

7. Оценка предельных показателей продуктивности березовых древостоев по исходным данным составляющих их биогрупп // Лесной журн. 1996. № 4-5. С. 12-21 (в соавторстве).

8. Продуктивность хвои сосняков в связи с атмосферным загрязнением на допороговых уровнях // Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы. М., 1996. С. 122-124 (в соавторстве).

9. Регрессионные модели для оценки надземной фитомассы при дистанционном зондировании лесов // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1996. С. 69-76 (в соавторстве).

10. Региональные особенности депонирования углерода в надземной фитомассе сосновых насаждений // Там же. С. 60-69 (в соавторстве).

11. Оценка фитомассы по возрастным слоям кроны в естественных сосняках и культурах // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1997. С. 24-36 (в соавторстве).

12. Продуктивность надземной фитомассы древостоев как характеристика степени атмосферного загрязнения (на примере Среднего Урала) // Исследование лесов Урала. Екатеринбург, 1997. С. 50-52 (в соавторстве).

13. Оценка предельных запасов фитомассы березовых древостоев с учетом их горизонтальной структуры // Там же. С. 78-80 (в соавторстве).

14. Региональная и видовая специфика зависимости массы хвои от дендрометрических показателей деревьев // Лесоведение. 1998. № 2. С. 55-68 (в соавторстве).

15. О роли лесоводства в условиях глобального изменения среды и климата // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1998. С. 259-264 (в соавторстве).

16. Проблема формирования банка данных о фитомассе лесов // Там же. С. 61-66.

На правах рукописи

Усольцев Александр Владимирович

### ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ТАЕЖНОЙ И СТЕПНОЙ ЗОНАХ

Специальность 06. 03. 03. - лесоведение и лесоводство; лесные пожары и борьба с ними

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата сельскохозяйственных наук

А  
У-76

Работа выполнена в Уральской государственной лесотехнической академии

Научный руководитель - доктор сельскохозяйственных наук, профессор, академик РАН, заслуженный деятель науки РФ  
Н.А. Луганский

Официальные оппоненты - доктор биологических наук, старший научный сотрудник  
С.Н. Санников;  
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент  
Б.С. Фимушин

Ведущая организация - Управление лесами Свердловской области

Защита состоится 23 декабря 1999 г. в 10<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета Д 063.35.01 при Уральской государственной лесотехнической академии по адресу: 620032, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Уральской государственной лесотехнической академии.

Автореферат разослан « 29 » октября 1999 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент  
С. В. Залесов

**ВВЕДЕНИЕ.**

Актуальность темы. Развитие человеческой цивилизации привело к нарушению естественного круговорота и баланса углерода в биосфере. В последние десятилетия наблюдается особенно быстрое увеличение содержания атмосферного углерода, связанное с интенсивным сжиганием ископаемого топлива. Накопление углеродсодержащих газов приводит к так называемому «парниковому» эффекту, как следствие минимизации фитомассы растительного покрова планеты при одновременной максимизации содержания CO<sub>2</sub> и других «парниковых» газов в атмосфере (Межжерин, 1994). Согласно прогнозам (Gammton et al., 1985), в ближайшие 200-300 лет содержание CO<sub>2</sub> в атмосфере может подняться в 10 раз и за сравнительно очень короткое время достичь уровня, который уже был на Земле 100 млн. лет назад. Исходя из этой тенденции, предполагается в следующем столетии наступление глобального потепления климата с непредсказуемыми и необратимыми катастрофическими последствиями.

В декабре 1997 г. 38 промышленно развитых стран подписали в Киото (Япония) протокол, обязывающий их снизить выбросы «парниковых» газов к 2008-2012 гг. на 7 % по сравнению с 1990 г. Основные запасы углерода (80% - надземного и 40 % - подземного) сосредоточены в лесных экосистемах, поэтому леса играют основную роль в глобальном углеродном балансе. И тем не менее, эта роль определяется на сегодня неоднозначно - от положительной (Кобак и др., 1980) до отрицательной (Woodwell et al., 1978), поскольку оценки связываемого лесной растительностью углерода разнятся на порядок и более: на планетарном уровне от 1 (Kräuchi, 1993) до 10 Гт/год (Global..., 1991), а для лесов России - от 212 (Исаев и др., 1993) до 4000 млн.т. (Kolchugina, Vinson, 1993). В целом, в проблеме изменения глобального углеродного цикла и климата пока много неясного. Очевидно, что для успешной разработки современных экологических программ в качестве исходной основы необходимы банки достоверных экспериментальных данных о фитомассе лесов и выявление на их основе географических закономерностей распределения фитомассы на лесопокрываемых площадях с использованием математико-статистических методов.

Исследования автора выполнены в 1994-1998 гг. в рамках научно-исследовательских работ кафедры лесоводства Уральской государственной лесотехнической академии.

Цель и задачи исследования. Целью диссертационной работы явилось изучение региональных особенностей распределения фитомассы сосны в таежной и степной зонах.

В связи с поставленной целью конкретными задачами исследования были:

- выявить структуру фитомассы отдельных ветвей как минимodelей всей кроны в естественных сосняках и культурах;
- исследовать региональные (в том числе – обусловленные атмосферными загрязнениями) особенности показателей фитомассы крон деревьев в сосняках Среднего Урала и островных степных боров Тургайского прогиба;
- выявить региональные особенности показателей надземной фитомассы на 1 га сосняков (на примере Среднего Урала, Казахского мелкосопочника и Тургайского прогиба);
- разработать обобщенные регрессионные модели надземной фитомассы сосны Урало-Казахстанского региона, необходимые при лазерном профилировании лесного покрова, и сравнить их с аналогичными моделями для других пород региона;
- разработать методику моделирования предельных показателей фитомассы древостоев и рассчитать модели и возрастную динамику предельных показателей фитомассы сосняков Урало-Казахстанского региона в сравнении с другими породами.

Научная новизна. Впервые на математико-статистической основе на примере среднеуральских и степных тургайских сосняков выявлена региональная обусловленность их биопродуктивности на уровнях дерева и всего насаждения. На основе физиологически обусловленной взаимосвязи массы хвои с дендрометрическими характеристиками ксилемного и флоэмного транспорта предложен новый метод индикации атмосферного загрязнения на допороговых уровнях, позволяющий оценить ущерб от загрязнений в показателях потерь прироста.

Разработаны регрессионные модели и таблицы биологической продуктивности сосняков, дифференцированные по трем подрегионам – Среднему Уралу, Тургайскому прогибу и Казахскому мелкосопочнику. Предложены обобщенные для Урало-Казахстанского региона регрессионные модели и таблицы надземной фитомассы сосняков, необходимые при лазерном профилировании лесопокрытых площадей. Разработаны обобщенные регрессионные модели предельных показателей фитомассы сосняков Урало-Казахстанского региона на основе совмещения концепции самоизреживания древостоев (правило 3/2, уравнение обратной дроби) и регрессионно-рекурсивного подхода.

Практическая значимость работы состоит в разработке нормативных материалов, необходимых при реализации систем лесохозяйственных мероприятий, направленных на повышение продуктивности и комплексного освоения сосновых лесов Урала и Казахстана. Предложенная методика индикации атмосферного загрязнения по показателю продуктивности ассимиляционного аппарата может быть включена в разработку законодательной базы и системы кредита загрязнений, регламентирующих отношения между природоохранными ведомствами и экономическими предпри-

тиями. Результаты работы могут быть использованы при разработке лесного кадастра, осуществлении лесного мониторинга и экологических программ разного уровня, при создании баз данных о фитомассе лесов, запасам углерода в ней и при расчетах глобального углеродного цикла.

Разработанные нормативы используются Свердловской лесоустроительной экспедицией Поволжского лесоустроительного предприятия и Басманским лесохозяйственным производственным предприятием Кустанайского лесохозяйственного производственного объединения Республики Казахстан при устройстве сосновых лесов и для расчета ресурсов древесной зелени и технологической щепы, получаемых при лесопользовании.

Обоснованность выводов и предложений. Использование обширного экспериментального материала и современных методов автоматизированного статистического анализа, системный подход при содержательном анализе объектов исследования и интерпретации полученных результатов, реализация поставленных задач на уровне многофакторных регрессионных моделей, использование современной вычислительной техники и адекватных компьютерных программ определяют обоснованность приведенных в диссертации выводов и предложений.

Апробация работы. Основные результаты исследований изложены на международной научной конференции «Влияние атмосферного загрязнения и других антропогенных и природных факторов на дестабилизацию состояния лесов Центральной и Восточной Европы», Москва, 1996 г., а также на IV молодежной научной конференции Института биологии «Актуальные проблемы биологии», Сыктывкар, 1996; молодежной конференции Института экологии растений и животных «Проблемы общей и прикладной экологии», Екатеринбург, 1996; региональной научной конференции «Актуальные проблемы лесоведения», Екатеринбург, 1996; региональном семинаре «Стратегические направления экологических направлений на Урале и экологическая политика», Екатеринбург, 1996; научных чтениях, посвященных памяти Б.П. Колесникова «Исследование лесов Урала», Екатеринбург, 1997 г.

Публикации. Основное содержание диссертации изложено в 16 печатных работах.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 147 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, заключения и 4 приложений. Список использованной литературы включает 285 наименований, в том числе 113 иностранных. Текст иллюстрирован 30 таблицами и 28 рисунками.

## 1. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ.

При оценке фитомассы лесных насаждений предлагаются регрессионные модели для определения массы отдельных ветвей деревьев по их линейным параметрам (Long et al., 1981; Nepp, Brister, 1982; Fiedler, 1986; Кайбияйнен и др., 1986), объясняющие обычно около 90 % изменчивости массы хвон и скелета ветви. Такие модели дают возможность ускоренного сбора экспериментальных данных о фитомассе насаждений, поскольку позволяют заменить процедуру фракционирования, взвешивания и сушки кроны обмером линейных размеров составляющих ее ветвей. Необходимо выявлять оптимальную степень обобщения таких моделей, их региональные особенности в насаждениях одной породы разного происхождения.

Массу кроны дерева определяют обычно по ее связи с диаметром ствола на высоте груди. Исходя из условия сбалансированности массы листвы с площадью сечения проводящей заболони (ксилемы), более корректна оценка массы кроны на основе пайп-модели – по связи фитомассы с диаметром ствола у основания кроны, в отличие от диаметра ствола на высоте груди целиком представленного заболонью (Shinozaki et al., 1964; Кайбияйнен, Хари, 1985). Исходя из условия сбалансированности массы листвы с количеством депонируемых в стволе ассимилятов, массу кроны оценивают также по ее связи с объемным приростом ствола (Hartig, 1896; Burger, 1929-1953; Busse, 1930; Яблоков, 1934; Kittredge, 1944; Полякова-Минченко, 1961).

Попытки связать пространственную и временную динамику продуктивности лесов с изменением климата и загрязнением атмосферы приводят сегодня к противоречивым результатам. Например, характерное для Европы увеличение общего запаса фитомассы и прироста лесов в течение последних 25 лет находится в полном противоречии с общей тенденцией снижения охвоенности и плотности лесного полога вследствие загрязнения среды (Kauppi et al., 1992; Innes, 1992; Schläpfer, 1993).

Оценку состояния пораженных лесов выполняют по различным балльным шкалам (Коженков, 1983; Меншиков, 1991), по таксационным и физиологическим признакам (Антипов, 1975; Армолайтис, Вайчис, 1986; Гальперин, Фимушин, 1975; Фимушин, 1976; Юсупов и др., 1999) либо по обобщенным индексам состояния с использованием комплекса показателей (Рупшис, 1986; Степанов, 1988; Alberti, Parker, 1991; Воробейчик и др., 1994; Shavnin et al., 1997; Фомин, 1998). Для выяснения природы противоречий при оценке воздействия антропогенных эмиссий на продуктивность лесов сегодня фактически нет попыток использовать взаимосвязи массы хвой с характеристиками заболони и с количеством депонируемых ассимилятов.

Для прогнозирования динамики лесов и их вклада в углеродный баланс сегодня используют в основном традиционные таблицы хода роста (ТХР) древостоев по запасу стволовой древесины. Данные о продуктивности фитомассы несопоставимо малочисленные имеющейся информации о последнем и единственно приемлемый путь для разработки нормативов оценки всей фитомассы – использование переводных коэффициентов фитомасса ~ запас стволов и их расчет по комплексу массоопределяющих показателей древостоев (Поздняков и др., 1969; Протопопов, Зюбина, 1977; Онучин, Борисов, 1984; Макаревский, 1991; Исаев и др., 1993; Алексеев, Бердси, 1994; Швиденко, Нильссон, 1997).

При оценке темпов и географических закономерностей изменения запасов фитомассы растительного покрова на обширных территориях сегодня используется лазерная технология авиа- и космического профилирования лесного полога, при котором в качестве основного массоопределяющего показателя используется высота древесного яруса (Maclean, Krabill, 1986; Nelson et al., 1988). Поскольку такая технология не позволяет непосредственно оценивать средний диаметр стволов, варьирование оценок остается пока довольно высоким. Необходима разработка корректных оценочных моделей для фитомассы лесообразующих пород, ориентированных на бортовую лазерную технологию.

Поскольку оценки связываемого лесной растительностью углерода имеют сегодня значительный разброс, необходимо иметь приержки о предельно возможной биопродуктивности лесных экосистем. Предельные показатели фитомассы имеют зональные особенности (Лавренко и др., 1955). В пределах же региона эти показатели определяются морфоструктурой древостоя и, следовательно, могут быть описаны совокупностью его массообразующих характеристик.

## 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ И ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Дается описание географического положения, климата, рельефа и почв, лесного покрова районов исследований по имеющимся литературным источникам (Седлак, 1931; Гудочкин, Чабан, 1958; Агроклиматический справочник..., 1962; Макаренко, 1967; Кувшинова, 1968; Колесников, 1969; Грибанов и др., 1970; Маланьин, 1975; Луганский, Нагимов, 1994).

Исследование биологической продуктивности сосны выполнено в бору Аман-Карагай в пределах Тургайского прогиба зоны степей и в Среднеуральской низкогорной провинции подзоны южной тайги (п. Северка, в 10 км от г. Екатеринбург), где было заложено соответственно 13 и 10 пробных площадей (табл. 1 и 2). Почвы на среднеуральских объектах

исследования – дерново-подзолистые, а также – бурые горно-лесные; на тургайских – дерново-боровые, а также – темнокаштановые (зональные), подстилаемые песками, суглинками и глинами (Маланьин, 1975).

Условия роста таежных сосняков Урала и степных сосняков Тургайского прогиба существенно различаются, например, по количеству осадков – вдвое. Леса Среднего Урала испытывают сильнейшее воздействие аэропромвыбросов, что вызывает снижение их текущего прироста (Фимущин, 1985). Островные боры Тургайского прогиба и лесные массивы Казахского мелкосопочника произрастают в жестких аридных условиях на южной границе ареала сосны. Они удалены от источников загрязнений на сотни километров к северу и на тысячи – к югу. Сосна Казахского мелкосопочника характеризуется повышенной толщиной коры, поверхностной корневой системой и необычно высоким возрастом хвои – 7-8 лет (Петров, 1961), возможно, обусловленным высоким природным радиационным фоном.

Для региональных сопоставлений биопродуктивности сосняков привлечены опубликованные данные фитомассы других авторов: 23 пробные площади, заложенные в чистых сосновых культурах на дерново-боровых и темнокаштановых почвах в бору Аман-Карагай (Кирилова, 1998) и 7 пробных площадей, заложенных в сухих и свежих сосняках на гранитах и корках выветривания в Казахском мелкосопочнике (Усольцев, 1998).

При составлении таблиц биологической продуктивности сосняков, дифференцированных по подрегионам, использованы данные о фитомассе чистых естественных сосняков на 14 пробных площадях, заложенных в очень сухих, сухих и свежих типах леса в бору Ара-Карагай Тургайского прогиба (Усольцев, 1998) и естественных сосняков на 32 пробных площадях, заложенных в разнотравном, ягодниковом и брусничном типах леса Среднеуральской низкогорной провинции (Мельникова, 1993; Луганский, Нагимов, 1994; Деменев, 1995). Всего, таким образом, привлечены данные 99 пробных площадей, на которых было взято 900 модельных деревьев.

Для сопоставления биопродуктивности сосняков с другими лесобразующими породами Урало-Казахстанского региона использованы данные о фитомассе 27 пробных площадей, заложенных в ельниках разных типов леса Среднего Урала (Теликин, 1994); 22 и 41 пробных площадей, заложенных в березняках соответственно Среднего и Южного Урала (Сальников, 1997) и Северного Казахстана (Усольцев, 1998) и 31 пробной площади, заложенной в осиновых древостоях в условиях степи и южной лесостепи в Северном Казахстане (Усольцев, 1998).

Таблица 1

Характеристика пробных площадей, заложенных в естественных сосняках Тургайского прогиба, Аман-Карагайский бор

Сос-тав	Воз-раст, лет	Гус-тота, тыс. экз/га	Диа-метр, см	Вы-сота, м	Запас, м <sup>3</sup> /га	Фитомасса, т/га				
						Стволы		Ветви		Хвоя
						всего	кора	всего	кора	
Влажные сосняки западин										
10С	40	2,05	15,2	14,2	277	106	10,8	11,0	5,04	7,80
10С	40	2,27	17,0	17,8	423	150	13,0	14,4	4,78	10,0
Свежие сосняки низких пологих всхолмлений										
10С	40	9,62	8,3	12,8	370	147	18,0	4,34	1,77	3,60
10С	40	3,20	12,6	13,8	241	90,1	10,5	6,37	2,48	4,60
Сухие сосняки плоских донных всхолмлений										
10С	13	82,4	1,7	2,7	63	25,4	5,26	2,32	1,39	7,10
10С	20	44,4	3,0	4,6	111	47,1	9,30	5,38	3,17	7,80
10С	20	19,8	3,6	4,3	63	24,0	5,28	4,81	3,22	9,00
10С	22	43,8	3,3	5,6	142	56,5	12,8	3,97	2,33	8,40
10С	32	19,9	5,1	7,6	199	78,0	14,1	3,56	1,85	7,60
10С	110	1,35	22,0	21,4	558	213	15,7	12,2	5,71	5,40
Очень сухие сосняки по вершинам высоких бугров										
10С	20	12,3	3,3	3,4	36	13,5	3,08	3,14	2,09	4,40
10С	42	56,3	2,5	4,9	114	56,4	12,2	2,94	2,08	3,50
10С	42	19,1	5,2	8,8	238	104	15,5	3,71	2,06	4,20

Были получены данные о фитомассе хвои и скелета ветвей по 1716 мутовкам на 127 модельных деревьях в естественных сосняках Аман-Карагайского бора и по 1800 – на 149 модельных деревьях в культурах сосны, там же. Для оценки массы отдельных ветвей из числа упомянутых мутовок отобраны соответственно 220 и 190 ветвей, равномерно распределенных по профилю кроны, в возрасте древостоев от 20 до 110 лет в естественных сосняках и от 19 до 50 лет – в культурах. Для перевода фракций фитомассы в абсолютно сухое состояние взято 1520 навесок древесины и коры ветвей, 2152 – ствола и 511 – хвои. Материал обработан по программе STATGRAPHICS.

Таблица 2

Характеристика пробных площадей, заложенных в естественных сосняках Среднего Урала

Сос-тав	Воз-раст, лет	Густота, тыс. экз/га	Диаметр, см	Высота, м	Запас, м <sup>3</sup> /га	Фитомасса, т/га			
						Стволы		Ветви	Хвоя
						всего	кора		
Сосняк ягодниковый									
10С	27	13,467	5,2	8,7	158	61,3	5,35	7,45	5,75
7СЗБ	51	2,459	12,6	15,1	276	110,0	9,47	11,7	5,69
9С1Б	76	1,358	18,7	20,6	388	161,0	13,1	18,2	7,36
10С	101	0,714	27,4	24,9	491	204,0	14,6	23,1	6,35
10С	119	0,497	31,8	26,8	509	215,5	15,3	27,0	6,37
Сосняк брусничный									
9С1Б	30	4,987	7,7	8,47	106	41,6	4,30	10,1	5,46
10С	45	4,336	9,5	13,4	208	99,2	11,0	9,19	6,27
10С	59	1,435	15,7	16,1	219	91,7	7,51	14,4	6,30
9С1Пц	82	0,830	20,8	19,6	265	113,7	8,99	19,2	6,50
10С	122	0,507	28,5	24,0	358	154,9	11,8	25,7	6,41

### 3. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены на временных пробных площадях, заложенных по ОСТ 56-69-83. Модельные деревья отбирали по ступеням толщины. Надземная фитомасса дерева делилась на фракции: ствол, в том числе кора; скелет кроны, в том числе кора; охвоенные побеги. По взятой в середине кроны навеске ( $\approx 1$  кг) определялась доля хвои в кроне, а остальные побеги относились к скелету. По пробным выпилам и навескам все фракции приводились к абсолютно сухому состоянию термовесовым методом и вычислялось соотношение древесины и коры в стволе и скелете кроны.

При изучении вертикально-фракционной структуры фитомассы после фиксирования высоты крепления и возраста мутовок под каждой из них замеряли диаметр ствола с точностью 1 мм, а также длину ветвей I порядка и массу охвоенных и неохвоенных побегов каждой ветви. Для определения соотношения хвои и скелета ветвей отбирали одну навеску от каждой трети кроны.

### 4. СТРУКТУРА ФИТОМАССЫ ОТДЕЛЬНОЙ ВЕТВИ КАК МИНИМОДЕЛИ ВСЕЙ КРОНЫ В ЕСТЕСТВЕННЫХ СОСНЯКАХ И КУЛЬТУРАХ (на примере островных боров Тургайского прогиба)

Поскольку с точки зрения теории пайп-модели каждая ветвь может быть представлена как минимодель всего дерева, была предпринята попытка выявить различия во взаимосвязи массы ветви с ее линейными размерами между естественными сосняками и культурами. Древостои пробных площадей в районе исследований представлены в основном первыми двумя классами возраста, поэтому с некоторыми допущениями охвоенность ветвей можно принять относительно равномерной в пределах кроны, т.е. допустить, что крона не имеет выраженного «ядра» – обесхвоенной центральной и нижней частей кроны.

Тогда в первом приближении массу ветви I порядка (включающей боковые ветви более высоких порядков) можно выразить как функцию только ее диаметра у основания. Между естественными сосняками и культурами визуальных различий названной зависимости не оказалось (поля экспериментальных точек совпали). Не было выявлено различий этой связи и путем статистико-регрессионного анализа с кодировкой сосен разного происхождения бинарной переменной (Дрейпер, Смит, 1973). Поскольку константа при бинарной переменной оказалась статистически не значимой ( $t = 0,58 < t_{0,5} = 2,0$  – для массы скелета ветви и  $t = 1,5 < 2,0$  – для массы хвои), то были выведены зависимости, общие для естественных сосняков и культур.

Поскольку масса хвои в отличие от массы скелета ветви согласована не со всем диаметром ветви, а лишь с ее радиальным приростом за период, равный возрасту ветви, детерминированность уравнений для массы скелета и хвои по коэффициенту  $R^2$  разная (соответственно 0,890 и 0,824). Поэтому в уравнение для массы хвои в качестве второй переменной была введена масса скелета ветви ( $R^2 = 0,835$ ). Сопоставление такого уравнения между соснами разного происхождения показало наличие достоверного различия ( $t = 3,5 > 2,0$ ). Иными словами, при условии равенства не только диаметров ветвей, но и массы их скелета, масса хвои ветвей в естественных сосняках и культурах оказывается разной.

Результаты табулирования полученных уравнений показали, что доля хвои в ветвях при увеличении их диаметра с 0,5 до 5,0 см снижается в естественных сосняках с 50 до 21 %, а в культурах - с 60 до 28 %. Более высокая охвоенность ветвей в культурах обусловлена в основном различной густотой естественных и искусственных насаждений.

Исходя из особенностей морфологии крон, охвоенность ветвей при более детальном анализе на втором уровне приближения определяется не только их диаметром, но и положением ветви в кроне, которое опосреду-

ется длиной ветви. Поскольку бинарная переменная и в этом случае не значима при оценке массы скелета ветви ( $t = 0,01 < 2,0$ ), то для естественных сосняков и культур выведено обобщенное уравнение ( $R^2 = 0,906$ ). При оценке же массы хвой названная переменная значима ( $t = 4,4 > 2,0$ ) и выведены отдельные зависимости ( $R^2 = 0,845$ ).

Судя по показателям  $R^2$ , повышение точности уравнений второго приближения по сравнению с первым в процентном отношении невелико, и зачастую с целью упрощения расчетов дополнительно вводимые независимые переменные в таких случаях отбрасывают. При этом упускается из виду, что упрощенные уравнения при их экстраполяции за пределы средних значений независимых переменных начинают давать существенные систематические ошибки. В нашем случае первое приближение дает систематическое завышение (34 %) массы коротких ( $\approx 1$  м) и занижение (28 %) массы длинных ( $\approx 3$  м) ветвей.

На третьем уровне приближения было учтено дополнительно к диаметру и длине ветви ценотическое положение дерева в древостое, опосредуемое диаметром ствола ( $R^2 = 0,912$ ). Как и на первых двух приближениях, оценка массы скелета ветви оказалась независимой от происхождения сосен, а массы хвой - раздельной. Показано, что учет массы скелета ветви только по ее диаметру и длине занижает оценку на 33 % у деревьев-лидеров и завышает на 18 % - у угнетенных. По массе хвой смещения меньше - соответственно -5 и +9 %.

Таким образом, получены оценочные модели и таблицы трех уровней приближения, общие для естественных сосняков и культур при оценке массы скелета ветви, но дифференцированные по происхождению при оценке массы хвой ветви. По мере повышения уровня приближения повышается коэффициент детерминации ( $0,890 < 0,906 < 0,912$ ) и исключаются систематические ошибки оценок, но при этом усложняется процедура расчетов, и наоборот.

## 5. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МАССЫ КРОН ДЕРЕВЬЕВ

Исследовались оценки массы кроны деревьев в сосняках Урало-Казахстанского региона, подразделенного на два подрегиона со специфическими условиями роста: а) естественные сосняки Среднего Урала и б) сосняки Аман-Карагайского бора, подразделенные, в свою очередь, по происхождению на естественные и искусственные.

Как и при оценке массы ветвей, выявление зависимости массы кроны деревьев от их дендрометрических показателей выполнено по трем уровням приближения:  $P_i = f(D)$  (1);  $P_i = f(D_{ок})$  (2а);  $P_i = f(S)$  (2б);  $P_i = f(D, Z)$  (2в) и  $P_i = f(D_{ок}, D, Z)$  (3), где  $P_i$  - масса скелета кроны или хвой дерева,

кг;  $D$  и  $D_{ок}$  - диаметры ствола соответственно на высоте груди и у основания кроны;  $S$  - сумма сечений ветвей I порядка у их основания, см<sup>2</sup>;  $Z$  - радиальный прирост ствола на высоте груди, усредненный за последние 5 лет, мм. Уравнения (2а) и (2б) опосредуют эффект ксилемного транспорта (пайп-модель), уравнение (2в) - эффект флоэмного транспорта (депонирование ассимилятов в приросте), а уравнение (3) - совмещенный эффект ксилемного и флоэмного транспорта.

Была предпринята попытка выяснить, являются ли зависимости (1), (2) и (3) общими для естественных сосняков и культур Аман-Карагайского бора и насколько они отличаются от подобных зависимостей Среднего Урала. Для оценки статистической достоверности различия использованы блоковые фиктивные переменные (Дрейпер, Смит, 1973). Масса кроны естественных сосняков Тургайского прогиба сравнивается в одном случае с массой кроны культур сосны (разное происхождение сосняков в пределах одного региона), а в другом - с массой кроны естественных сосняков Среднего Урала (одно и то же происхождение, но разные регионы). Поэтому она выбрана в качестве отправной выборки, относительно которой выявляется достоверность различия других популяций:  $X_1 = 0$ ;  $X_2 = 0$  - для естественных сосняков Тургайского прогиба;  $X_1 = 1$ ;  $X_2 = 0$  - для культур сосны, там же и  $X_1 = 0$ ;  $X_2 = 1$  - для естественных сосняков Среднего Урала.

Упомянутые три массива экспериментальных данных были соответственно закодированы блоковыми фиктивными переменными и по объединенному массиву рассчитаны зависимости (1), (2) и (3). Константы при  $X_1$  и  $X_2$  оказались статистически не значимы как на первом, так и на втором уровнях приближения при оценке массы хвой, т.е. как зависимости (1), так и (2а) и (2б), являются общими для естественных сосняков и культур Аман-Карагайского бора и не отличаются от подобных зависимостей для Среднего Урала. Значимость констант при  $X_1$  и  $X_2$  составила соответственно 0,78 и 0,22 - для (1), 1,9 и 1,9 - для (2а) и 1,8 и 1,0 - для (2б), что ниже  $t_{05} = 2,0$ .

По массе скелета кроны общими для естественных сосняков Урала и Тургая и культур Тургая оказались зависимости (1) ( $t = 0,30$  и  $0,09$ ) и (2б) ( $t = 0,3$  и  $0,6$ ). Зависимость (2а) является общей для естественных сосняков и культур Тургая ( $t = 1,6$ ), но специфичной для естественных сосняков Тургая и Урала ( $t = 13,2$ ).

Таким образом, несмотря на повышение детерминированности уравнений для оценки массы хвой в последовательности (1)  $\rightarrow$  (2а)  $\rightarrow$  (2б) соответственно  $0,830 < 0,933 < 0,952$ , остаточная дисперсия остается достаточно высокой, не позволяющей выявить различия охвоенности кроны у сосен трех популяций.

Ситуация с упомянутой инвариантностью оценок массы хвой деревьев меняется, когда в качестве второго приближения используется

сочетание двух независимых переменных -  $D$  и  $Z$  (уравнение 2в), опосредующих прирост площади сечения ствола:  $Z_g = f(D, Z)$ . Уравнение (2в) оказалось общим для естественных сосняков и культур Тургая ( $t = 1,8 < 2,0$ ), но специфичным для естественных сосняков Урала и Тургая ( $t = 8,1 > 2,0$ ): при одних и тех же значениях  $D$  и  $Z$  масса хвои в сосняках Урала существенно выше, чем в сосняках Тургая. Это означает, что на единицу прироста площади сечения ствола в сосняках Урала требуется большая масса хвои, чем в Тургае. Известно, что в жестких условиях произрастания (годовые осадки в степях Тургайского прогиба составляют 250-300 мм) продуктивность хвои ниже, чем в оптимальных, т.е. для отложения единицы прироста ствола требуется большая ассимилирующая масса. Мы получили противоположный результат, который может быть обусловлен относительной близостью источников загрязнений на среднеуральских объектах, хотя признаков деградации хвои и древостоев при визуальном обследовании не было выявлено.

На третьем уровне приближения (совмещенный эффект ксилемного и флоэмного транспорта, уравнение 3) была выдвинута гипотеза, что общая площадь сечения заболони согласно пайп-модели опосредует лишь потенциальную влагообеспеченность хвои, при этом неизвестно, какая доля заболони является проводником, а какая — лишь резервуаром влаги. Фактическая же влагообеспеченность характеризуется интенсивностью отложения ассимилятов: чем она выше при одной и той же массе хвои, тем большая доля заболони выполняет функцию проводника влаги и тем меньшая — функцию ее хранилища. Иными словами, на третьем уровне приближения мы «замкнули» массу хвои как на ксилемный, так и на флоэмный транспорт.

Биологически обусловленная зависимость (3) по существу уточнила закономерность второго уровня приближения (2в): при одинаковых значениях площади сечения (диаметра) заболони и прироста ствола сосна на Урале имеет массу хвои, большую на 18 % по сравнению с сосной Тургайского прогиба и соответственно — меньшую продуктивность «работы» хвои. При одинаковых значениях дендрометрических показателей ствола масса скелета кроны в естественных сосняках на Среднем Урале больше на 57 %, а в культурах сосны Тургая больше на 17 % по сравнению с естественными сосняками Тургайского прогиба, скорее всего, вследствие различий морфоструктуры кроны и в первую очередь — плотности заполнения кронового пространства ветвями.

Путем совмещения теории пайп-модели (Shinozaki et al., 1964) и гипотезы единства формы стволов (Захаров, 1955) выполнена стратификация фитомассы кроны по ее возрастным слоям. Рассчитаны многофакторные модели распределения фитомассы по профилю крон и составлены соответствующие таблицы. Они показывают, что у равновеликих деревьев

общая масса хвои на Урале превышает таковую в бору Аман-Карагай. Если же сопоставить массу крон по возрастным слоям, то соотношение будет обратное: в пределах одного возрастного слоя масса хвои равновеликих деревьев сосны на Урале в 2-4 раза ниже, чем в бору Аман-Карагай. Вследствие того, что возраст кроны на Урале вдвое выше, чем в Аман-Карагае, при общей более высокой охвоенности крон в первом случае масса хвои «растягивается» вдоль по стволу на большее количество лет.

Таким образом, соотношение показателей массы хвои, площади заболони и прироста ствола может служить диагностическим признаком антропогенного воздействия на лесную экосистему.

## 6. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ В ПРЕДЕЛАХ УРАЛО-КАЗАХСТАНСКОГО РЕГИОНА

Исследована структура фитомассы сосняков Урало-Казахстанского региона, подразделенного на три подрегиона со специфичными условиями роста: а) Зауральская холмисто-предгорная провинция в пределах подзоны южной тайги; б) Тургайский прогиб, представленный сосняками островных боров Ара-Карагай и Аман-Карагай (естественные сосняки и культуры) и в) Казахский мелкосопочник.

Для корректного сопоставления фитомассы сосняков по выделенным подрегионам экспериментальные данные фитомассы должны быть совмещены с местными ТХР. Поскольку последние включают в себя возрастную динамику массообразующих показателей и запаса стволов, в качестве искомой зависимой переменной в регрессионных моделях взят переводной коэффициент фитомассы как функция массообразующих показателей.

Принята следующая кодировка подрегионов блоковыми фиктивными переменными:  $X_1=0, X_2=0, X_3=1$  — для естественных сосняков Урала;  $X_1=0, X_2=1, X_3=0$  — для естественных сосняков Казахского мелкосопочника;  $X_1=1, X_2=0, X_3=0$  — для культур сосны Тургайского прогиба и  $X_1=0, X_2=0, X_3=0$  — для естественных сосняков Тургайского прогиба. Рассчитаны модели общего вида  $P_i/M = f(X_1, X_2, X_3, A, N, D_{cp}, H_{100})$  (4), где  $P_i/M$  — переводной коэффициент фитомассы соответственно стволов, скелета кроны и хвои,  $кг/м^3$ ;  $A$  — возраст древостоя, лет;  $N$  — густота, тыс. экз/га;  $D_{cp}$  — средний диаметр древостоя, см;  $H_{100}$  — класс бонитета, выраженный высотой древостоя (м) в 100-летнем возрасте.

Различные уравнения (4) между подрегионами недостоверно по массе стволов (значимость  $X_1, X_2$  и  $X_3$  составила соответственно 0,4; 0,2 и 0,4 < 2,0). Между культурами и естественными сосняками Тургая по массе хвои

и скелета крон достоверных различий нет, но они есть между естественными сосняками трех подрегионов. Эти различия количественно показаны путем стыковки (4) с всеобщей ТХР сосняков V класса бонитета (Загреев и др., 1992), которым соответствуют сухие типы на песчаных отложениях и гранитных интрузиях в Северном Казахстане и болотные – на Урале. В результате установлено, что по сравнению с сосняками Тургая общая надземная фитомасса сосняков Урала выше на 7-11 %, а Казахского мелкосопочника – на 15-22 %. Поскольку по массе стволовой древесины между подрегионами различий нет, названные превышения имеют место за счет большей массы крон в последних двух подрегионах. По массе хвои различие подрегионов более значительно – соответственно на 13-27 и 30-40 %, что связано со спецификой природной и антропогенной экологической ситуации в подрегионах. Путем стыковки уравнений (4) с местными ТХР для каждого из них составлены таблицы биологической продуктивности сосняков.

При лазерном профилировании лесов регистрируется высота древесного яруса и в какой-то степени – густота древостоев. Остаточное варьирование в моделях оценки фитомассы только по высоте не позволяет выявить с их помощью различия подрегионов по фитомассе. Поэтому выведены обобщенные модели двух уровней приближения:  $P_1 = f(H_{cp})$  (5) и  $P_1 = f(H_{cp}, N)$  (6), где  $H_{cp}$  – средняя высота древостоя, м. Каждая из моделей сопоставлена по видовой принадлежности со следующей кодировкой пород:  $X_1=0, X_2=0, X_3=0$  – для сосны;  $X_1=1, X_2=0, X_3=0$  – для ели;  $X_1=0, X_2=1, X_3=0$  – для осины;  $X_1=0, X_2=0, X_3=1$  – для березы.

Расчет уравнений (5) и (6) показал, что по массе стволов нет различий между сосной и елью ( $t=1,5 < t_{0,5}=2$ ), а также между березой и осиной ( $t=0,7 < t_{0,5}=2,0$ ). Поэтому из четырех выборок скомплектовано две - хвойные и лиственные. В этом случае различие между двумя группами пород достоверное ( $t=8,0 > t_{0,5}=2,0$ ). При расчете уравнений для массы скелета кроны и массы листвы (хвои) видовой принадлежность древостоя оказалась значимой для всех пород:  $t$ -критерий для  $a_1, a_2, a_3$  составил от 2,7 до 7,9  $> t_{0,5}=2,0$ .

Установлено, что масса стволов у хвойных выше, чем у лиственных, на 60 % при высоте древостоя 4 м. С увеличением высоты это превышение сокращается, достигая 20 % при высоте древостоя 22 м. По массе ветвей между породами различия небольшие: она составляет 3-4 т/га при высоте 4 м, увеличиваясь до 15-21 т/га при высоте 22 м. Несколько большей массой ветвей обладают ель с осиной по сравнению с сосной и березой. По массе листвы береза и осина не различаются, а у ели по сравнению с сосной имеет место двойное превышение этого показателя, что вполне согласуется с различием этих двух пород по степени светолюбия. В свою

очередь сосна имеет вдвое большую массу ассимиляционного аппарата по сравнению с мелколиственными.

Модель (5) по отношению к (6) дает существенные систематические ошибки оценок фитомассы. Например, у сосны при высоте древостоя 12 м и густоте 40 тыс. деревьев на 1 га занижается масса стволов на 120 %, ветвей – на 30 % и хвои – на 17 %. При той же высоте, но значительно меньшей густоте (500 деревьев на 1 га), напротив, имеет место завышение фитомассы - стволов на 120 %, ветвей – на 40 % и хвои – на 20 %.

Выявление предельных показателей фитомассы древостоев было предварено поисковым исследованием методического характера на примере биогрупп как микромоделей древостоев разной густоты и однородной горизонтальной структуры (В. Усольцев, А. Усольцев, 1996). Данные о запасах стволов в березняках порослевого и семенного происхождения (соответственно 360 и 280 биогрупп) в разнотравном типе леса островных боров Тургая в возрасте от 5 до 50 лет были представлены В. А. Усольцевым. В основу методического подхода было положено совмещение правила 3/2 и уравнения обратной дробы (West, 1985) и выделение последовательной цепочки рекурсивных уравнений (Borders, 1989) для предельных значений массообразующих показателей, совмещенной затем с итоговым уравнением предельных запасов стволов в зависимости от возраста и густоты биогрупп.

Поскольку при моделировании предельных показателей фитомассы сосняков мы имеем дело с экстремальными значениями ряда распределения признака, имеющихся в нашем распоряжении данных о фитомассе 99 пробных площадей недостаточно для выявления внутрирегиональных различий между моделями. Рассчитана цепочка обобщенных рекурсивных уравнений:

$$D_{cp,max} = f(A, N) \rightarrow H_{cp,max} = f(A, N, D) \rightarrow$$

$$\rightarrow M = f(A, N, D_{cp}, H_{cp}) \rightarrow P/M = f(A, N, D_{cp}, H_{cp})$$

и для сосновых древостоев Урало-Казахстанского региона получены густотные кривые фитомассы по классам возраста. Правые ветви густотных кривых, пересекаясь, образуют огибающую кривую, которая является предельной по условию самоизреживания.

Сопоставление огибающих для показателей фитомассы сосны и березы в пределах Урало-Казахстанского региона показало, что названные две породы существенно различаются как по форме кривых, так и по величине предельных показателей при заданной густоте: при  $N < 1000$  деревьев на 1 га надземная фитомасса больше у березы, а при  $N > 1000$  деревьев на 1 га – наоборот. Однако их максимальные значения одинаковы – около 200 т/га, но приходится на разные густоты.

### Общие выводы

1. Уравнение парной связи для оценки массы ветви I порядка по ее диаметру объясняет 84-89 % общей ее изменчивости. Учет в модели дополнительных факторов-переменных – длины ветви и диаметра ствола дерева – повышает долю объясненной изменчивости незначительно, и коэффициенты детерминации при этом составляют 85-91 %. Однако их недоучет при экстраполяции уравнений за пределы средних значений переменных вызывает систематические смещения оценок до 30 % и более.

2. Установлена инвариантность зависимости массы хвои от диаметра ствола у основания кроны и от суммы площадей сечений ветвей I порядка (пайп-модель) не только для сосны одного региона, но и для сосны трех различных происхождений.

3. Выведена продвинутая пайп-модель, учитывающая совмещенный эффект не только ксилемного (площадь заболони), но и флоэмного (годовой прирост) транспорта, специфичная для сосняков Тургайского прогиба и Среднего Урала. Соотношение показателей массы хвои, площади заболони и прироста ствола может служить диагностическим признаком антропогенного воздействия на лесную экосистему.

4. Стратификация кроны по возрастным слоям показала, что на Урале общая масса хвои дерева в целом ниже, чем в Тургае, а масса хвои в пределах одного возрастного слоя, наоборот, выше вследствие меньшего возраста крон деревьев. Применение изложенного подхода позволило выявить не только внутри- и межрегиональные различия охвоенности крон сосны, обусловленные природными и антропогенными факторами, но также – особенности распределения фитомассы по возрастным слоям кроны, определяемые в значительной степени общим возрастом последней.

5. Предложенные таблицы биологической продуктивности сосняков Урала и двух подрегионов Северного Казахстана дают количественную характеристику возрастной динамики фитомассы и содержащегося в ней углерода, что необходимо при оценке биопродукционного потенциала лесопокрываемых площадей и при расчетах депонируемого органического углерода на этих площадях.

6. При условии равенства основных массообразующих показателей общая надземная фитомасса сосняков Среднего Урала выше, чем в сосняках Тургайского прогиба, на 7-11%, а Казахского мелкосопочника – на 15-22 %. Поскольку по массе стволовой древесины между подрегионами различий нет, названные превышения имеют место за счет большей массы крон на Урале и в Казахском мелкосопочнике. По массе хвои различие между подрегионами более значительное – соответственно на 13-27 и 30-40%.

7. Использование концепции закона Эйхгорна позволило выйти на новый уровень анализа экспериментальных данных фитомассы по средней

высоте древостоев и оценку их запасов при лазерном зондировании лесопокрываемых площадей. Применение разработанной методологии оценки фитомассы по средней высоте древостоев в технологии бортовой лазерной съемки дает возможность оценить степень и видовые особенности использования ресурсного потенциала лесопокрываемых площадей и приходную часть их углеродного баланса.

8. Совмещение двух концепций – самоизреживания (правило 3/2 как одно из фундаментальных положений теоретической биологии) и регрессионно-рекурсивного принципа моделирования – позволило выявить предельные показатели фитомассы древостоев для данных густот. Показано, что в каждом возрасте имеют место максимальные значения надземной фитомассы, а их возрастная динамика описывается некоторой оптимальной траекторией. Предельная же траектория при тех же густотах соответствует возрасту, обычно большему на 3-5 классов.

9. Сопоставление предельных густотных траекторий надземной фитомассы сосняков и березняков Урало-Казахстанского региона показало, что максимумы траекторий двух пород существенно сдвинуты по оси густот: если у березы они имеют место при густоте 300 деревьев на 1 га, то у сосны – при 3000 деревьев на 1 га, т.е. на порядок больше. Однако их максимальные значения одинаковы – около 200 т/га.

### По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Региональные особенности продуктивности хвои сосны обыкновенной // Актуальные проблемы биологии. Сыктывкар, 1996. С. 129.

2. Модель внутрикрупного распределения фитомассы в сосняках Тургайского прогиба // Актуальные проблемы лесоведения. Екатеринбург, 1996. С. 54-56.

3. Модели для оценки фитомассы при дистанционном зондировании лесов // Там же. С. 57-59.

4. Региональные особенности депонирования углерода в надземной фитомассе сосновых насаждений // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург, 1996. С. 261-263.

5. Оценка массы крон сосны на основе продвинутой пайп-модели: региональные закономерности // Там же. С. 264-265 (в соавторстве).

6. Оценка продуктивности хвои сосны обыкновенной на основе продвинутой пайп-модели // Стратегические направления экологических исследований на Урале и экологическая политика. Екатеринбург, 1996. С. 47 (в соавторстве).