

УДК 585.5+630.18

ЛЕС КАК ПОДЗЕМНО-СОМКНУТАЯ ДЕНДРОЦЕНОЭКОСИСТЕМА

© 2014 г. С. Н. Санников, Н. С. Санникова

Ботанический сад УрО РАН

620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: sannikovanelly@mail.ru

Поступила в редакцию 12.11.2013 г.

В результате количественного «микроэко системного» анализа структурно-функциональных связей между компонентами биогеоценоза в хвойных лесах выявлена ведущая роль фактора корневой конкуренции древостоя-эдификатора в детерминации роста подроста и растений нижнего яруса по сравнению с его «световой» конкуренцией. С учетом доминирующей роли корневой конкуренции древостоя в формировании других компонентов лесных биогеоценозов предложено новое определение термина «лес» как «подземно-сомкнутой дендроцено-экосистемы».

Ключевые слова: *лес, хвойные, биогеоценоз, микроэко система, конкуренция древостоя, подрост, нижний ярус фитоценоза.*

ВВЕДЕНИЕ

В международном лесоведении термин «лес» понимается как лесной биогеоценоз, в верхнем ярусе фитоценоза которого доминирует древостой с более или менее сомкнувшимся пологом крон деревьев. Под их средообразующим (эдифицирующим) влиянием формируются специфичная микроклиматическая и почвенно-гидрологическая среда, нижние ярусы фитоценоза и все другие компоненты биоценоза. В лесной биогеоценологии (Сукачев, 1964; Дылис, 1978; Карпов и др., 1983) постулированы, но пока недостаточно выявлены и показаны на количественном уровне универсальные структурно-функциональные взаимосвязи и ведущая роль конкуренции («борьбы за существование») между организмами, населяющими лес, в процессе его становления и развития.

В большинстве определений леса (Морозов, 1912; Ткаченко, 1955; Naučný slovník lesnícký, 1959; Сукачев, 1964; Мелехов, 1980; The New Encyclopedia Britannica, 2005; Энциклопедия..., 2006) характеризуется состав его био- и абиотических компонентов и постулируются их функциональные взаимосвязи. При этом недостаточно отражены главные диффе-

ренциальные (диагностические) эколого-демографические признаки лесных экосистем по сравнению с «нелесными» – луговыми, степными, тундровыми или болотными. Критериями существования леса на той или иной территории считаются некоторая минимальная степень сомкнутости (проективного покрытия) полога крон деревьев (10 %) или полнота древостоя и его высота не менее 5 м (Lorenz et al., 2005).

В лесной экологии, если исходить из планетарной роли фотосинтетически активной радиации (ФАР), господствует постулат о конкуренции деревьев за свет (перехвате ФАР) как главном факторе, определяющем структурно-функциональные взаимоотношения, рост и формирование растений в лесу (Корзухин, Тер-Микаэлян, 1982; Карев, 1991). Степень сомкнутости (проективного перекрытия) корневых систем и роль корневой конкуренции деревьев, оценка которой ранее была методически недоступной (Василевич, 1988), учитывались лишь на качественном уровне (Fricke, 1904; Морозов, Охлябинин, 1911; Карпов, 1958; Калинин, 1978; Казанцева, 1979).

Между тем на основе количественного «микроэко системного» подхода к анализу структурно-функциональных связей в лесном

биогеоценозе и оригинального экофизиологически обоснованного индекса конкурентности древостоя-эдификатора выявлена приоритетная системообразующая роль этого фактора в формировании главных компонентов ценоэкосистем хвойных лесов (Санникова, 1979, 1992, 2003; Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992; Санникова, Локосова, 2001; Санников и др., 2012). Это вызывает необходимость ревизии и переоценки относительной роли факторов конкурентности древостоя и коррекции традиционных представлений о сущности фундаментального в лесоведении понятия «лес», остававшегося почти неизменным в течение XX в.

Целью работы явилось обобщение результатов количественного микроэкосистемного анализа структурно-функциональных связей подроста и растений нижнего яруса с параметрами конкурентности древостоя-эдификатора в лесных биогеоценозах и обоснование нового определения термина «лес» как «подземно-сомкнутой лесной ценоэкосистемы».

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Изучение и оценка роли хорологических изменений структуры и функций древостоя-эдификатора в формировании подроста хвойных и растений нижнего яруса (на примере *Calluna vulgaris* (L.) Hull.) проведены в лесах с абсолютным доминированием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) подзоны предлесостепи Западной Сибири.

Основным методическим принципом исследований служил количественный микроэкосистемный подход к выявлению разносторонних структурно-функциональных связей между параметрами конкурентности древостоя и текущего роста подроста хвойных и вереска обыкновенного с помощью методов корреляционно-регрессионного анализа (Санникова, 1992, 2003). С этой целью на пробных площадях в пределах одного биогеоценоза (площадью 0.5–1.0 га) с максимально гетерогенной полнотой древостоя на 70–100 круговых учетных площадках (с радиусом, равным средней длине главных латеральных корней деревьев – от 7 до 12 м) определяли параметры текущего

прироста всех деревьев по объему, абсолютную полноту древостоя ($\text{м}^2/\text{га}$) и расстояния деревьев от центра площадки. На микроплощадках (размером 1×1 м), расположенных в центрах круговых макроплощадок, измерены сомкнутость полога крон деревьев (с помощью оригинального реласкопа с сеткой Раменского, направленной вертикально вверх), относительная ФАР (люксметром Ю-116), а также текущий прирост терминальных побегов модельных экземпляров подроста хвойных и вереска.

Индексы конкурентности древостоя в центрах всех круговых учетных площадок вычислены по формуле: $I_{\text{ккд}} = \Sigma Z_v / D$ (Санникова и др., 2012), где $I_{\text{ккд}}$ – индекс конкурентности древостоя-эдификатора, Z_v – средний годовой текущий прирост ствола дерева по объему, $\text{дм}^3/\text{год}$, отражающий его экофизиологически детерминированную конкурентную мощность; D – расстояние дерева от центра площадки, м, с которым связано уменьшение плотности физиологически активных («сосущих») корней дерева с диаметром менее 1 мм (Санникова, 1979); Σ – сумма индексов конкурентности всех деревьев на круговой учетной площадке. На каждой пробной площади отпрепарированы и измерены длины средних латеральных корней 8–10 деревьев II класса роста.

Индексы световой конкурентности древостоя (перехвата им ФАР) в центрах тех же круговых учетных площадок вычислены как разность $\text{ФАР}_n - \text{ФАР}_{1.3}$; где ФАР_n – полная относительная ФАР (100 %), измеренная на открытом месте; $\text{ФАР}_{1.3}$ – относительная ФАР (%) под пологом древостоя на высоте 1.3 м от поверхности почвы, синхронно измеренная в полуденные часы на всех учетных площадках при облачности 10 баллов.

Комплексный эмпирический индекс интегральной конкурентности древостоя, отражающий совместное влияние его конкурентности по отношению к растениям нижних ярусов, определен как произведение $I_{\text{кскд}} = I_{\text{ккд}} \cdot I_{\text{скд}}$ (Санникова и др., 2012).

Взаимосвязи параметров подроста и вереска, с одной стороны, и древостоя-эдификатора – с другой, проанализированы с помощью общепринятых методов корреляционного и регрессионного анализа (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастная динамика сомкнутости крон деревьев и корневых систем древостоев. В настоящее время довольно хорошо изучена лишь вертикальная стратиграфия корневых систем деревьев (Рахтеенко, 1963; Каризуми, 1968; Köstler, Brückner, 1968 и др.). В то же время информация о хронологическом распределении, степени сомкнутости, проективном покрытии и перекрытии (обычно многократном) их главных латеральных корней, определяющих «поле корневой конкуренции» деревьев (термин – наш) (Санников и др., 2012) и ее интенсивность, содержится лишь в немногих работах (Казанцева, 1979; Калинин, 1991; Санникова, 1979; Санникова, Локосова, 2001; Прокушкин и др., 2008; Санников и др., 2012). Поэтому латеральные структурно-функциональные связи в ризосфере соседствующих деревьев друг с другом и с другими растениями на количественном уровне почти не выявлены.

Между тем, по нашим исследованиям, на всех этапах возрастной динамики формирования модальных древостоев степень сомкнутости и проективного перекрытия (конкурент-

ных контактов) корневых систем деревьев на порядки выше сомкнутости их крон (рис. 1).

Уже в пятилетнем возрасте пионерного самосева сосны обыкновенной на открытых гарях при его плотности 15–20 тыс. экз./га кратность взаимного перекрытия площади корневых систем деревьев составляет 4.5–6.0, а в десятилетнем – 28–40. Она достигает максимума на виргинильной стадии 30-летних древостоев (64!), постепенно снижаясь (до 18–20) к репродуктивной стадии 170–175-летних. В то же время максимальное интегральное перекрытие крон деревьев в 20-летнем возрасте дендроценозов не превышает 1.7–2.4, а после их самоизреживания уменьшается более чем вдвое, стабилизируясь на уровне не выше 0.80–0.85 в возрасте 140–160 лет. Таким образом, формирование нового поколения древостоя и лесного биогеоценоза начинается с исключительно экстенсивного «захвата» самосевом площади корневого питания, причем иногда задолго до начала общего смыкания его крон (например, между рядами лесных культур). Аналогичные вполне закономерные конкурентные соотношения в под- и надземной сферах (принцип *приоритета сомкнутости корней по отношению к сомкнутости крон*) характерны и для других лесообразующих видов.

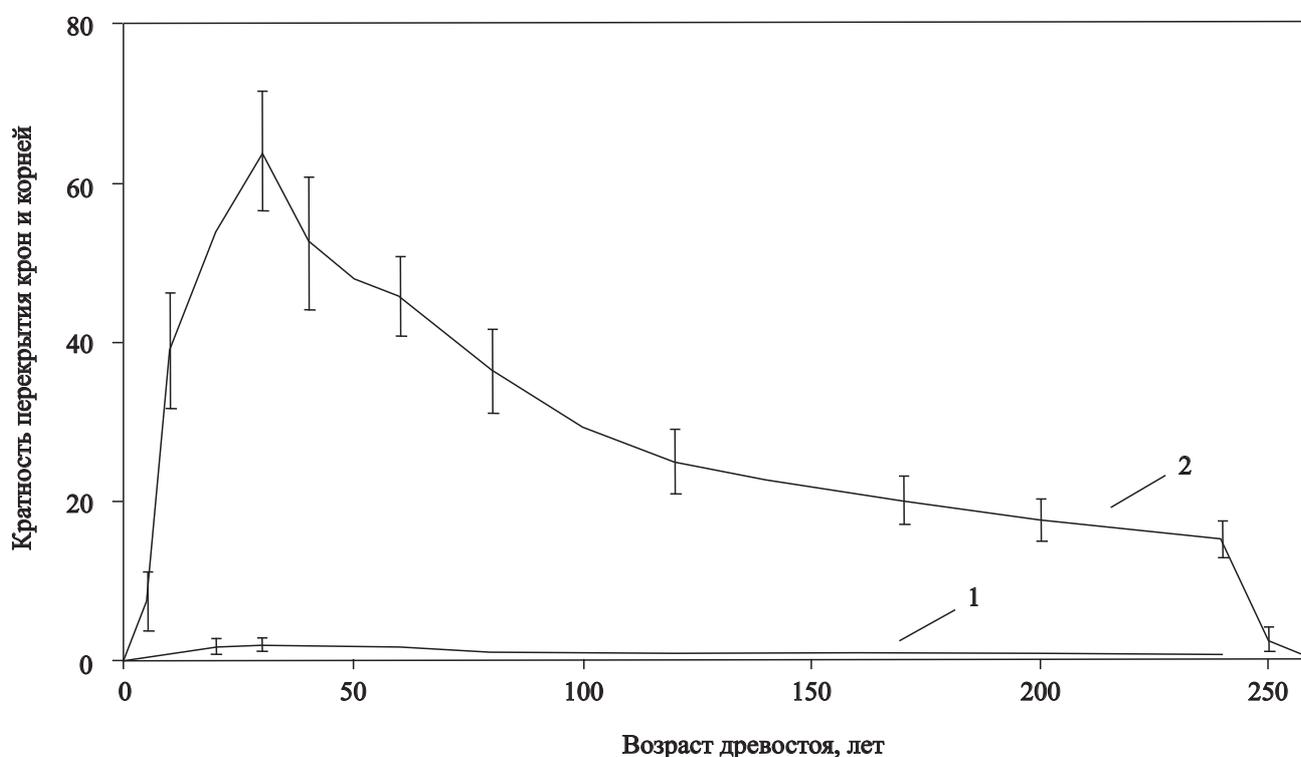


Рис. 1. Возрастная динамика кратности проективного перекрытия крон (1) и корневых систем деревьев (2) в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны предлесостепи Западной Сибири. Вертикальные линии – ошибки средних величин.

Перекрытие и дублирование структуры и функций биосистем – один из важнейших принципов их стабильности (Санников, 1991). Многократное проективное перекрытие верхнего слоя почвы корневыми системами деревьев начиная с ювенильной стадии дендроценоза создает мощный потенциал его корневой конкуренции, подавляющей развитие конкурентной травянистой и мелколиственной древесной растительности. Высокая степень перекрытия корней деревьев сохраняется в течение всей жизни древостоя, гарантируя его успешное выживание, рост и стабильное доминирование в фитоценозе.

Конкуренция древостоя как фактор формирования нижнего яруса фитоценоза. В. Н. Сукачев (1964) и его последователи подчеркивали, что особенности структуры, функций и динамики леса во многом определяются конкуренцией между деревьями в лесу, изучение которой они считали одной из кардинальных задач лесоведения (Карпов, 1958; Карпов и др., 1983; Дылис, 1978; Уткин, 1965).

Ранее в количественном изучении конкуренции между деревьями, а также подроста и деревьев за ФАР с помощью фотометрической аппаратуры достигнуты некоторые успехи (Цельникер, 1969; Малкина и др., 1970; Карманова, 1976; Алексеев, 1975). Однако из-за отсутствия достаточно эффективного метода количественной оценки корневой конкуренции древостоя ее сфера оставалась почти недоступной для изучения (Василевич, 1988). Разработка экофизиологически обоснованного метода количественного определения индекса корневой конкуренции отдельного дерева и древостоя на базе микроэкосистемного подхода (Санникова, 1979, 1992; Санников, Санникова, 1985; Санникова, Локосова, 2001; Санникова и др., 2012) позволила в первом приближении решить эту проблему.

Микроэкосистемный анализ биогеоценозов различных субформаций и типов хвойных лесов свидетельствует о том, что наиболее тесная и достоверная парная корреляция параметров роста подроста *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica* под пологом материнского древостоя наблюдается с $I_{\text{ккд}}$. Во всех изучавшихся типах леса связь с $I_{\text{ккд}}$ на 16–53 % выше, чем с $I_{\text{скд}}$ (рис. 2, табл. 1).

Множественный корреляционный анализ показал также (табл. 2), что относительный вклад $I_{\text{ккд}}$ в общую дисперсию параметров годичного прироста подроста хвойных как по высоте, так и по объему стволиков в сосновых лесах в среднем в 3–4 раза, а в еловых – в 2–3 раза выше доли вклада относительной ФАР, проникающей под полог древостоя (на высоту 1.3 м). Это свидетельствует о ведущей роли фактора корневой конкуренции древостоя в формировании ювенильного поколения леса.

Как показано нами ранее (Санникова, 1992, 2003; Санникова, Локосова, 2001) и в табл. 3, в преобладающих типах хвойных лесов уровни связи с индексом корневой конкуренции других компонентов биогеоценозов – влажности почвы, проективного покрытия трав и зеленых мхов (за исключением сосняка бруснично-лишайникового) – также выше, чем с относительной ФАР.

Текущий прирост терминальных побегов одного из характерных видов нижнего яруса *Calluna vulgaris* под пологом сосняка бруснично-верескового также более тесно связан с $I_{\text{ккд}}$ ($R = -0.53$), чем с $I_{\text{скд}}$ ($R = -0.42$; см. рис. 2). Результаты разностороннего микроэкосистемного анализа сосновых и еловых лесов (Санникова, 1992, 2003; Санникова, Локосова, 2001; Санникова и др., 2012) показали ведущую роль индекса корневой конкуренции древостоя в формировании структуры и функций многих других компонентов лесных биогеоценозов, а именно: а) факторов микробиотопа (влажности и содержания K_2O и P_2O_5 в почве); б) роста и продуктивности окружающих деревьев (R от -0.47 до -0.61), в) семенной продуктивности древостоя (R от 0.48 до 0.63); г) плотности эктомикориз и сосущих корней деревьев сосны (R равен 0.38 и 0.47 соответственно). Кроме того, выявлены трансбиотические связи численности мелких млекопитающих ($R = 0.79$) и видового состава и обилия различных групп почвенной мезофауны с доминантами и фитомассой трав, детерминируемых $I_{\text{ккд}}$ (Санникова, 2003). Теоретически, исходя из общей концепции универсальности структурно-функциональных связей в лесном биогеоценозе (Сукачев, 1964), можно ожидать (на том или ином уровне корреляции) аналогичные связи с хороло-

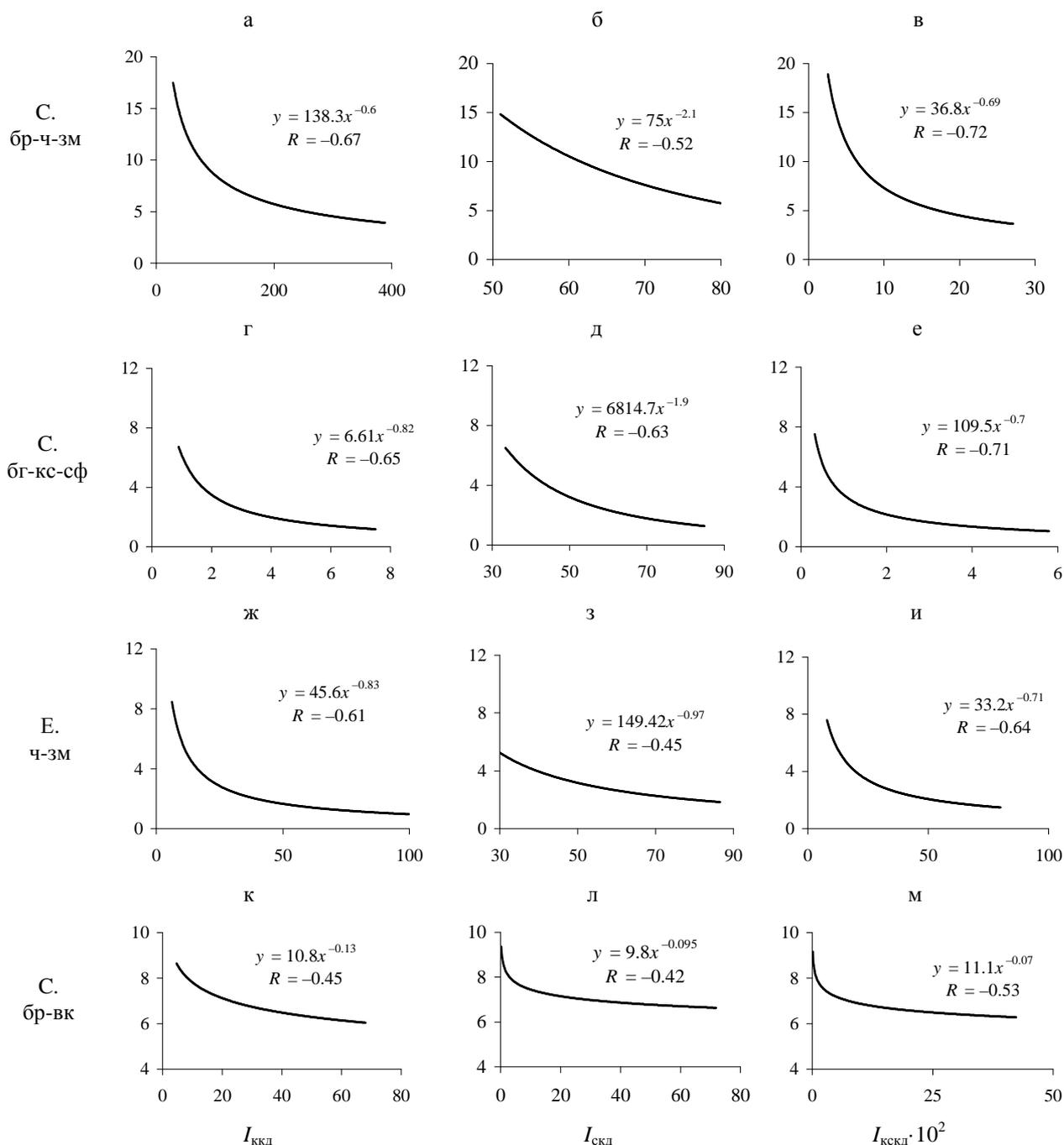


Рис. 2. Связь параметров годичного прироста терминальных побегов растений нижнего яруса хвойных лесов с индексами корневой ($I_{ккд}$), световой ($I_{скд}$) и интегральной ($I_{кскд}$) конкуренции древостоя-эдификатора.

а–е – подрост *Pinus sylvestris* L.; ж–и – подрост *Picea obovata* Ledeb.; к–м – *Calluna vulgaris* (L.) Hull. Типы леса: С. бр-ч-зм – сосняк бруснично-чернично-зеленомошный; С. бг-к-с-ф – сосняк багульниково-кассандрово-сфагно-вый; Е. ч-зм – ельник чернично-зеленомошный; С. бр-вк – сосняк бруснично-вересковый.

гическими изменениями индекса корневой конкуренции древостоя и всех других компонентов ценоэкосистемы.

В качестве примера почти абсолютного доминирования роли фактора корневой конкуренции древостоя в формировании и стабильности лесного биогеоценоза можно привести следующий факт, установленный нами в со-

сняке лишайниковом подзоне средней тайги в бассейне р. Конды (Западная Сибирь). В разреженном неоднократно пожарами 280-летнем древостое сосны до плотности всего 18 деревьев на 1 га (высотой 19.5 м со средними диаметром ствола 36 см, радиусом крон 3.8 м и их общим проективным покрытием 8.2 %) относительная ФАР составляла 93 %.

Таблица 1. Корреляционный анализ связи параметров годичного прироста терминальных побегов подроста хвойных с индексами конкуренции древостоя

Тип леса	Вид	Парная корреляция			Множественная корреляция		
		$I_{\text{ккл}}$	$I_{\text{скд}}$	$I_{\text{кскд}}$	R	$R_{\text{ккл}}$	$R_{\text{скд}}$
С. бр-лш	<i>Pinus sylvestris</i>	-0.539	-0.490	-0.566	0.53	-0.49	-0.32
С. бр-ч-зм	Тот же	-0.671	-0.520	-0.721	0.74	-0.53	-0.41
С. ч-зм	>>	-0.640	-0.566	-0.671	0.68	-0.44	-0.38
С. бр-ч-зм	<i>Pinus sibirica</i>	-0.574	-0.511	-0.640	0.62	-0.44	-0.34
Е. ч-зм	<i>Picea obovata</i>	-0.622	-0.460	-0.641	0.62	-0.64	-0.53
$M_x \pm m$	–	-0.609± ±0.021	-0.509± ±0.016	-0.648± ±0.023	0.638± ±0.031	0.508± ±0.033	0.336± ±0.033

Примечание. R – коэффициент множественной корреляции, $R_{\text{ккл}}$ – коэффициент частной корреляции с $I_{\text{ккл}}$, $R_{\text{скд}}$ – коэффициент частной корреляции с $I_{\text{скд}}$. Шифры типов леса сосняков: С. бр-лш – бруснично-лишайниковый, С. бр-ч-зм – бруснично-чернично-зеленомошный, С. ч-зм – чернично-зеленомошный. Е. ч-зм – ельник чернично-зеленомошный.

Таблица 2. Множественный корреляционный анализ связи параметров роста подроста *Pinus sylvestris* в сосновых и *Picea obovata* в еловых лесах с индексами корневой и световой конкуренции древостоя-эдификатора

Тип леса	P , м ² /га	ФАР, %	R		$R_{\text{ккл}}$		$R_{\text{ФАР}}$	
			Zhs	Zvs	Zhs	Zvs	Zhs	Zvs
<i>Сосновые леса</i>								
Бр-лш	17.1	60	0.44	–	-0.34	–	0.18	–
Ч-зм	56.0	41	0.59	0.56	-0.51	-0.57	0.10	0.09
Мтр-зм	27.5	33	0.45	0.44	-0.34	-0.31	0.26	0.18
$M_x \pm m$	33.5± ±9.5	44.7± ±6.5	0.49± ±0.04	0.50± ±0.04	-0.40± ±0.05	-0.44± ±0.09	0.18± ±0.04	0.14± ±0.03
<i>Еловые леса</i>								
Кс-зм	35.8	17	0.40	0.34	-0.31	-0.26	0.22	0.19
Ч-зм	32.9	35	0.57	0.43	-0.35	-0.42	0.31	0.14
$M_x \pm m$	34.4± ±1.03	26.0± ±6.4	0.49± ±0.06	0.39± ±0.03	-0.33± ±0.01	-0.34± ±0.06	0.27± ±0.03	0.17± ±0.02

Примечание. Zhs – годичный пророст терминальных побегов подроста в длину, см/год; Zvs – годичный прирост стволиков подроста по объему, см³/год; P – абсолютная полнота древостоя; ФАР – относительная фотосинтетически активная радиация на высоте 1.3 м от поверхности почвы, %; $R_{\text{ФАР}}$ – коэффициент частной корреляции с относительной ФАР. Шифры типов леса см. табл. 1; Кс-зм – кислично-зеленомошный, Мтр-зм – мелкоотравно-зеленомошный.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции параметров лесных биогеоценозов с индексом корневой конкуренции древостоев и относительной ФАР, %

Тип леса	Параметры биогеоценоза									
	Влажность почвы, %		Прирост терминальных побегов, см/год				Проективное покрытие, %			
			подроста		вереска*		трав**		мхов***	
	$I_{\text{ккл}}$	ФАР	$I_{\text{ккл}}$	ФАР	$I_{\text{ккл}}$	ФАР	$I_{\text{ккл}}$	ФАР	$I_{\text{ккл}}$	ФАР
С. бр-лш	-0.14	-0.01	-0.65	0.47	-0.54	0.42	-0.19	0.06	0.19	-0.71
С. бр-зм	-0.57	-0.02	-0.55	0.41	-0.59	0.44	-0.38	0.15	0.56	-0.30
С. ч-зм	-0.67	0.01	-0.46	0.19	–	–	-0.40	0.06	0.45	-0.12
Е. ч-зм	-0.53	-0.29	-0.57	0.47	–	–	-0.47	0.26	0.20	-0.03
$M_x \pm m$	-0.48± ±0.08	-0.09± ±0.05	0.56± ±0.03	0.39± ±0.06	-0.57± ±0.03	0.43± ±0.001	-0.36± ±0.05	0.13± ±0.04	0.36± ±0.07	-0.29± ±0.13

Примечание. **Calluna vulgaris* (L.) Hull.; ** боровое и таежное мелкоотравье; *** зеленые мхи.

Однако вследствие интенсивной конкуренции системы латеральных корней деревьев, средняя длина которых составляла 23.7 м (с интегральным проективным покрытием 31 750 м²/га), а сеть их сосущих корней густо насыщала верхний 5-сантиметровый слой почвы, отсутствовали не только всходы сосны старше двух лет (хотя учтено 220 тыс. экз./га однолетних всходов), но даже хотя бы угнетенные особи такого «активного ксерофита», как *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Таким образом, здесь представлен вполне устойчивый потенциально возобновляющийся лесной биогеоценоз, успешно противостоящий инвазии чуждых видов.

Еще в большей мере лесообразующая роль корневой конкуренции древостоев проявляется в лиственничных лесах на мерзлотных почвах криолитозоны Сибири (Abaimov, Sofronov, 1996; Kajimoto et al., 2003), где корни деревьев также концентрируются в самом верхнем слое почвы, а вполне достаточная ФАР почти не лимитирует выживание подростка.

Лес как подземно-сомкнутая ценоэкосистема. По В. Н. Сукачеву (1964), под лесным биогеоценозом принято понимать участок леса, однородный по видовому составу, структуре и свойствам слагающих его компонентов растительного покрова, мира животных и микроорганизмов, по поверхностной горной породе, почвенно-гидрологическим и микроклиматическим условиям, по взаимодействиям и типу обмена веществом и энергией между ними. Эта формулировка в той или иной форме использована во множестве определенных леса (Ткаченко, 1955; Мелехов, 1980; Энциклопедия..., 2006 и др.). Между тем столь общее представление о лесном биогеоценозе, характеризующее состав его компонентов, их структурно-функциональную и биоэнергетическую однородность и связь, недостаточно отражает особую системообразующую роль древостоя-эдификатора как ведущего фактора возникновения, формирования, стабильного существования и развития леса.

Обобщая результаты микроэкосистемного анализа хвойных лесов, показавшего разностороннюю приоритетную роль корневой конкуренции древостоя в формировании лесных экосистем, можно предложить следующее определение термина «лес»:

лес (лесной биогеоценоз) – динамически стабильная дендроценоэкосистема, сформировавшаяся под детерминирующим влиянием подземно и в меньшей мере надземно достаточно сомкнутого древостоя-эдификатора, характеризующаяся общностью и специфической структуры и функций всех взаимосвязанных компонентов экотопа и биоценоза (фито-, зоо-, мико- и микробиоценоза).

В данном определении кроме состава компонентов лесной ценоэкосистемы приведен главный отличительный признак феномена «лес» от «нелесной» территории – не покрытой лесом, недостаточно покрытой им (редколесья, саванны) или покрытой другим типом растительности, а именно: некоторая *минимально достаточная степень сомкнутости (проективного перекрытия) и средообразующего влияния корневых систем деревьев.*

В сосняке лишайниковом подзоны средней тайги в качестве такого минимального уровня подземной сомкнутости древостоя, уже достаточной для формирования лесного биогеоценоза, устойчивого к вытеснению (смене) другим типом фитоценоза, можно (с некоторым запасом стабильности) принять пятикратное проективное перекрытие площади корневых систем. Этот уровень может быть принят для данного типа леса как условный морфоценоэкологический критерий вероятности и факта образования леса. Однако для других типов леса той же подзоны, а тем более других подзон с более эвтрофными (гумусированными) и влажными почвами и большей конкурентной мощностью нижнего яруса фитоценоза для формирования устойчивого леса потребуется несколько большая степень перекрытия ризосфер деревьев.

По нашим наблюдениям и ориентировочным расчетам, в сосняках-зеленомошниках подзоны предлесостепи (подтайги) Западной Сибири минимальный уровень подземной сомкнутости деревьев в лесу примерно соответствует редкостойному репродуктивно зрелому древостою с числом средних по диаметру ствола деревьев II класса роста не менее 50–70 на 1 га (в зависимости от бонитета, длины латеральных корней и ширины кроны) с относительной полнотой не менее 0.15–0.20 и проективным покрытием крон деревьев вы-

ше 10–15 %. Участки территории с более редким древостоем, с кратностью перекрытия корневых систем менее пяти (но более 1!) и сомкнутостью крон 5–10 % можно условно относить к редколесьям, или редидам (с относительной полнотой древостоя 0.05–0.10). При сумме площадей проекций корневых систем деревьев менее 10 000 м²/га, единично встречающихся на каком-либо участке территории, их совокупность следует называть отдельными деревьями.

Решение проблемы экологически корректного определения термина «лес» и установления отчетливых количественных критериев его отличий от нелесных территорий имеет не только научное, экогеографическое, но и важное прикладное значение – лесоводственное, земле- и лесоустроительное. На его основе возможны адекватный мониторинг динамики общей площади лесов и лесистости регионов, определение необходимости перевода нелесных земель в лесные (и обратно), расчет межнациональных компенсационных квот за сток избытка углерода и т. д.

Приведенные выше диагностические параметры леса безусловно носят ориентировочный характер, нуждаясь в более разностороннем и детальном обосновании. Задача лесоведения заключается в том, чтобы установить и скорректировать их на основе количественного экогеографического изучения и математико-статистической формализации связей степени (кратности) перекрытия корневых систем деревьев с проективным покрытием крон и полнотой древостоев разных субформаций в различных подзонах и типах леса.

ВЫВОДЫ

1. Традиционные определения термина «лес» недостаточно отражают ведущую системообразующую роль древостоя-эдификатора в его формировании, стабильности и характерные отличия леса от нелесных экосистем и территорий.

2. На всех стадиях возрастной динамики модальных древостоев хвойных проективное покрытие и перекрытие корневых систем деревьев на порядок выше проективного покрытия их крон, что во многом определяет ведущую лесообразующую роль древостоя-эдификатора.

3. Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в сосновых и еловых лесах, выполненный с помощью оригинальных индексов конкуренции древостоя, показал, что вклад его корневой конкуренции в дисперсию роста подроста хвойных и растений нижнего яруса значительно выше вклада его конкуренции за ФАР.

4. Учитывая приоритетную роль фактора корневой конкуренции древостоя в формировании и других основных компонентов лесных ценоэкосистем, можно предложить следующее определение термина «лес». *Лес (лесной биогеоценоз) – динамически стабильная дендроценоэкосистема, сформированная под детерминирующим влиянием подземно и в меньшей мере надземно достаточно сомкнутого древостоя-эдификатора, характеризующаяся общностью и спецификой структуры и функций всех взаимосвязанных компонентов экотопа и биоценоза.*

5. Развитие и прикладное использование представления о лесе как подземно сомкнутой дендроценоэкосистеме возможно на базе формализации связей между параметрами сомкнутости надземной и подземной структуры древостоев в различных регионах и типах леса.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН (проекты №12-П-4-1060, 12-П-4-1062).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А.* Световой режим леса. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. 227 с.
- Василевич В. И.* Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988. С. 59–82.
- Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 150 с.
- Казанцева А. С.* Влияние деревьев на структуру травяно-кустарничкового яруса в некоторых типах сосновых лесов // Ботан. журн. 1979. Т. 67, № 7. С. 1030–1033.
- Калинин М. И.* Моделирование лесных насаждений. Львов: Вища школа, 1978. 207 с.
- Калинин М. И.* Корневедение. М.: Экология, 1991. 173 с.

- Карев Г. П.* О математических моделях популяций растений // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 229–238.
- Каризуми Н.* Определение биомассы корней в лесах путем отбора почвенных блоков // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. С. 24–27.
- Карманова И. В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 220 с.
- Карнов В. Г.* Конкуренция корней древостоя и строение травяно-кустарничкового яруса в таежных лесах // ДАН СССР. 1958. Вып. 112, № 2. С. 111–123.
- Карнов В. Г., Пугачевский А. В., Трескин П. П.* Возрастная структура популяций и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 35–54.
- Корзухин М. Д., Тер-Микаэлян М. Г.* Конкуренция за свет и динамика модельных особей, независимо распределенных на плоскости // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1982. Т. 5. С. 242–248.
- Лакин Г. Ф.* Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов, 4-е изд. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Янишина А. М.* Фотосинтез и дыхание подроста. М.: Наука, 1970. 183 с.
- Мелехов И. С.* Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 408 с.
- Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. Вып. 1. Введение в биологию леса. СПб., 1912. 83 с.
- Морозов Г. Ф., Охлябинин С. Д.* Опыт над влиянием корневой системы сосновых насаждений на влажность почвы под ними // Лесн. журн. 1911. № 6. С. 928–965.
- Прокушкин С. Г., Абаимов А. П., Прокушкин А. С.* Структурно-физиологические особенности лиственницы Гмелина в криолитозоне Центральной Эвенкии. Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2008. 161 с.
- Рахтеенко И. Н.* Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 253 с.
- Санников С. Н.* Импульсная стабильность и микроэволюция популяций // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 128–142.
- Санников С. Н.* Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С.* Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 149 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В.* Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 270 с.
- Санникова Н. С.* К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 21–26.
- Санникова Н. С.* Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: Наука, УрО РАН, 1992. 65 с.
- Санникова Н. С.* Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология. 2003. № 2. С. 90–95.
- Санникова Н. С., Локосова Е. И.* Микроэкосистемный анализ структурно-функциональных связей в лесных биогеоценозах // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 73–94.
- Санникова Н. С., Санников С. Н., Петрова И. В., Мицихина Ю. Д.* Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез // Экология. 2012. № 6. С. 403–409.
- Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5–49.
- Ткаченко М. Е.* Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955. 599 с.
- Уткин А. И.* Леса Центральной Якутии. М.: Наука, 1965. 208 с.
- Цельникер Ю. Л.* Радиационный режим под пологом леса. М.: Наука, 1969. 100 с.
- Энциклопедия лесного хозяйства. М.: ВНИИЛМ, 2006. Т. 1. 424 с.
- Abaimov A. P., Sofronov M. A.* The main trends of postfire succession in near-tundra forests of Central Siberia // Fire in ecosystems of boreal

- Eurasia. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1996. P. 51–60.
- Fricke K. Licht- und Schatten-Holzarten ein wissenschaftlich nicht begründetes Dogma // Zbl. gesamte Forstwesen. 1904. Bd. 30.
- Kajimoto T., Matsuura Y., Osawa A. et al. Root system development of *Larix gmelinii* trees by micro-scale conditions of permafrost soils in Central Siberia // Plant and Soil. 2003. V. 255. P. 281–292.
- Köstler J., Brückner E. Die Wurzeln der Waldbäume: Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäumen in Mitteleuropa. Hamburg, Berlin: Parey, 1968. 442 S.
- Lorenz M., Fischer R., Mues V. Forest resources in Europe and their condition // Conservation and management of forest genetic resources in Europe. Eds. T. Geburek, J. Turok. Zvolen: Arbora Publ., 2005. P. 111–126.
- Naučný slovník lesnický. II. Díl. J–Q. Praha: ČAZV, 1959. S. 991.
- The New Encyclopedia Britannica. 15 th Ed. MICROPEDIA Ready Reference. V. 4. Forest. Chicago: Publ. Group, 2005. P. 879–880.

Forest as Underground-Closed Dendrocenoecosystem

S. N. Sannikov, N. S. Sannikova

Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch

8 Marta str., 202, Ekaterinburg, 620144 Russian Federation

E-mail: sannikovanelly@mail.ru

As a result of quantitative «microecosystem» analysis of structural and functional relationships between biogeocenosis components in coniferous forests, the leading role of stand-edificator's root competition factor has been identified in determining the undergrowth and lower layer plant's growth, compared with its «light» competition. Considering the dominant role of a tree stand root competition in the formation of other forest biogeocenosis components, new definition of «forest» as «underground-closed dendrocenoecosystem» have been proposed.

Keywords: *forest, coniferous, biogeocenosis, microecosystem, competition of the tree stand, undergrowth, lower layer of the phytocenosis.*