Химический состав атмосферных осадков и поверхностно-стекаемых вод / И.С. Шатилов, А.Г. Замараев, Г.В. Чеповская // Докл. ВАСХНИЛ. – 1977. - № 6. – С. 1-3.

Шварцев, С.Л. Гидрогеохимия зоны гипергенезиса / С.Л. Шварцев. – М.: Наука, 1978. – 287 с.

Шенников, А.П. Введение в геоботанику /А.П. Шенников. - Л.: ЛГУ, 1964. - 316 с.

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

Шиятов, С.Г. Климатически обусловленные колебания радиального прироста древесных растений на Приобском Севере / С.Г. Шиятов // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. – Свердловск, 1981. С. 45-53.

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

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

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

Шулман, Э. Годичные кольца у деревьев как свидетельство изменений климата / Э. Шулман // Изменения климата. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1958. С. 234–244.

Эйтинген, Г.Р. Влияние густоты древостоя на рост насаждения / Г.Р. Эйтинген // Лесной журн. - 1918. - Вып. 6-8. - С. 241–276.

Юдина, В.Ф. Динамика урожайности клюквы болотной в южной Карелии / В.Ф. Юдина, Т.А. Максимова // Экология. – 2005а. - № 4. - С. 264–268.

Юдина, В.Ф. Особенности плодоношения ягодных растений на болотах южной Карелии / В.Ф. Юдина, Т.А. Максимова // Тр. КарНЦ РАН. - Петрозаводск, 2005б. Вып. 8. С. 163–168.

Юкнис, Р.А. Закономерности пространственного распределения деревьев в сосняках Литовской ССР / Р.А. Юкнис // ИВУЗ: Лесной журнал. – 1973. - № 5. С. 33–37.

Яснопольская, Г.Г. К характеристике растительности и торфяной залежи Ваюганского болота / Г.Г. Яснопольская // Уч. зап. Томского ун-та. - 1965. - № 51. С. 49–63.

Яценко-Хмелевский, А.А. Дендроиндикация как метод глобальной оценки влияния антропогенного воздействия на окружающую среду / А.А. Яценко-Хмелевский, Н.И. Лайранд // Дендроклиматические исследования в СССР. – Архангельск, 1978. С. 46.

Belyea L., Clymo R. S. Feedback control of the rate of peat formation // Proc. R. Soc. Lond. B. - 2001. - Vol. 268. - P. 1315–1321.

Bumbieris, M. The role of Phytophthora cryptogea and water lagging in a decline of Pinus radiata / M. Bumbieris // Austral. J. Bot. - 1976. - V. 24. - N 6. - P. 703–709.

Connell, J.H. The ecological regulation of species diversity / J.H. Connell, E. Orias // Amer. Nat. - 1964. - V. 98. - N 903. - P. 399–414.

Denyer, W.B. Die bark and mortality of tamarack caused by high water / W.B. Denyer, C.G. Riley // Forest Chronicle. - 1964. - V. 40. - N 3. - P. 334–338.

Hurbert, S.H. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters / S.H. Hurbert // Ecology. - 1971. - V. 52. - N 4. - P. 577–586.

Kulczinski, S. Torfowiska Polesia / S. Kulczinski // Prace roln-lesne PAV. - 1939, 1940. - Vol. 37. - Т.1/2. *Malmer N., Wallen B.* The dynamics of peat accumulation on bogs: mass balance of hummocks and hollows and its variation throughout a millennium // Ecography. 1999. Vol. 22. P.736–750.

Moore T. R., Bubier J. L., Frolking S. E., Lafleur P. M., Roulet N. T. Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog // J. Ecol. 2002. Vol. 90. P.25–36.

Nungesser M. K. Modelling microtopography in boreal peatland: hummocks and hollows // Ecol. Modelling. 2003. Vol. 165. P. 175–207.

Odum, E.P. Ecology and our endangered life-support systems / E.P. Odum. - Sunderland. Massachusetts: Sinauer Associates, Ins., 1989. - 283 p.

Ohlson M., Okland R.H. Spatial variation in rates of carbon and nitrogen accumulation in a boreal bog // Ecology. Vol. 79. № 8. P. 2745–2758.

Pawlowski, B. Skład i budowa zbiorowisk roślinnych oraz metody ich badania / B. Pawlowski. – Warszawa: Szata roślinna Polski, 1959. - Т. 2.

Pawlowski, B. Zespól torfowiskowe / B. Pawlowski. - Warszawa: Szata roslinna Polski, 1959. -T. 1.

Pielou, E.C. Ecological Diversity / E.C. Pielou. - Sydney, Toronto: A Wiley Intersci. Publ. 1975. - 165 p.

Schultze E. D., Prokuschkin A., Arneth A., Knorre A., Vaganov E. A. Net ecosystem productivity and peat accumulation in Siberian Aapa mires: a comparison of methods // *Tellus*. 2002. Vol. 54B. P. 531-536.

Steffen, H. Vegetationskunde von Ostpreussen / H. Steffen.- Jena, 1931.- 266 p.

Tolonen K., Turunen J. Carbon accumulation in mires in Finland // Northern peatlands in global climatic change. Proc. Of Intern. Workshop. Hyytiala. The academy of Finland, 1995. P. 250–255.

Thomasius, H. Untersuchungen über die Brauchbarkeit einiger Wachstumgrößen von Bäumen und Beständen für die quantitative Standortsbeurteilung / H. Thomasius // *Archiv Forst.*, 1963. – Bd. 12. H. 12. – S. 1267-1323/

Trumbor S. E., Bubier J. L., Harden J. W., Crill P. M. Carbon cycling in boreal wetlands: A comparison of three approaches // *J. Geophys. Res.* 1999. - N.27. - P. 673–682.

Waddington J. M., Roulet N. T. Atmosphere – wetland carbon exchanges: Scale dependency of CO₂ and CH₄ exchange on the developmental topography of a peatland // *Global Biogeochem. Cycles*. 1996. Vol. 10. № 2. P.233–245.

Научное издание

*ДЕМАКОВ Юрий Петрович
САФИН Масхут Гумарович
ШВЕЦОВ Сергей Михайлович*

**СОСНЯКИ СФАГНОВЫЕ МАРИЙСКОГО ПОЛЕСЬЯ:
СТРУКТУРА, РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ**

Монография

Редактор П.Г. Павловская

Компьютерный набор и верстка Ю.П. Демаков

Подписано в печать Формат 60x84/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная
Усл. п.л. 16,1. Тираж 200 экз.
Заказ №

Марийский государственный технический университет
424000 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3

Редакционно-издательский центр
Марийского государственного технического университета
424006 Йошкар-Ола, ул. Панфилова, 17