

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

РАСТИТЕЛЬНЫЙ
МИР УРАЛА
И ЕГО АНТРОПОГЕННЫЕ
ИЗМЕНЕНИЯ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

СВЕРДЛОВСК 1985

УДК 581.5; 581.9

Растительный мир Урала и его антропогенные изменения:
Сб. науч. трудов. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Дается характеристика растительного мира отдельных районов Урала, в разной степени затронутых хозяйственной деятельностью человека, выявляются закономерности антропогенных изменений флоры и растительности. Особое внимание уделяется растительному миру территорий, нуждающихся в первоочередной охране (проектируемый Оренбургский степной заповедник, природные резерваты Конжаковский и Косьювинский Камни).

Сборник адресован ученым-экологам, преподавателям, аспирантам и студентам вузов.

Ответственный редактор
доктор биологических наук профессор **П. Л. Горчаковский**

Рецензент
доктор биологических наук **Л. Ф. Семериков**

С. Г. ШИЯТОВ

ПОНЯТИЕ О ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЕ ЛЕСА

Верхняя граница леса — важнейший ботанико-географический рубеж в горах. Она издавна привлекала внимание специалистов самых различных научных дисциплин. Однако до сих пор не существует общепринятого определения понятия «верхняя граница леса». Это затрудняет ее изучение, особенно в сравнительном и динамическом аспектах. В данной статье делается попытка ликвидировать этот пробел на основе литературных источников и собственного опыта изучения верхней границы леса на Урале. При этом мы попытались подойти к определению основных понятий с фитоценотической точки зрения.

Большинство исследователей под верхней границей леса понимают линию, которая соединяет самые верхние пункты произрастания лесных сообществ или отдельных деревьев, характеризующихся теми или иными признаками. Наиболее часто используются такие признаки, как сомкнутость крон древесного яруса, площадь участка, высота и диаметр деревьев, форма ствола, хозяйственная пригодность древесины, а также несколько перечисленных признаков одновременно.

Сомкнутость крон древесного яруса — один из основных признаков при характеристике лесных сообществ. Величина проективного покрытия — косвенный показатель степени ценотического влияния деревьев друг на друга, а также воздействия древесного яруса на растения нижних ярусов. Чаще всего верхняя граница леса определяется как линия, до которой входят самые верхние островки или сплошные массивы более или менее сомкнутых лесов [126, 114, 131, 41, 42, 28, 29, 115, 124]. Естественно, что критерий сомкнутости без установления количественных величин приводит к субъективизму при выделении границ леса. Поэтому некоторые авторы приводят минимальную величину сомкнутости крон древесного яруса, при наличии которой тот или иной участок можно отнести к лесному фитоценозу. Фекете и Блаттни [112], а вслед за ними и другие авторы [132, 133] различают верхнюю границу разреженных и сомкнутых лесов. К первым они относят древостой, сомкнутость крон которых составляет 0,2—0,4, ко вторым — более 0,4.

В. Г. Колищук [40] считает, что в еловых фитоценозах Карпат на их верхнем пределе произрастания сомкнутость крон деревьев равная 0,3 — минимальная, при которой еще можно говорить об эдификаторной роли деревьев, в основном благодаря подземной сомкнутости. Еник, Локвенс [119] и Плесник [127—129] при определении верхней границы леса принимают минимальную сомкнутость крон, равную 0,5. Как отмечает Хольтмейер [117], трудность использования этого показателя состоит в том, что сомкнутость крон древесного яруса очень изменчива, она зависит от вида древесного растения, доминирующего в древостое, стадии сукцессии, возраста древостоя, характера хозяйственного использования и ряда других местных условий.

Минимальная площадь участка, занимаемая островком леса, иногда используется в качестве критерия при проведении верхней границы леса. Так, Винцент [136] считает, что к лесному сообществу можно относить такие островки леса, площадь которых составляет не менее 1,0 га. Еник и Локвенс [119] в качестве минимальной принимают площадь, равную 0,01 га. Плесник [129] указывает, что площадь 0,01 га слишком мала, чтобы на ней могли проявиться основные признаки лесного фитоценоза, в то время как площадь размером 1 га слишком велика. Он считает, что в высокогорных ельниках типичная лесная среда формируется уже на участке в 0,1 га, если, конечно, форма его не очень узкая и вытянутая.

Высота деревьев. Этот показатель используется при определении границы леса и особенно границы деревьев. Считается, что деревом можно назвать лишь такую особь, которая достигла определенной минимальной высоты. Разными авторами указывается разная минимальная высота, а именно: 1—2 м [111, 139, 123], 3—5 м [116], 4—5 м [131], 5 м [104, 119, 120, 44], 5—6 м [29], 8 м [112, 128], 4—10 м [40]. Обычно авторы не обосновывают, почему в качестве минимальной взята та или другая высота деревьев. Лишь в работе Элленберга [111] есть экологическое обоснование принятой минимальной высоты деревьев. Он указывает на то, что двухметровые деревья в большинстве случаев возвышаются над средней или максимальной мощностью снежного покрова, т. е. уже подвергаются воздействию погодных условий зимнего времени. Сходную точку зрения высказал также К. В. Станюкович [86].

Диаметр ствола используется некоторыми авторами в качестве критерия при отнесении древостоя к лесному сообществу.

Форма роста дерева в ряде работ служит критерием верхней границы леса. Например, Брей [102] определяет верхнюю границу леса как верхнюю границу прямоствольных деревьев. Л. Б. Махатадзе и Т. Ф. Урушадзе [51] понимают под верхней границей леса верхний предел произрастания деревьев или древесных стланцев, но не кустарниковых стланцев, которые поднимаются значительно выше.

Хозяйственный признак. Североамериканские исследователи часто определяют верхнюю границу как предел распространения товарных лесов в горах [81].

Несколько признаков одновременно некоторые авторы используют для определения верхней границы леса: например, верхний предел распространения прямых высокоствольных деревьев, дающих деловую древесину [138]. В неопубликованном словаре географических терминов Х. Миля, составленном в 1900—1910 гг. (цит. по «Словарю общегеографических терминов» под ред. Л. Д. Стампа [81]), под границей леса понимается граница произрастания сомкнутой лесной растительности, содержащей достаточное количество товарной древесины. Куллман [123] понимает под верхней границей леса самую высокую точку местообитания, на которой деревья, имеющие высоту 2 м, образуют более или менее сомкнутое насаждение. В. Г. Колишук [40] определяет верхний предел леса как границу древостоев, где сомкнутость крон не менее 0,3, а высота деревьев 4—10 м. По Морку (цитата по [123]) верхняя граница леса проходит там, где расстояние между отдельными деревьями начинает превышать 30 м, а высота деревьев 3 м и более. Кёстлер и Майер [120] под верхней границей леса понимают верхнюю границу лесных насаждений, обладающих достаточной минимальной площадью и достаточной сомкнутостью крон. Плесник [129, 130] при установлении верхней границы леса в качестве критериев использует минимальную высоту деревьев (5 м), минимальную сомкнутость крон древесного яруса (0,5) и минимальную площадь участка (0,1 га), на котором должно расти более 4—5 деревьев.

Довольно часто встречаются такие определения границы леса, из которых трудно понять, о какой границе идет речь, поскольку использовались очень общие и качественные признаки. Например, у Карпендера [106], О. С. Гребенщикова [26] и в «Словаре общегеографических терминов» под ред. Л. Д. Стампа [81] мы находим, что граница леса — верхний предел древесной растительности в горах. Это определение подходит как по отношению к границе леса, так и по отношению к границе деревьев. Точно так же трудно уяснить, о какой границе идет речь из определения, приведенного в словаре Уэбстера (цит. по [81]): «граница леса — это высота гор, на которой прекращается рост деревьев». Мало что говорит определение, данное Д. Бименом [100]: «верхняя граница леса — это граница между субальпийским лесом и альпийским лугом».

Многие исследователи понимают под границей леса не линию, а более или менее широкую полосу, где в силу неблагоприятных почвенно-климатических условий лесная растительность начинает вытесняться и, в конце концов, уступает место нелесным растительным сообществам [5, 131, 132, 82, 89, 46, 47, 127—129, 101, 103, 86, 40, 43, 44, 117, 22, 121, 25, 113]. Зару-

бежные авторы эту полосу называют «поясом борьбы» (Kampfgrütel) или «эктоном» (ecotone). Ширина переходной полосы у разных авторов сильно колеблется — от нескольких десятков до нескольких сотен метров для верхнего предела леса. Например, В. И. Комендар [43] определяет верхнюю границу леса как более или менее широкую полосу (200—250 м), в пределах которой лесная растительность, пребывая в крайних условиях роста и развития, начинает уступать место безлесным растительным сообществам. В более поздней работе В. И. Комендар [44] определяет верхнюю границу как полосу шириной 100—200 м, где деревья имеют минимальную высоту 5 м, сомкнутость крон 0,3—0,4 на участке площадью 1,0 га.

Плесник [129] рассматривает верхний предел леса как полосу растительности различной ширины, расположенную между лесным поясом и поясом криволесий. Она может быть очень узкой, и тогда граница имеет линейный вид. Из практических соображений, т. е. для того, чтобы можно было определить эту границу простыми способами, нанести ее на карту и сравнить с другими горными системами, Плесник считает необходимым рассматривать границу как линию, до которой доходят самые верхние местообитания сомкнутых лесов. Хольтмейер [117] понимает под верхней границей верхнюю часть лесного пояса до линии деревьев, в то время как Краль [121] — узкую зону борьбы за существование древесной растительности в экстремальных условиях. По Фонду [113], верхняя граница леса это экотонный район, где имеются резко выраженные изменения в физиономии от деревьев до разнотравных лугов, злаковников и кустарников. Несколько своеобразно трактуют экотон Биллингс и Марк [101]. Они относят к нему те безлесные участки вершин гор, которые расположены хотя и вблизи, но ниже климатически обусловленной верхней границы леса. Безлесье таких участков определяется неблагоприятными микроклиматическими условиями, отсутствием семенного материала и выпасом домашнего скота.

Некоторые авторы [46, 43] указывают, что А. И. Лесков [48] также понимал под верхней границей леса переходную полосу. Однако это не совсем так. А. И. Лесков выделяет полосу верхнего предела лесов, т. е. пространство, на котором происходит выпадение леса как комплекса определенных растительных группировок низшего порядка. При этом он подчеркивает, что полосу нельзя отождествлять с понятием верхняя граница леса. Последнюю А. И. Лесков определяет как линию, соединяющую крайние точки распространения леса. Н. А. Миняев [53] понимает под верхним пределом леса узкую полосу распространения древесных насаждений шириной 20—40 м, где в силу потери древесными растениями их эдификаторности внедряются чуждые лесному типу растительности ассоциации

расположенных выше поясов. Верхней границей этой полосы, по мнению Н. А. Миняева, является верхняя граница распространения насаждений древесной растительности.

Таким образом, мы видим, что хотя понятие «верхняя граница леса» очень широко используется специалистами различных биохорологических дисциплин, но достаточно строгого и общепринятого определения до сих пор не существует. Для отделения лесных сообществ от нелесных используются самые различные признаки. Во многих работах вообще не указывается, о какой границе идет речь, на основе каких признаков производилось ее выделение, в связи с чем возникают определенные трудности при различного рода сопоставлениях. Это сдерживает изучение полосы контакта между лесными и нелесными территориями. Куллман [123] встретился с большими затруднениями при изучении динамики верхних границ леса и деревьев на основе использования старых литературных источников, поскольку в этих работах не указывалось, на основе каких критериев производилось их выделение.

В настоящее время при изучении граничных явлений и процессов в растительном покрове используется естественно сложившаяся (т. е. неупорядоченная) понятийно-терминологическая система. Для нее, как и для подобных систем в других науках, характерны следующие основные недостатки: многозначность, синонимичность, отсутствие достаточно четких определений, использование случайных классификационных признаков [37, 1]. Рассматриваемая нами понятийно-терминологическая система плохо увязана с подобными системами, существующими в других биохорологических дисциплинах. Плесник [129] и Хаффнер [115] справедливо отмечают, что многие неясности и противоречивые результаты вызываются отсутствием единства в основных критериях, их различным употреблением, путаницей понятий «граница леса» и «граница деревьев». Из-за недостаточной разработанности основных понятий и критериев велика роль субъективных оценок. Хустич [118] указывает, например, что в понимании североамериканских авторов граница леса (timber line) может означать как предел коммерческого леса, так и биологический предел и даже предел отдельно стоящих деревьев.

Хольтмейер [117] отмечает, что общепринятое и для всех специалистов пригодное определение границы леса вряд ли возможно. Однако он все же считает, что необходима разработка единого понятия, которое отвечало бы большому числу целей при сравнении границы леса в различных районах. Такого же мнения придерживается и Плесник [129]. Во всяком случае, можно согласиться с мнением Б. Н. Норина [65, с. 9], что «уточнение содержания понятий является не только терминологической задачей, а имеет принципиальное значение для познания закономерностей строения растительного покрова».

Проблема границ в растительном покрове — одна из основных в геоботанике, ботанической географии и экологии растений. Теснейшим образом она связана с другой не менее важной проблемой — реальностью растительных сообществ в природе. В геоботанике существует два противоположных подхода в понимании основного объекта исследования [55, 58, 73, 75, 17]. Одни исследователи считают, что растительный покров состоит из хорошо различимых (дискретных) сообществ, которые отделены друг от друга более или менее четко выраженными границами. В этом случае объектом изучения становятся естественные растительные единицы, которые могут быть определены, разграничены и расположены в классификационные системы. Характер и распространение сообществ определяются экологическими факторами, в том числе и фитоценологическими [109, 87, 88]. Другие исследователи рассматривают растительный покров как явление непрерывное (континуум), обусловленное экологической индивидуальностью видов и постепенным изменением условий местообитания. Основным объектом изучения являются отдельные популяции растений и окружающая их среда. Растительный покров не дифференцирован на четко различимые сообщества, поэтому естественные границы между ними отсутствуют. В континууме границы могут быть выделены лишь условно, искусственно, в зависимости от поставленных задач [76, 77, 73, 3, 68].

В течение последних десятилетий в геоботанике шла оживленная дискуссия между сторонниками дискретности и непрерывности растительного покрова, которая привела к определенному сближению крайних точек зрения. В настоящее время большинство исследователей, основываясь на философской концепции прерывности и непрерывности, рассматривает растительный покров как единство противоположностей прерывного и непрерывного [141, 75, 2, 3, 90, 56]. «Непрерывность растительного покрова,— пишет В. Д. Александрова [2, с. 202],— проявляется в существовании пространственного, временного и таксономического континуума; его относительная дискретность — в наличии в пространственном и временном континууме относительно однотипных участков (фитоценозов в смысле Гамса и Сукачева), связанных между собой непрерывными, но более «крутыми» переходами, а в таксономическом континууме — скоплением («роем») близко сходных между собой фитоценозов, между которыми размещаются более редко расположенные фитоценозы, промежуточные по своим свойствам».

Таким образом, растительный покров — континуум неоднородный. В нем можно выделить как сравнительно однородные, медленно изменяющиеся участки, так и неоднородные, в пределах которых растительность изменяется быстро. Наличие таких сравнительно однородных участков, повторяющихся в сходных условиях местообитания, служит основанием для выделения

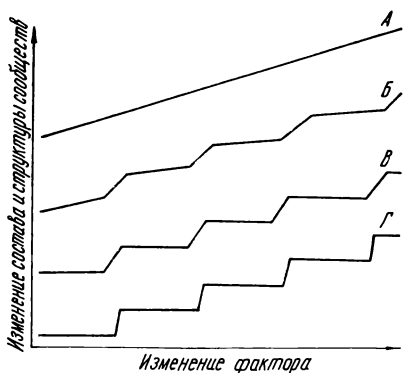


Рис. 1. Различные типы пространственного изменения состава и структуры растительных сообществ в зависимости от изменения фактора.

Описание в тексте.

На рис. 1 показаны возможные случаи изменения состава и структуры растительного покрова в пространстве. Рисунок заимствован из работы Вальтера [17], в него внесены лишь небольшие изменения. Прямая А (континуум, отдельные сообщества не выделяются) свидетельствует о довольно редко встречающемся случае, когда происходит направленное и постепенное изменение растительного покрова (идеальный континуум). Растительные сообщества здесь можно разграничить лишь при помощи условно выбранных (искусственных) критериев. В умеренной зоне, особенно в горных странах, преобладают случаи, изображенные ломаными линиями Б (отдельные сообщества выделяются с трудом), В (сообщества выделяются хорошо) и Г (сообщества выделяются очень хорошо). Более или менее однородные участки растительности отделены друг от друга участками, где происходит скачкообразное ее изменение. Последние и рассматриваются как переходные полосы (перерывы постепенности) между качественно различными состояниями растительности. А. А. Ниценко [56] называет их рубежами разнокачественности.

Ломаная линия Б изображает случай, близкий к континууму, когда также наблюдается непрерывное и направленное изменение растительности, но в пределах отдельных участков скорость изменения возрастает по сравнению с соседними. При таком изменении растительности отдельные сообщества выделяются с трудом. Линия В отображает случай, когда сообщества выделяются хорошо даже глазомерно, но между ними имеется довольно широкая переходная полоса. В пределах участков, за-

естественных фитоценологических единиц, которые являются объектом изучения, классификации и отграничения их на местности.

Из существующих видов континуума (пространственного, временного и таксономического) наибольшей степенью дискретности обладает пространственный по следующим причинам: наличию резких изменений во внешней среде, средообразующему влиянию и конкуренции между доминирующими видами, существованию переломных точек в ходе изменения прямодействующих факторов, наличию исторически сложившихся группировок растений [2, 3, 108, 55, 58].

нятых сообществами, не наблюдается каких-либо существенных и направленных изменений растительности. Наконец, кривая Γ показывает сравнительно редко встречающийся случай, когда переходная полоса очень узкая и сообщества выделяются без особых затруднений. Вальтер [17] линию Γ изображает в виде прямоугольных ступенек, считая, что в некоторых случаях переходные зоны между сообществами могут отсутствовать. Мы согласны с мнением А. А. Ниценко [55—57] и В. И. Василевича [19], что в природе отсутствуют безусловно резкие (математические) границы. Во всех случаях должна быть переходная полоса, хотя бы и очень узкая.

Латеральная переходная полоса на контакте соседних растительных сообществ разными авторами называется по-разному, а именно: граничная зона, контактная зона, окраинное уклонение, зона напряжения, зона борьбы, экотон, буферное сообщество. Наиболее часто, особенно в зарубежной литературе, используется термин «экотон» (от греческого «тонос» — напряжение). Этот термин был введен в ботаническую литературу Клементсом. В последнее время он широко используется и нашими авторами [26, 13, 14, 83—85]. Клементс определил экотон как переходную зону на поверхности земли между двумя сообществами, независимо от того, являются ли они климатическими или серийными. Большая часть геоботаников и экологов придерживается этого определения [134, 142, 26, 108, 13, 14, 68, 83, 84]. В более поздней работе Клементс несколько изменил формулировку этого понятия, но смысл его остался таким же: экотон — смешанные сообщества в переходной зоне, образуемые перекрытием граничащих сообществ [140]. Карпентер [105] выделил экотон первого порядка (общая площадь между двумя главными климаксами, например между лесом и лугом) и экотон второго порядка (пограничные сообщества в экотоне первого порядка, например опушечные лесные сообщества в переходной зоне между листопадными лесами и прериями). Экотоны разного порядка выделяет также Данзеро [107].

Ван дер Маарел [125], основываясь на работах других исследователей, выделяет шесть основных уровней интеграции территориальных единиц растительности (куртины и пятна, мессоценозы, фитоценозы, комплексы фитоценозов, районы растительности и формации), между которыми могут быть выделены экотоны. Вальтер и Бокс [137] в переходной зоне между наиболее крупными наземными экосистемами (зообиомами) дали специальное название зооэкотон. К зооэкотонам они относят, например, североамериканские осиново-березово-осиновые леса, а также полосу лесотундры. Таким образом, понятие, выражаемое термином «экотон», используется для обозначения переходной полосы как между элементарными территориальными единицами растительности (микрогруппиров-

ками, фитоценозами), так и между крупными подразделениями (геоботаническими районами, зонами и поясами растительности). Кроме того, этот термин используется для обозначения переходных полос между экосистемами и условиями внешней среды [125].

Экотон обладает следующими основными свойствами:

1. Взаимное проникновение и сочетание элементов, свойственных контактирующим сообществам. Роль большинства элементов обычно снижается, но роль некоторых из них может даже возрасти. Возможно появление новых элементов, отсутствовавших в сообществах. Это приводит к увеличению разнообразия, а иногда и к возрастанию продуктивности растительности в экотоне. Чаще всего такое наблюдается в том случае, когда контактируют сообщества, относящиеся к различным типам растительности (например, экотон между лесом и болотом). Подобное явление известно под названием «краевого эффекта» [55, 58, 18, 19, 68, 125, 84].

2. Переходные полосы могут состоять из территориальных единиц растительности различного ранга, но ранг их всегда ниже, чем ранг граничащих единиц. Так, экотон между фитоценозами состоит из комплекса микрогруппировок и других внутриценозных пространственных элементов, в то время как между зонами растительности — из подзональных подразделений растительности. Это следует из положений системного анализа [125].

3. Экотон — всегда полоса, ширина которой может быть различна, но в большинстве случаев уже, чем ширина граничащих территориальных единиц [55—57, 3, 68]. Ширина экотона зависит от характера контактирующих сообществ, эколого-биологических особенностей доминантов, степени выраженности сукцессионных смен, резкости изменения почвенно-грунтовых и микроклиматических условий и т. д. Она также меняется по периферии фитоценоза [18], а также в течение вегетационного периода у сообществ, доминантами которых являются однолетники [94].

Большинство исследователей считают равнозначными понятия, выражаемые терминами «экотон» и «граница». Так, Г. А. Глушков (цит. по [50]) пишет, что контактные зоны имеют различную ширину, поэтому границы между фитоценозами нередко имеют неопределенный, нерезкий вид. По Б. А. Быкову [14], границы между фитоценозами — линии или переходные полосы между отдельными сообществами. Д. Л. Арманд [9, 10] определяет природную границу как пространство, на протяжении которого черты одной таксономической единицы сменяются чертами соседней.

С точки зрения системного подхода граница — это система, которая разделяет две соседние системы и содержит часть элементов той и другой [125]. Граничную линию Ван дер Маарел рассматривает как частный случай граничной зоны. Перечень

подобных определений нетрудно увеличить. Следует подчеркнуть, что выделяемые многими геоботаниками и географами резкие и нерезкие границы на самом деле представляют собой переходные полосы различной ширины. На это обращал внимание А. А. Ниценко [55—57]. Он писал, что нельзя говорить о существовании безусловно резких (или математических) границ, так как окраинное уклонение всегда имеет место, хотя бы и в очень небольшой мере. С этой точкой зрения согласен и В. И. Василевич [19].

Нам представляется, что понятия «экотон» и «граница» не являются равнозначными ни с логической, ни с лексической точек зрения. Прежде всего, пространство, занимаемое экотоном, имеет три измерения (длину, ширину и высоту), в то время как пространство, занимаемое границей, двумерно (длина и высота) или одномерно (длина), когда территориальная единица растительности граничит с участком земной поверхности, не занятым растительным сообществом (ледники, пески, водоемы и т. д.). Понятие о границе как поверхности или линии было введено в биогеоценологию Ю. П. Бялловичем [16]: он выделяет радиальные границы (только поверхности), которые расчленяют биогеоценоз по вертикали на биогеоценотические горизонты, и латеральные границы (линии или поверхности).

Кроме того, если принять термины «экотон» и «граница» как синонимы, то сразу же возникает вопрос: куда относить переходные полосы при различного рода классификационных построениях и картировании растительности. Не рассматривать их мы не можем, так как они занимают значительную территорию. Если же переходные полосы принимать в качестве территориальных подразделений растительности такого же ранга, как и граничащие подразделения, то тогда снова возникает задача определения новых границ между выделенной переходной полосой и граничащими подразделениями растительности. После осуществления этой операции будут выделены две новые границы, которые также будут представлять собой переходные полосы, только более узкие. Подобное разграничение можно производить до бесконечности, при этом с каждым новым делением количество переходных полос будет возрастать, а их ширина уменьшаться.

Термины «экотон» и «граница» не являются синонимами и с лексической точки зрения, так как они обозначают различные предметы. Так, в «Словаре русского языка» С. И. Ожегова [69] слово «полоса» означает длинную узкую черту, ленту, длинную узкую часть какого-либо пространства или отдельный протяженный участок чего-нибудь, пояс; в то же время слово «граница» — это линия раздела между территориями, рубеж.

Наконец, необходимо различать эти понятия и с практической точки зрения, особенно при картировании и районировании, при разработке мероприятий по хозяйственному использо-

ванию и охране растительности. Так, географ Геттнер [21, с. 211—212] отмечал, что «...приходится все-таки держаться представления о границе как о линии во всех случаях, когда дело будет касаться каких-либо измерений».

Ю. И. Прейс и Ю. И. Самойлов [74] считают, что установление границ равносильно выделению контуров и что границы между контурами являются не только линиями на карте, но и показателями скачкообразных изменений в природе.

Таким образом, мы приходим к выводу, что термины «экотон» и «граница» обозначают различные геоботанические образования, они не исключают, а наоборот, дополняют друг друга и позволяют углубить наши представления о процессах, происходящих на контакте территориальных единиц растительности. Чтобы устранить разнобой и путаницу в понимании этих терминов, следует выражаемые ими понятия не объединять, как это обычно делается, а четко разграничивать. Необходимость такого разграничения признавал, например, Б. А. Быков, когда писал, что «...каким бы постепенным ни был переход одного фитоценоза в другой, всегда существует некоторая грань, где каждый ценоз в равной мере изменяется в сторону соседнего, т. е. существует перерыв этой постепенности» [12, с. 45].

Чтобы уточнить и усовершенствовать то или другое понятие (и соответствующий ему термин), необходимо провести анализ всей связанной с ним понятийно-терминологической системы [37, 1]. К сожалению, применительно к явлениям, происходящим на контакте территориальных единиц растительности, такая система еще не разработана. В связи с этим нам пришлось использовать имеющиеся понятийно-терминологические системы в географии и геометрии [1, 52].

Для определения объектов трехмерного пространства в геометрии широко используются так называемые первичные понятия. К ним относятся такие термины, как точка, линия и поверхность. Нам представляется, что они с успехом могут быть использованы для определения понятий, относящихся к территориальным образованиям растительного покрова.

Ниже приводятся краткие определения, которые наиболее важны для понимания граничных явлений. Поскольку территориальные единицы растительности обычно представляются в виде двухмерной картографической модели, то изучение объемного фитоценотического слоя заменяется изучением таких выбранных поверхностей, как земная или уровенная [93]. В связи с этим в рассматриваемых определениях вместо трехмерного (объемного) пространства используется двухмерное (полоса), а вместо двухмерного пространства (поверхности) — одномерное (линия).

Первичным понятием, которое необходимо для определения других, служит понятие «**геоботанической точки**». Мы подразумеваем под ним какое угодно территориальное фитоценотическое

образование (микрогруппировка, участок фитоценоза, фитоценоз, комплекс фитоценозов и т. п.), собственными размерами которого можно пренебречь при данной точности исследования. Понятие «геоботаническая точка» аналогично понятию «географическая точка» [1]. Однако следует подчеркнуть, что эти понятия принципиально отличаются от понятия «математическая точка». Последняя безразмерна, в то время как первые имеют размеры, но мы ими пренебрегаем в зависимости от цели и масштаба рассмотрения. В исследова-

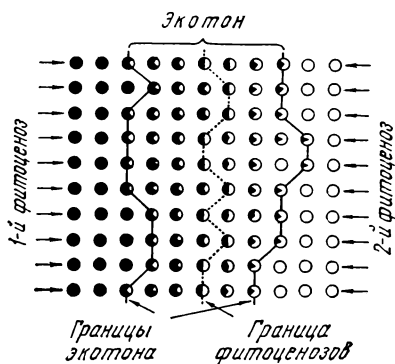


Рис. 2. Взаимное проникновение и сочетание элементов в экотоне.
Описание в тексте.

ниях на уровне фитоценозов геоботаническими точками служат конкретные описания растительности на мелких квадратных или круговых площадках. Геоботанические точки могут быть охарактеризованы как признаками флористического состава, так и признаками структуры растительности.

Для определения других производных понятий воспользуемся схемой, приведенной на рис. 2. Здесь изображена полоса контакта между двумя фитоценозами, в точках которой признаки одного непрерывно уменьшаются по мере углубления в другой фитоценоз. Применительно к явлениям, происходящим на контакте фитоценозов, **экотон** можно определить как полосу растительности на земной поверхности, точки которой содержат признаки, характерные для смежных фитоценозов. Другими словами, в экотоне наблюдается взаимное проникновение и сочетание элементов, свойственных контактирующим фитоценозам. Крайние (периферийные) точки по ходу трансект, которые содержат признаки, характерные как для первого, так и для второго фитоценозов, можно назвать **граничными точками**. Линия на земной поверхности, соединяющая кратчайшим путем граничные точки, образует **границу экотона**. Каждый экотон имеет две границы: одна из них отделяет экотон от первого фитоценоза, а другая — от второго фитоценоза (см. рис. 2). Следует отметить, что почти всеми исследователями подразумевается наличие этих границ, притом в виде линии, а не полосы. Границы экотона на местности устанавливаются наиболее легко, так как за его пределами уже отсутствуют признаки, характерные для соседнего фитоценоза. Согласно теории множеств, определение границ экотона равносильно осуществлению такой операции, как вычитание пересекающихся множеств [45].

При изучении последних возникает задача не только определения зоны перекрытия, но и разделения их на две части при

помощи разграничительной линии. Практически такая линия обычно проводится через точки экотона, в которых признаки, характерные для смежных фитоценозов, выражены примерно в одинаковой степени (см. рис. 2). У точек, расположенных в левой части экотона, преобладают признаки, характерные для первого фитоценоза, в то время как у точек, расположенных в правой части экотона, преобладают признаки, характерные для второго фитоценоза. Точки в пределах экотона, у которых признаки смежных фитоценозов выражены в одинаковой степени, с равным основанием могут быть отнесены как к первому, так и ко второму фитоценозам. Линию на земной поверхности, которая кратчайшим путем соединяет такие точки, мы предлагаем называть **границей фитоценозов**. Эта граница должна обязательно проходить в пределах экотона. Она может быть очень извилистой и местами очень близко подходить к границе экотона в зависимости от характера сочетаемости элементов того и другого фитоценоза. Граница фитоценозов делит экотон на две части, которые не обязательно должны быть равными по площади. При картировании части экотона обычно относят к разным выделам [83—85, 20]. При изучении переходной полосы между лесными и нелесными фитоценозами экотон можно разделить на две части: лесную и нелесную, в зависимости от обладания в этих частях тех или иных признаков.

Следовательно, необходимо различать понятия, выражаемые терминами «граница экотона» и «граница фитоценозов». Это совершенно различные граничные образования, точки которых характеризуются различной степенью выраженности признаков, характерных для контактирующих фитоценозов. В зависимости от задач, которые стоят перед исследователем, могут быть выделены границы экотона (а значит, определено положение переходной полосы) и граница между фитоценозами, а также рассматриваемые границы одновременно. Введение новых понятий и уточнение старых позволит устранить имеющийся разрыв в терминологии и будет способствовать более углубленному пониманию явлений, наблюдаемых на контакте территориальных единиц растительности.

Если же растительность изменяется постепенно, т. е. когда отсутствуют качественные различия между соседними участками, выделить рассмотренные выше граничные образования нельзя. При наличии пространственного континуума (или ценоклина), когда различия между соседними участками носят не качественный, а количественный характер, растительный покров может быть разделен лишь при помощи условных границ, т. е. изолиний [9, 10]. Под **изолинией** обычно понимается такая линия, которая соединяет точки, имеющие одинаковые показатели [81, 1]. Условные границы в природе не выражены, они могут пересекать растительный покров в самых различных направлениях в зависимости от того, какие показатели интересуют ис-

следователя. Через каждую точку земной поверхности можно провести большое количество изолиний. Следует лишь отметить, что изолинии на карте помогают определить положение как экотонов, так и границ, особенно тогда, когда последние слабо выражены. В тех местах, где происходит более быстрое изменение состава и структуры растительности, наблюдается заметное сгущение изолиний [9, 93].

Таким образом, если в пределах какой-либо территории растительность изменяется скачкообразно, то на контакте смежных фитоценозов могут быть выделены следующие естественные граничные образования — экотон, границы экотона и граница фитоценозов. Если же растительность изменяется постепенно (пространственный континуум), то естественные граничные образования выделить нельзя. В этом случае растительный покров может быть разделен лишь при помощи условных границ. На важность учета переходных зон (экотонов) и континуума при картировании растительности обращали внимание Кюхлер [122] и В. Б. Сочава [83—85].

Мы рассмотрели естественные граничные образования на примере контакта фитоценозов. Они могут быть выделены между территориальными единицами растительности любого ранга (микроруппировками, комплексами фитоценозов, геоботаническими районами, зонами и др.).

После того как мы установили основные понятия, относящиеся к граничным образованиям территориальных единиц растительности, можно определить понятия «верхняя граница леса» и «экотон верхней границы леса». Но прежде всего необходимо сделать несколько предварительных замечаний. Нам представляется, что наиболее общим будет такое определение, в которое вложено фитоценотическое содержание. Кроме того, необходимо также определить уровень территориальных единиц растительности, границы между которыми соответствуют верхней границе леса. Основываясь на практическом опыте и анализе литературных источников по этому вопросу, мы считаем, что верхняя граница леса представляет собой границу между элементарными территориальными единицами растительности, т. е. между лесными и нелесными фитоценозами. Используя приведенные выше фитоценотические понятия «экотон» и «граница», **верхнюю границу леса** можно определить как совокупность фронтальных (т. е. обращенных вверх по склону) границ между самыми верхними лесными и примыкающими к ним нелесными фитоценозами. Соответственно **экотон верхней границы леса** — это совокупность фронтальных экотонов между самыми верхними лесными и примыкающими к ним нелесными фитоценозами. Часто используемый в литературе термин «опушка леса» является синонимом термина «экотон между лесным и нелесным фитоценозами» [68].

Из этих определений вытекает, что термин «верхняя грани-

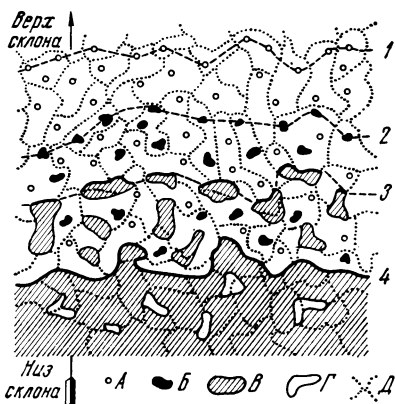


Рис. 3. Схема расположения основных видов верхних границ древесной растительности.

Популяционные границы: 1 — отдельных деревьев среди тундровых и луговых фитоценозов; фитоценотические границы: 2 — микрогруппировок отдельных деревьев и групп деревьев, 3 — островных мелколесий, 4 — сплошных массивов мелколесий и высокоствольных лесов (А — отдельные деревья, Б — микрогруппировки отдельных деревьев и групп деревьев, В — лесные фитоценозы, Г — нелесные фитоценозы, Д — границы между фитоценозами).

ца леса» не является синонимом термина «верхняя граница подгольцового (субальпийского) пояса». Границы между поясами и зонами — это границы между наиболее крупными территориальными единицами растительности, поэтому и принципы их выделения должны быть другими. Положение верхней границы леса может иногда совпадать с положением верхней границы соответствующего пояса, особенно там, где граница леса достигает климатически обусловленного предела на плакорных местобитаниях. Но такое совпадение наблюдается редко. Верхняя граница леса может заходить гораздо выше границы пояса, а также опускаться ниже положения последнего. Так, на крутых каменистых склонах гор граница леса спускается вниз даже в пределы горнотаяжного пояса.

В зависимости от признаков можно выделить большое количество видов границ на верхнем пределе произрастания древесной растительности. Наиболее полной и не потерявшей значения до настоящего времени является классификация, разработанная Шретером [131]. Он различает верхние границы современные и прежние. Современные границы подразделяются на границы деревьев, больших кустарников, мелких кустарников. Границу деревьев он выделяет по следующим признакам: социологическим и росту деревьев, характеру протекания жизненных явлений и воздействию внешних условий.

Социологическая граница (или граница насаждений) включает в себя эмпирическую границу леса и собственно верхнюю границу леса. Под последней Шретер, вслед за Марекком [126] и Фризом [114], понимает плавную линию, которая соединяет лишь самые верхние пункты покрытых лесом участков и полос леса. Границу отдельных растений Шретер подразделяет на границы деревьев (высотой 4—5 м), угнетенных деревьев, подроста. Попытку свести все многообразие верхних и полярных границ древесной растительности к определенному числу основных типов предпринял Хустич [118]. Он различает следующие виды границ: экономическую и биологическую, отдельных деревьев

и вида. К. В. Станюкович [86] в общем понятии «верхняя граница леса» выделяет несколько подграниц, а именно: 1) сомкнутых лесов, 2) редколесий или парковых лесов, 3) криволесий и 4) отдельных деревьев.

В горах Урала мы выделили несколько основных видов верхних границ древесной растительности (рис. 3).

Прежде всего мы отличаем границы популяционные от фитоценологических. Если при установлении первых используются популяционные признаки (крайние пункты местонахождения видов, популяций и внутрипопуляционных подразделений, различающихся по форме роста, жизненности, стадиям развития и т. д.), то при установлении вторых используются фитоценологические (состав и структура лесных сообществ и их фрагментов). Наиболее важной из популяционных границ является **верхняя граница произрастания отдельных деревьев среди тундровых и луговых фитоценозов**. Она представляет собой линию на земной поверхности, которая кратчайшим путем соединяет самые верхние пункты произрастания отдельных деревьев, независимо от того, имеют ли они столовую, кустовую или стланиковую формы роста. Влияние только что поселившихся небольших деревьев на микроклиматические условия еще столь незначительно, что не приводит к внедрению лесных видов в непосредственной близости к дереву. Эта граница может одновременно являться и границей вида (если крайние деревья одного вида).

Древесные растения, поселившиеся в тундровом или луговом сообществе, довольно скоро начинают изменять вокруг себя микроклиматические условия. В пределах приствольных кругов начинают произрастать виды, характерные для напочвенных синузий лесных фитоценозов. Со временем здесь может сформироваться микрогруппировка [99], микрофитоценоз отдельного дерева или группы деревьев [36] или фрагмент лесного фитоценоза [65]. С фитоценологической точки зрения такую структурную единицу растительности нельзя называть отдельным деревом, так как она состоит из одной или нескольких лесных синузий. Линию на земной поверхности, которая кратчайшим путем соединяет самые верхние местонахождения таких микрогруппировок, мы называем **верхней границей микрогруппировок отдельных деревьев и групп деревьев** (см. рис. 3).

Несколько ниже этой границы появляются островки мелколесий, размеры которых равны или превышают минимальный размер лесного фитоценоза. Чтобы определить положение пространственной границы между лесными и нелесными выделами, необходимо в первую очередь задаться мерой их различия. Вопрос о том, какие сообщества относить к лесным, а какие к нелесным, является одним из наиболее сложных и слабо разработанных в геоботанике. Особенно противоречивы мнения исследователей относительно таксономической принадлежности

высокогорных и северных редколесий. Большинство исследователей [23, 27, 34, 24, 33, 97, 39, 11, 91, 80] относит лесотундровые, подгольцовые и субальпийские редколесья к лесному (или древесно-кустарниковому) типу растительности. Однако некоторые авторы считают, что этого делать нельзя, так как в редколесьях отсутствуют многие важные признаки, свойственные лесным сообществам. Для редколесий характерны разреженность древесного яруса, комплексность и мозаичность, быстрая смена нижних ярусов в пространстве, относительная независимость нижних ярусов от верхних, полиэдикаторность, отсутствие единой фитосреды, специфический набор жизненных форм и своеобразное сочетание флористических элементов [59—62]. У этой группы исследователей нет единого мнения о таксономическом положении редколесий. Одни из них относят редколесья к особому лесотундровому типу растительности [92, 6, 8, 49, 59—62, 96, 98, 70, 71, 35, 36], другие считают их переходным образованием между лесным и тундровым (луговым) типами растительности [110, 30], третьи относят их к тундрам [135, 7]. Наконец, Н. А. Миняев [53] и Б. Н. Норин [65, 66] считают, что комплексные лесотундровые группировки не могут являться объектом фитоценотической классификации, поскольку они — территориальные (ландшафтные) единицы и должны рассматриваться в качестве особого типа растительного покрова, а не типа растительности.

По мнению большинства отечественных геоботаников, специфическим признаком фитоценоза (или сообщества) является наличие определенных ценологических взаимовлияний растений [54, 87, 4, 53, 95, 57, 65]. Но, как справедливо отмечает Б. Н. Норин [65, с. 25], «разногласия возникают при установлении той силы степени взаимовлияния растений, при которой они могут называться фитоценотическими (ценологическими)». Он считает, что к фитоценозам можно относить лишь такие участки растительности, на которых в результате конкуренции или трансформации растениями экологической среды происходит фитоценотический отбор. Другим важным признаком фитоценоза, по мнению Б. Н. Норина, является наличие эдикаторной ценопопуляции, т. е. наличие наиболее конкурентноспособного вида, воздействие которого на другие компоненты превалирует над влиянием косной среды.

С фитоценотической точки зрения лесным сообществом можно считать лишь такую группировку растений, в которой имеется эдикаторный древесный ярус, а площадь, занимаемая ею, равна или превышает минимальный размер фитоценоза.

При разделении лесных и нелесных сообществ в первую очередь возникает вопрос, какова должна быть минимальная высота деревьев, при наличии которой можно говорить о выраженности древесного яруса. Выше были приведены мнения различных авторов относительно того, при какой минимальной высоте

ту или другую особь можно считать деревом. Было показано, что в большинстве случаев авторы не обосновывают, почему в качестве минимальной бралась та или другая высота. Мы считаем, что при установлении минимальной высоты деревьев могут быть использованы придержки, вытекающие из следующего определения яруса: «ярус — часть слоя сообщества, к которой более или менее четко приурочены ассимилирующие (листья и стебли) или адсорбирующие и запасающие (корни, корневища, клубни, луковицы) органы» [14, с. 214]. Отсюда следует, что о выраженности древесного яруса можно говорить в том случае, когда большая часть ассимилирующих органов древесных растений будет расположена выше яруса кустарников. Другими словами, в качестве минимальной можно принять такую высоту деревьев, которая бы по крайней мере в два-три раза превышала высоту кустарникового яруса. Поскольку высота кустарникового яруса колеблется от 0,3 до 2,0 м, то о выраженности древесного яруса в различных сообществах можно говорить при достижении древесными растениями минимальной высоты примерно от 1 до 4 м.

На мало- и среднеснежных местообитаниях высота кустарникового яруса примерно равна средней мощности снежного покрова, поскольку последняя и определяет высоту кустарников. На таких местообитаниях мощность снежного покрова может быть также использована при установлении выраженности древесного яруса. Но на многоснежных местообитаниях, где мощность снежного покрова превышает 1,5—2,0 м, этот критерий уже нельзя использовать, так как мощность снега из разряда благоприятного переходит в разряд неблагоприятного фактора из-за слишком длительного его таяния и сокращения вегетационного периода.

Наиболее важным критерием, по которому судят о выраженности древесного яруса, является наличие в нем эдификаторного вида. Л. Г. Раменский [77] указал, что говорить об оформленном и выраженном ярусе можно лишь в том случае, когда растения образуют густую поросль, влияют друг на друга и вытягиваются до одного общего уровня. Поскольку эдификаторный ярус в том или другом сообществе можно выявить лишь путем проведения специальных исследований, в том числе и экспериментальных, то в практике геоботанических работ о его наличии судят по сомкнутости надземных и подземных частей доминирующих растений или по сомкнутости их фитогенных полей.

Вопрос о наличии древесного эдификаторного яруса в редколесьях до сих пор дискуссионен. Однако все исследователи, работавшие в высокогорьях и на севере, единодушно отмечают, что в редколесьях ценотическое влияние древесных растений на растения нижних ярусов сильно ослаблено, они часто не являются эдификаторами сообществ [82, 78, 79, 92, 23, 6, 72, 96—98, 53, 36, 80].

В последнее время опубликованы результаты стационарных исследований, которые дают некоторое представление о характере ценологических взаимовлияний растений в подгольцовых и лесотундровых редколесьях. Здесь прежде всего следует отметить работу Н. А. Миняева [53] по изучению структуры растительных ассоциаций в Хибинах, выполненную еще в 30-х годах. Он пришел к выводу, что в полосе верхнего предела леса отсутствуют типичные лесные сообщества. Растительные группировки состоят из комплекса ассоциаций, т. е. из отдельных, не взаимосвязанных фрагментов лесных и тундровых ассоциаций. В связи с этим Н. А. Миняев говорит о наличии здесь особой стадии усложнения лесного типа растительности — о редколесье. Однако он отмечает, что низкая температура почвы в течение вегетационного периода приводит к необходимости увеличения площади питания деревьев. Поэтому конкуренция между деревьями наступает при очень большой разреженности наземных частей насаждения.

Б. Н. Норин [59—66] на основе анализа большого экспериментального и статистического материала пришел к выводу о наличии ценологических взаимовлияний растений у большинства лесотундровых группировок. В редкостойных северотаежных лесах, сомкнутость крон которых 0,3 и более, фитогенные поля древесных растений смыкаются и перекрываются на всей занимаемой ими площади, в связи с чем все наземные синузии в той или другой степени зависимы от эдификаторных древесных синузий. Такие группировки являются типичными лесными сообществами или комплексами лесных сообществ и их фрагментов. В редколесьях, к которым Б. Н. Норин относит группировки с сомкнутостью крон деревьев 0,1—0,3, эдификаторная роль древесных растений снижается в связи с появлением разрывов между фитогенными полями в синузиях древесного яруса. В прогалах возникают ниши, куда внедряются синузии, характерные для тундровых группировок, поскольку конкуренция древесных растений в них сводится к минимуму. В связи с этим редколесья имеют сложную фитоценологическую структуру, в большинстве случаев они состоят из фрагментов лесных и нелесных фитоценозов. Б. Н. Норин отмечает, что фрагменты лесных сообществ в редколесьях играют ведущую роль еще и потому, что они в наибольшей степени влияют на другие синузии, значительно трансформируя экологическую среду (водный, температурный, снежный и мерзлотный режимы). В рединах (сомкнутость крон деревьев менее 0,1) деревья оказывают уже незначительное влияние на приземные синузии, лишь только в пределах подкоронового пространства. Б. Н. Норин [66] подметил, что степень влияния деревьев на другие растения в значительной мере зависит от формы роста (дерево, полустланик, стланик). Если дерево имеет высоко поднятую крону, то воздействие его на строение нижних ярусов минимальное. В этой же работе он бо-

лее определенно высказался в пользу того, что фрагменты лесных и тундровых фитоценозов являются не только широко распространенной, но и основной формой существования редколесных группировок.

Изучением влияния древесных растений на состав и структуру растительности нижних ярусов в лиственничных редколесьях Восточного Таймыра занимался В. А. Демьянов [31, 32]. Он показал, что заметное ценотическое влияние отдельных деревьев проявляется в радиусе от 3 до 4—5 м от ствола. К сожалению, в своих работах В. А. Демьянов не приводит таксационные характеристики изученных деревьев и древостоев, что затрудняет оценку и сравнение полученных данных. Он пришел к заключению, что в редколесьях (сомкнутость крон 0,1—0,3) древесные растения еще оказывают влияние на растения нижних ярусов, выражающееся в ослаблении интенсивности взаимодействия, в уменьшении обилия видов травяно-кустарничкового яруса и в увеличении покрытия мхов.

К редколесьям обычно относят такие группировки растений, в которых сомкнутость крон древесного яруса составляет 0,2—0,3 (иногда 0,4—0,5), а к редианам — менее 0,1 [7, 34, 67, 65, 36, 25, 31, 38, 71, 80]. Анализ ценотической ассоциированности растений, произведенный Б. Н. Норинским [65] и В. А. Демьяновым [31], показал, что в лесотундровых редколесьях древесные растения еще являются эдификаторами сообществ. Мы считаем, что к лесным сообществам нужно относить такие группировки, в которых площадь фитогенных полей древесных растений равна или превышает половину площади, занимаемой фитоценозом. Так, если мы примем радиус фитогенного поля отдельного дерева равным 4 м [32], то простейшие расчеты показывают, что в случае изолированного произрастания деревьев необходимо примерно 100 деревьев на 1 га, чтобы площадь их фитогенных полей была равна половине площади участка. В этом случае среднее расстояние между деревьями составит около 10 м, а проективное покрытие крон (при среднем радиусе кроны 2 м) — несколько больше 0,1. Этот показатель может быть принят в качестве минимальной величины при отделении лесных фитоценозов от нелесных.

Определение минимального размера фитоценозов на границе леса можно произвести на основе придержки, рекомендованной Б. А. Быковым [12], т. е. увеличить в пять раз среднюю высоту древесного яруса. Так как в районе верхней границы леса диапазон колебаний высоты древесного яруса довольно большой (от 1—2 до 13—15 м), то соответственно изменяется и минимальный размер лесных фитоценозов (от 5—10 до 50—60 м в диаметре или от 80—300 до 10 000 м²). Следует согласиться с мнением Б. А. Быкова [12, 15], что установление минимальных размеров фитоценозов имеет принципиальное значение. Однако в работах исследователей, занимающихся изучением ассоциро-

ванности растений в лесотундровых и подгольцовых редколесьях, этот вопрос не рассматривался.

Таким образом, к лесным фитоценозам мы предлагаем относить участки растительности, где выражен древесный ярус (высота деревьев превышает высоту кустарникового яруса в два-три раза, сомкнутость крон деревьев 0,1 и более), а их диаметр превышает пятикратную высоту древесного яруса. Совокупность фронтальных границ между самыми верхними лесными фитоценозами и примыкающими к ним нелесными мы называем **верхней границей островных мелколесий**. Эта граница прерывиста, но в случае необходимости отрезки фронтальных границ могут быть соединены кратчайшим путем при помощи условных линий (на рис. 3 они показаны пунктирной линией). Граница островных мелколесий наиболее хорошо выражена на полярном пределе произрастания древесной растительности. В горах, в частности на Урале, она обычно выражена фрагментарно.

Наконец, несколько ниже границы островных мелколесий появляются сплошные массивы мелколесий, а иногда и высокоствольных лесов. Здесь смыкаются фронтальные границы лесных фитоценозов. Совокупность этих границ, сомкнувшихся между самыми верхними лесными фитоценозами и примыкающими к ним нелесными фитоценозами, представляет собой **верхнюю границу сплошных массивов мелколесий и высокоствольных лесов** (см. рис. 3). Эта граница обычно очень извилиста из-за частого внедрения в лесной пояс нелесных фитоценозов. В горных районах, в связи с неблагоприятными условиями для произрастания древесной растительности на отдельных участках склонов, нелесные фитоценозы часто опускаются очень низко, даже в пределы горно-таежного пояса. В этом случае верхнюю границу сплошных лесных массивов могут образовывать сомкнутые и высокоствольные лесные фитоценозы. В горах Урала верхняя граница леса в большинстве случаев представляет собой верхний предел сплошных массивов мелколесий. Лишь изредка она образована островными мелколесьями и сплошными массивами высокоствольных лесов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алаев Э. Б. Экономико-географическая терминология. М.: Мысль, 1977. 199 с.
2. Александрова В. Д. О единстве непрерывности и дискретности в растительном покрове.— В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.; Л., 1966, с. 191—204.
3. Александрова В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 274 с.
4. Алексин В. В. География растений. М.: Госуд. учебно-педагогич. изд-во Наркомпроса РСФСР, 1938. 325 с.

5. Альбов Н. М. Очерк растительности Колхиды.— Землеведение, 1896, т. 3, кн. 1, с. 1—78.
6. Андреев В. Н. Растительность и природные районы восточной части Большеземельской тундры.— Труды Полярной комиссии АН СССР, 1935, вып. 22, с. 3—97.
7. Андреев В. Н. Тундры.— В кн.: Карта растительности европейской части СССР. М1 : 2 500 000. М.; Л., 1950, с. 41—58.
8. Андреев В. Н., Игошина К. Н., Лесков А. И. Олени пастбища и растительный покров полярного Приуралья.— Сов. оленеводство, 1935, вып. 5, с. 171—406.
9. Арманд Д. Л. Происхождение и типы природных границ.— Изв. ВГО, 1955, т. 87, № 3, с. 266—278.
10. Арманд Д. Л. Границы физико-географические.— В кн.: Краткая географическая энциклопедия, 1960, т. 1, с. 563.
11. Бережной И. В. Кустарничковые сообщества Карпатского высокогорья, их структура и биологические основы рационального использования.— В сб.: Проблемы ботаники. Л., 1974, вып. 12, с. 105—110.
12. Быков Б. А. Геоботаника. 2-е изд., испр. Алма-Ата: АН КазССР, 1957. 367 с.
13. Быков Б. А. Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 231 с.
14. Быков Б. А. Геоботанический словарь. 2-е изд., перераб. и доп. Алма-Ата: Наука, 1973. 214 с.
15. Быков Б. А. Геоботаника. 3-е изд., перераб. Алма-Ата: Наука, 1978. 283 с.
16. Бяллович Ю. П. Биогеоценотические горизонты.— Труды МОИП, отдел биол., секция ботан., 1960, т. 3, с. 43—60.
17. Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Тропические и субтропические зоны. Пер. с нем. Ю. Ретеюма, И. Спичкина; под ред. П. Б. Виппера. М.: Прогресс, 1968. 547 с.
18. Василевич В. И. К методике анализа границ фитоценозов.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 3, с. 85—93.
19. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с.
20. Виноградов Б. В. Геоботанические границы по дистанционным данным.— В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1978, с. 22—33.
21. Геттнер А. География, ее история, сущность и методы: Перевод с нем. Л.; М.: Госиздат, 1930. 416 с.
22. Голгофская К. Ю. Растительность полосы верхнего предела леса в Кавказском заповеднике.— Ботан. ж., 1967, т. 52, № 2, с. 202—213.
23. Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 142 с.
24. Горчаковский П. Л. Лесная растительность подгольцового пояса Урала.— В кн.: Сборник трудов по лесному хозяйству. Свердловск, 1954, вып. 2, с. 15—65.
25. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.
26. Гребенщиков О. С. Геоботанический словарь. М.: Наука, 1965. 226 с.
27. Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М.: МОИП, 1948. 265 с.
28. Гулисашвили В. З. Горное лесоводство для условий Кавказа. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1956. 353 с.
29. Гулисашвили В. З. Альпийская граница древесной растительности на Кавказе в связи с почвенно-климатическими условиями.— Изв. ВГО, 1958, т. 90, № 2, с. 158—163.
30. Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипко Л. И. Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975. 232 с.

31. Демьянов В. А. Влияние лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на строение нижних ярусов в редколесьях и редицах на крайнем северном пределе ее распространения (Таймыр, 72°30' с. ш.).— Ботан. ж., 1977, т. 62, № 9, с. 1333—1338.
32. Демьянов В. А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород.— Ботан. ж., 1978, т. 63, № 9, с. 1302—1308.
33. Долуханов А. Г. Субальпийские криволесья Кавказа.— В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. Сб. работ по геоботан., лесоведению, палеогеографии и флористике. М.; Л., 1956, с. 158—170.
34. Игошина К. Н. Растительность субальп Среднего Урала.— Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботан.), 1952, вып. 8, с. 289—354.
35. Катенин А. Е. Зональное положение и общие закономерности растительного покрова.— В кн.: Экология и биология восточноевропейской лесотундры. Опыт стационарного изучения почвенно-растительных комплексов лесотундры. Ч. 1. Л., 1970, с. 27—36.
36. Катенин А. Е. Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. Растительность лесотундрового стационара.— В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Опыт стационарного изучения почвенно-растительных комплексов лесотундры. Ч. 2. Л., 1972, с. 105—259.
37. Квитко И. С. Термин в научном документе. Львов: Львовский гос. ун-т, 1976. 126 с.
38. Кнорре А. В. Редколесья и редины Ары-Маса.— В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л., 1978, с. 162—183.
39. Колесников Б. П. Высокогорная растительность Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1969. 106 с.
40. Колищук В. Г. Верхняя граница леса в Украинских Карпатах, ее современное состояние и динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1960.
41. Комендар В. І. Характер верхньої межі лісу на хребті Чорногора в Радянських Карпатах.— Ботан. ж. АН УРСР, 1955, т. 12, № 4, с. 75—83.
42. Комендар В. І. До питання про динаміку рослинних поясів у Східних Карпатах.— Там же, 1957, т. 14, № 4, с. 15—25.
43. Комендар В. І. Форпости горных лесов. Ужгород: Карпаты, 1966. 204 с.
44. Комендар В. І. Приполонинские леса и стланики Украинских Карпат, их трансгенез, структурно-генетические связи с высокогорьем системы Карпат, Альп и Балкан: Автореф. дис. ... док. биол. наук. Киев, 1970.
45. Кондаков Н. И. Логический словарь-справочник. 2-е изд., исправ. и доп. М.: Наука, 1976. 720 с.
46. Крылова И. Л. О высокогорной границе древесной растительности (Обзор литературы).— Труды Крымского фил. АН СССР, 1951, т. 1, с. 25—34.
47. Крылова И. Л. Очерк растительности верхней границы леса в горах Крыма.— Там же, 1953, т. 8, с. 3—25.
48. Лесков А. И. Верхний предел лесов в горах Западного Кавказа.— Бот. ж., 1932, т. 17, № 2, с. 227—260.
49. Лесков А. И. Фитоценологический очерк редколесий бассейна р. Полуя.— Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботан.), 1940, вып. 4, с. 253—276.
50. Марков М. В. Общая геоботаника. М.: Высшая школа, 1962. 447 с.
51. Махатадзе Л. Б., Урушадзе Т. Ф. Субальпийские леса Кавказа. М.: Лесная промышленность, 1972. 111 с.
52. Миловидова Н. В. Применение методов логики к анализу физико-географических определений и классификаций. М.: Наука, 1977. 103 с.
53. Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций (по материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 261 с.

54. Морозов Г. Ф. О типах насаждений и их значении в лесоводстве.— Лесн. ж., 1904, № 1, с. 1—20.
55. Ниценко А. А. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе.— Ботан. ж., 1948, т. 33, № 5, с. 487—495.
56. Ниценко А. А. Проблема непрерывности и дискретности растительного покрова.— Ж. общ. биол., 1969, т. 30, № 4, с. 387—398.
57. Ниценко А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 183 с.
58. Ниценко А. А. Границы растительных ассоциаций и синузий в травяном покрове (морфология, причинная обусловленность и динамика).— Труды Петергофского биол. ин-та, 1973, № 22, с. 12—243.
59. Норин Б. Н. Что такое лесотундра?— Ботан. ж., 1961, т. 46, № 1, с. 21—38.
60. Норин Б. Н. О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 6. М.; Л., 1962, с. 161—171.
61. Норин Б. Н. Проблема лесотундры и задачи ее комплексного стационарного изучения.— В кн.: Проблемы Севера. М.; Л., 1964, вып. 8, с. 58—66.
62. Норин Б. Н. О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике.— Ботан. ж., 1966, т. 51, № 11, с. 1547—1563.
63. Норин Б. Н. Березовые редколесья лесотундры как комбинированные сообщества.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 11. Л., 1969, с. 91—107.
64. Норин Б. Н. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры.— Ботан. ж., 1970, т. 55, № 2, с. 170—183.
65. Норин Б. Н. Структура растительных сообществ Восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 198 с.
66. Норин Б. Н. Значение некоторых идей Б. Н. Городкова в исследованиях лесотундровых редколесий (к 90-летию со дня рождения).— Ботан. ж., 1979, т. 64, № 11, с. 1553—1566.
67. Норин Б. Н., Игнатенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус Н. В. Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр).— Ботан. ж., 1971, т. 56, № 9, с. 1272—1283.
68. Одум Ю. Основы экологии: Пер. с 3-го англ. изд. М.: Мир, 1975. 740 с.
69. Ожегов С. И. Словарь русского языка. 6-е изд., стереотипное. М.: Сов. энцикл., 1964. 900 с.
70. Пармузин Ю. П. Северные редколесья Сибири как группа ландшафтных зон.— Вестн. МГУ, 1961, сер. 5 (геогр.), № 3, с. 22—30.
71. Пармузин Ю. П. Тундролесье СССР. М.: Мысль, 1979. 294 с.
72. Полянская О. С. Об инверсии поясов растительности в Хибинских горах.— Сов. ботан., 1936, № 4, с. 3—17.
73. Понятовская В. М. О двух направлениях в фитоценологии.— Бот. ж., 1959, т. 44, № 3, с. 401—407.
74. Прейс Ю. И., Самойлов Ю. И. Опыт выявления границ между элементами мозаики в луговой растительности.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, вып. 4, с. 55—67.
75. Работнов Т. А. Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США).— Там же, 1963, т. 68, № 4, с. 147—151.
76. Раменский Л. Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ.— В кн.: Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. М., 1910, отд. 2, вып. 9, с. 389—390.
77. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
78. Самбук Ф. В. Печорские леса (геоботанический очерк).— Труды Ботанического музея АН СССР, 1932, вып. 24, с. 63—250.
79. Самбук Ф. В. Пределы лесов на Таймыре.— Бот. ж., 1937, т. 22, № 2, с. 207—224.

80. Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 167 с.
81. Словарь общегеографических терминов. Т. 2/Под ред. Л. Д. Стампа.— Перевод с англ. М.: Прогресс, 1976. 394 с.
82. Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала.— Труды Ботанического музея АН СССР, 1930, вып. 22, с. 1—48.
83. Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 318 с.
84. Сочава В. Б. Рубежи на геоботанических картах и буферные растительные сообщества.— В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1978, с. 3—11.
85. Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 188 с.
86. Станюкович К. В. Растительность высокогорий СССР. Ч. 1. Сталинабад: АН Тадж. ССР, 1960. 167 с.
87. Сукачев В. Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд., доп. Л.; М.: Книга, 1928. 227 с.
88. Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии.— В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., 1964, с. 5—49.
89. Тихомиров Б. А. К вопросу о динамике полярного и вертикального пределов лесов в Евразии.— Советская ботаника, 1941, № 5—6, с. 23—38.
90. Трасс Х. Х. О дискретности и непрерывности растительного покрова (краткий обзор проблемы).— Труды МОИП, отд. биол., секция бот., 1966, т. 27, с. 167—182.
91. Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск: Наука, 1976. 318 с.
92. Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР.— Труды Геоморфологического ин-та. Сер. физ-геогр., 1932, вып. 4. 377 с.
93. Червяков В. А. Концепция поля в современной картографии.— Новосибирск: Наука, 1978. 147 с.
94. Шахов А. А. Экологическая и фитоценотическая области солончакового фитоценоза.— Бюл. МОИП, отд. биол. (новая серия), 1945, т. 50, вып. 3—4, с. 120—127.
95. Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.
96. Юрцев Б. А. К характеристике подзоны северотаежных лиственничников в западной части бассейна р. Яны.— В кн.: Материалы по растительности Якутии. Л., 1961, с. 222—252.
97. Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного ула Сунтар-Хаята (Восточная Якутия).— Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботан.), 1964, вып. 16, с. 3—82.
98. Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. (Комаровские чтения, XIX). М.; Л.: Наука, 1966. 94 с.
99. Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 471 с.
100. Веатен J. H. The timberlines of Iztaccihuatl and Popocatepetl, Mexico.— Ecology, 1962, v. 43, N 3, p. 377—385.
101. Billings W. D., Mark A. F. Factors involved in the persistence of montane treeless balds.— Ecology, 1957, v. 38, N 1, p. 140—142.
102. Bray J. R. Vegetational distribution, tree growth and crop success in relation to recent climatic change.— In: Advances in ecological research. V. 7. London; N. Y., 1971, p. 177—233.
103. Brink V. C. A directional change in the subalpine forest—heath ecotone in Garibaldi Park, British Columbia.— Ecology, 1959, v. 40, N 1, p. 10—16.
104. Brockmann-Jerosch H. Baumgrenze und Klimacharakter.— Ber./Schweiz. Bot. Ges., 1919, H. 26. 255 S.

105. Carpenter J. R. Fluctuations in biotic communities. I. Prairie-forest ecotone of Central Illinois.—*Ecology*, 1935, v. 16, N 2, p. 203—212.
106. Carpenter J. R. An ecological glossary. N. Y. a London: Hafner Publ. Co, 1962. 306 p.
107. Dansereau P. Biogeography and ecological perspective. N. Y.: Ronald Press Co, 1959. 394 p.
108. Daubemire R. Plant communities. A textbook of plant synecology. N.Y.: Harper a. Row, 1968. 300 p.
109. Du Rietz G. E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Wien: Holzhausen, 1921. 267 S.
110. Du Rietz G. E., Fries T., Tengwall A. Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie.—*Svensk bot. tidskr.*, 1918. Bd 12, H. 2, S. 145—170.
111. Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart: Eugen Ulmer, 1963. 943 S.
112. Fekete L., Blattny T. Die Verbreitung der forstlich wichtigsten Bäume und Sträucher im Ungarischen Staate. Bd I. Selmecbanya, 1914. 845 s.
113. Fonda R. W. Ecology of alpine timberline in Olympic National Park.—In: Proc. 1-st Conf. Sci. Res. National Parks, New Orleans. La, 1976, V. 1. Washington, 1979, p. 209—212.
114. Fries T. C. E. Botanische Untersuchungen im nordlichsten Schweden: Ein Beitrag zur Kenntnis der alpinen und subalpinen Vegetation in Torne Lappmark.—Uppsala och Stockholm: Almqvist och Wiksells Boktryckeri.—A.—B., 1913, 361 S.
115. Häffner W. Khumbu Himalaya. Landschafts-ökologische Untersuchungen in den Hochtälern des Mt. Everest—Gebietes.—In: *Geocology of the high-mountain regions of Eurasia*. Wiesbaden, 1972, s. 244—263.
116. Hermes K. Die Lage der oberen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde und ihr Abstand zur Schneegrenze.—*Kölner geographische Arbeiten*, 1955, Bd 5, 277 S.
117. Holtmeier F. K. Die Waldgrenze im Oberengadin in ihrer physiognomischen und ökologischen Differenzierung. Bonn, 1967. 164 s.
118. Hustich I. The boreal limits of conifers.—*Arctic*, 1953, v. 6, N 2, p. 149—162.
119. Jenik J., Lokvenec T. Die alpine Waldgrenze in Krkonoše Gebirge.—*Rozpravy/Ceskoslovenské akademie věd*, 1962, ročník 72, zošit 1, 65 s.
120. Köstler J. N., Mayer H. Waldgrenzen im Berchtesgadener Land.—*Jb./Ver. Schutze Alpenpflanz. und-Tiere*, 1970, Bd 35, s. 121—153.
121. Kral F. Zur Waldgrenzendynamik im Dachsteingebiet.—*Jb./Ver. Schutze Alpenpflanz. und-Tiere*, 1973, Bd 38, s. 71—79.
122. Küchler A. W. Vegetation mapping. N. Y.: Ronald Press Co, 1967. v. VI a. 472 p.
123. Kullman L. Change and stability in the altitude of the birch tree—limit in the southern Swedish Scandes 1915—1975.—*Acta phytogeogr. suec.*, 1979, N 65. 121 p.
124. Lauer W. Timberline studies in Central Mexico.—*Arctic a. Alpine Research*, 1978, v. 10, N 2, p. 383—396.
125. Maarel E. van der. On the establishment of plant community boundaries.—*Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1976, Bd 89, H. 2/3, s. 415—443.
126. Marek R. Beiträge zur Klimatographie der oberen Waldgrenze in den Ostalpen.—*Petermanns Mitt.*, 1910, Bd 56, Hbd. 11, S. 63—69.
127. Plesnik P. Horná hranica lesa v Krivanskej Malej Fatre.—*Lesnický časopis*, 1956, R. 2, N 2, s. 97—123.
128. Plesnik P. Die obere Waldgrenze in den Westkarpaten.—*Wissenschaftliche Ztschr. d. M. Luther Univ. Halle—Witt., Math.—Nat.*, 1959, Bd 8, N 2, s. 153—179.
129. Plesnik P. Horná hranica lesa vo Vysokych a v Belanskych Tatrach. Bratislava: Slov. Acad. Vied., 1971. 238 s.

130. Plesnik P. Obere Waldgrenze in den Gebirgen Europas von den Pyrenäen bis zum Kaukasus.— In: Geocology of the high — mountain regions of Eurasia. Wiesbaden, 1972, s. 73—92.

131. Schroeter C. Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora.— Zweite neubearbeitete und vermehrte Auflage. Zurich: Verlag von Albert Raustein, 1926. 1288 S.

132. Sokolowski M. O gornej granicy lasu w Tartach. Krakow, 1928. 188 p.

133. Somora J. O rozšireni niektorých lesných drevin v skupine Lomnického štítu. Martin, 1958. 152 p.

134. Tansley A. G. The British Islands and their vegetation. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1939. 930 p.

135. Vahl M. The growth-forms of some plant formation of Swedish Lapland.— Dansk Botanisk Arkiv, 1913, v. 1, N 2, 18 p.

136. Vincent G. Topografie lesů v Československé republice. I. Vysoké Tatry. Praha, 1933. 146 s.

137. Walter H., Box E. Global classification on natural terrestrial ecosystems.— Vegetatio, 1976, v. 32, N 2, p. 75—81.

138. Wardle P. A comparison of alpine timber lines in New Zealand and North America.— N. Z. J. Bot., 1965, v. 3, N 2, p. 113—135.

139. Wardle P. An explanation for alpine timber-line.— New Zealand J. of Botany, 1971, v. 9, N 3, p. 371—402.

140. Weaver J. E., Clements F. E. Plant ecology.— Second ed. N. Y.; London: McCraw — Hill Book Co. Inc., 1938. 601 p.

141. Whittaker R. H. Classification of natural communities.— Bot. Review, 1962, v. 28, N 1, p. 1—239.

142. Woodbury A. M. Principles of general ecology. N. Y.; Toronto: Blakiston Co, JNC, 1954. 503 p.