

УДК 630*182+630*53/56(470.316)

В. А. Усольцев*(Уральская государственная лесотехническая академия),***И. С. Крепкий***(Казахский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации),***Дж. К. Вэнклей***(Королевский университет ветеринарии и сельского хозяйства, Дания)*

РОСТ И СТРУКТУРА ФИТОМАССЫ СОСНЫ ЕСТЕСТВЕННОГО И ИСКУССТВЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ*

В условиях сухой степи в культурах и естественных сосняках в возрастном диапазоне 5-110 лет выполнен сравнительный анализ динамики фитомассы. В возрасте 10-20 лет установлена диспропорция между резким нарастанием массы хвои и менее интенсивным монотонным нарастанием массы корней, которая устраняется после крутого снижения массы хвои на единице площади. Естественные сосняки в результате действия механизма саморегуляции благополучно минуют критический период и вновь увеличивают массу хвои, а в культурах происходит необратимый процесс — преждевременное старение и распад древостоя после 50 лет.

В настоящее время мировое сообщество реализует программы по консервации и изъятию углерода в биосфере с целью снижения содержания углекислого газа в атмосфере и предупреждения глобального потепления климата вследствие парникового эффекта. Основная роль в этих программах отводится лесному покрову, в связи с чем ставятся задачи интенсификации процессов связывания углерода путем расширения площадей под лесными культурами и посредством других лесоводственных приемов, а также решаются задачи создания банков данных по фитомассе лесов.

Для контроля углеродного баланса в наземной биосфере необходимы сведения о динамике фитомассы лесов. Этой проблеме посвящена наша работа, выполненная в островных сосновых борах Казахстана (52—53°С. ш.). Сосновые леса в зоне сухих степей Казахстана представляют интразональное явление. Покрытые лесом площади представлены дерново-боровыми почвами, а прилегающие безлесные пространства — темно-каштановыми.

*Доклад, сделанный на конференции ИЮФРО «Оценка роста и продуктивности древостоев по данным непрерывной инвентаризации насаждений» 14—17 июня 1993 г. в Копенгагене, Дания.

При годовых осадках 250-260 мм испаряемость достигает 500-600 мм. Поэтому производительность лесных местообитаний, а также устойчивость сосняков к периодическим засухам определяются не столько типом почв, сколько совместным действием двух основных факторов: уровнем грунтовых вод и мощностью песчаных отложений. При этом выделено четыре группы лесопригодности (Прохоров и др., 1985 а, б; 1986, 1987), а в окончательном варианте — пять групп (Прохоров и др.; 1988). Из них первые три характеризуются уровнем грунтовых вод от 2 до 6 м и мощностью песчаных отложений в том же диапазоне глубин, но сочетание глубин по тому и другому фактору в каждой группе различное. Вероятность успешного роста до 35-45 лет — 80-100%. В последних двух группах лесопригодности с менее благоприятным для роста соотношением двух определяющих факторов вероятность гибели культур в возрасте 7-25 лет составляет 90%

Островной бор Аман-Карагай занимает площадь 80 тыс. га в пределах Тургайского прогиба, представляющего область относительного погружения между Уралом и Казахским мелкосопочником. Основной объем лесокультурных работ выполнен, начиная с 1953 г. С тех пор здесь посажено более 24 тыс. га лесных культур, в основном сосны, на безлесных площадях с темно-каштановыми почвами. Расстояние посадки между рядами 1,5-2,5 м, в ряду — через 0,5-0,7 м. Лишь на четверти площадей культуры сохранились, из них жизнеспособные составляют около 2%. а остальные находятся на различных стадиях деградации. Обычно культуры расстраиваются и гибнут в возрасте 17-25 лет, особенно интенсивно при совпадении момента смыкания крон с засушливым климатическим циклом. Сохранились лишь единичные деградирующие культуры старше 50 лет.

Лесоразведение в сухих степях, демонстрируя очевидный экологический эффект, связано со значительным риском в обеспечении жизнеспособности лесных культур. В этих условиях рекомендуется введение короткоротационных культур (плантаций) с целевой ориентацией на получение мелкотоварных сортиментов, технологической щепы и витаминизированных кормов (Прохоров и др., 1985 б, 1986) с оборотом рубки от 7-8 до 22-24 лет, в зависимости от почвенно-гидрологических условий. Суммарная продукция в этом случае сопоставима с продукцией при 100-летней ротации в лесной зоне.

Опасение опустынивания аридных территорий в результате их искусственного облесения (Бирюкова, Бирюков, 1984) навряд ли обоснованно. Если даже считать доказанным наличие больших запасов хвои в культурах в сравнении с естественными сосняками в возрасте до 10 лет, доля площадей, занятых столь молодыми плантациями, в общей площади территории незначительная.

В отличие от лесных культур, в естественных сосняках на дерново-боровых почвах очевидных признаков деградации нет. В предлагаемой работе дается сравнительный анализ биологической продуктивности и экологической устойчивости естественных сосняков и культур в степной зоне.

Объекты и методика

Исследования проведены в бору Аман-Карагай (Семиозерный район Кустанайской области, рис. 1) на 7 пробных площадях в естественных сосняках на дерново-боровых почвах (возраст 13-110 лет, II—III классы бонитета) и на 10 пробных площадях в культурах на темно-каштановых почвах (возраст 5-50 лет, II—III классы бонитета) в местообитаниях вышеназванных первых трех групп лесопригодности. Размер пробных площадей 65-630 м² (в среднем 215) в культурах и 25-1230 м² (в среднем 236) — в естественных сосняках. Срублено и обработано 68 модельных деревьев в естественных сосняках и 96 — в культурах по ступеням толщины, 9—10 деревьев на пробной площади (Усольцев и др., 1985). Отдельное взвешивание кроны и затем обесхвоенных ветвей выполнено по ранее опубликованной методике (Усольцев, 1985; Usoltsev, 1989, 1990). Масса ствола определена путем умножения объема древесины и коры по 10 равным секциям на базисную плотность, определенную по выпилам. Регрессионным методом рассчитаны показатели надземной фитомассы по фракциям на 1 га.

Вследствие трудоемкости оценки массы корней, ее показатели на 1 га рассчитаны методом среднего дерева. Общая масса корней дерева с довольно высокой точностью — 4-5% (Усольцев, 1985) — может быть определена неdestructивным электрометрическим методом (Якушев, 1972). Однако вследствие сростания корневых систем метод может давать завышенные оценки при высоких полнотах. Поэтому в нашем исследовании корневые системы раскапывались вручную послойно и отмывались на ситах с диаметром отверстий 3 мм. Всего раскопаны 22 корневые системы на 11 пробных площадях (возраст 8-40 лет, Ia-IV классы бонитета). Это были главным образом средние деревья, реже — их небольшие био группы. Все надземные фракции посредством пробных навесок приведены к абсолютно сухому состоянию.

Масса корней хорошо аппроксимируется аллометрической зависимостью от диаметра на высоте груди (рис. 2). С целью выявить влияние на массу корней других таксационных показателей, а также происхождения древостоя и типа почв, рассчитаны уравнения

$$P_i = \exp(a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln D + a_3 \ln H + a_4 z + a_5 s), \quad (1)$$

где P_i — масса корней общая или масса тонкой фракции (<1 мм) дерева в абсолютно сухом состоянии, кг; A — возраст, лет; D — диаметр на высоте груди, см; H — высота дерева, м; Z — происхождение сосны (для культуры $z=10$, для естественных сосняков $z=20$); s — тип почв (для темно-каштановых $s=10$, для дерново-боровых $s=20$). Константы при последних двух факторах оказались незначимыми: для фактора z фактическое значение $t=0,57$ (общая масса) и $t=0,95$ (тонкие корни) и для s — значение $t=0,06$ (общая масса) и $t=0,28$ (тонкие корни), что в обоих случаях меньше $t_{0,5}$.

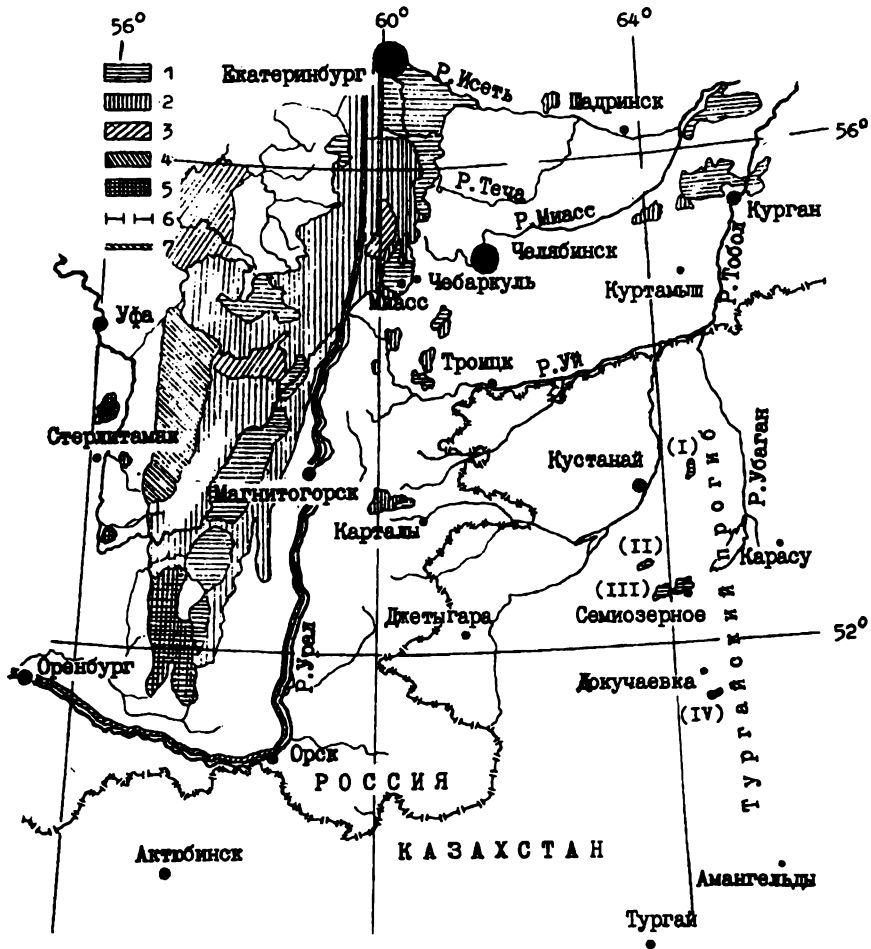


Рис. 1. Расположение реликтовых островных боров в Северном Казахстане: (I) — Ара-Карагай, (II) — Казанбасы, III — Аман-Карагай, IV — Наурзум-Карагай (южная граница ареала сосны):

1 — сосна, 2 — береза, 3 — ель и пихта, 4 — клен, 5 — дуб, 6 — граница между Россией и Казахстаном, 7 — граница между Европой и Азией

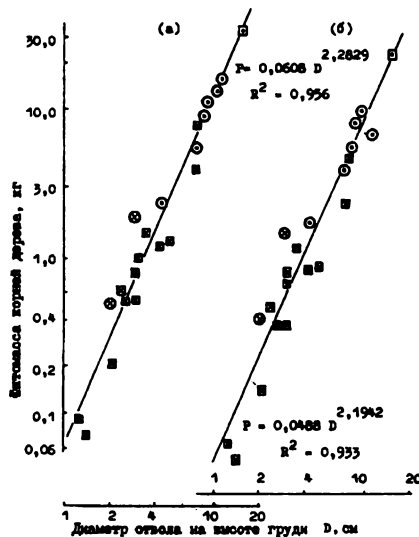


Рис. 2. Зависимость общей массы корней с пнями в абсолютно сухом состоянии (а) и тонкой (<1 мм) их фракции (б) от диаметра дерева на высоте груди в сосняках различного происхождения на разных почвах. Культуры обозначены кружками, естественные сосняки — квадратами. Темно-каштановые почвы обозначены точками, дерново-боровые — крестиками

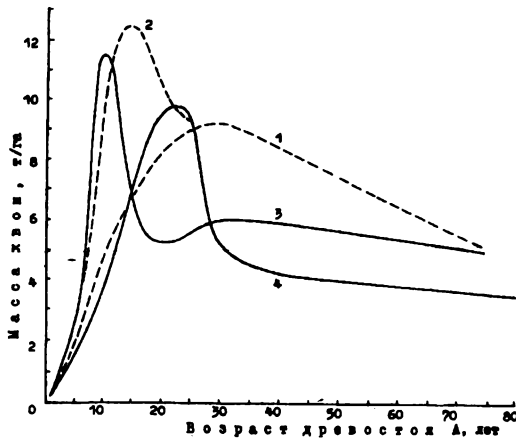


Рис. 3. Изменение массы хвои в абсолютно сухом состоянии в древостоях сосны обыкновенной различных климатических зон в связи с возрастом:

1 — по А. А. Молчанову (1952), 2 — по Е. А. Макаренко (1978), 3 — по Н. А. Воронкову (1970), 4 — по А. Альбректсону (Albrektson, 1980).

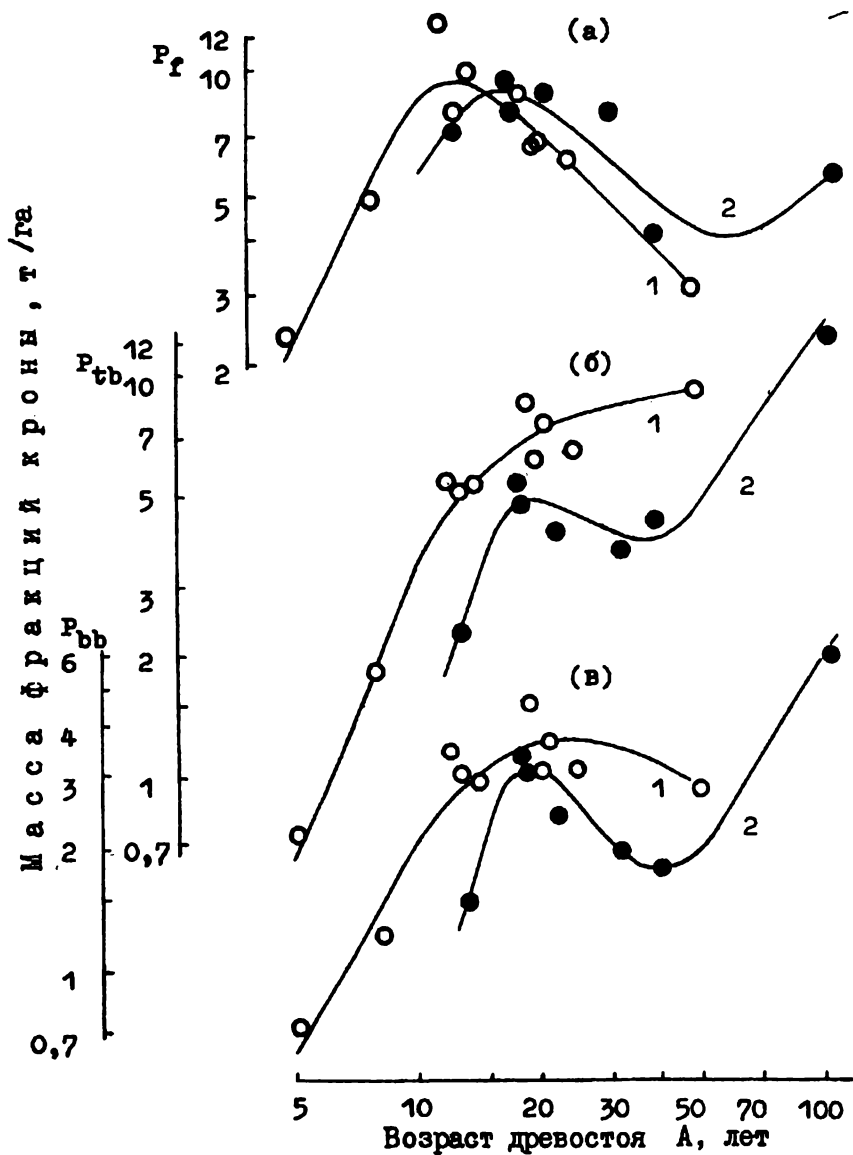


Рис. 4. Изменение массы хвои P_f (а), ветвей $P_{\text{бв}}$ (б) и коры ветвей $P_{\text{бб}}$ (в) с возрастом в культурах (1) и естественных сосняках (2) Аман-Карагайского бора в абсолютно сухом состоянии

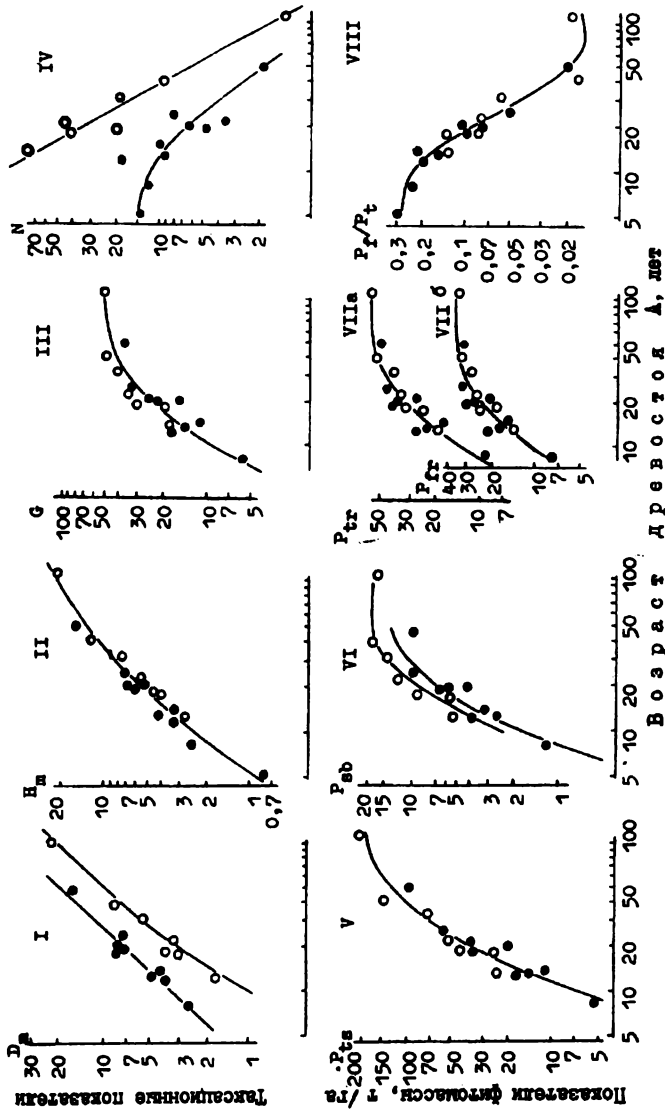


Рис. 5. Изменение таксационных и фитометрических показателей сосны Аман-Карагайского бора в связи с возрастом:
 I — средний диаметр на высоте груди D_m , см; II — средняя высота H_m , м; III — сумма площадей сечений G , м²/га; IV — число стволов N , тыс. экз./га; фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га: V — стволы P_{st} , VI — кора стволов P_{ab} , VIIa — все корни с пнями, P_{tr} , VIIb — тонкие корни $P_{tr'}$, VIII — отношение массы хвои к общей массе (надземной кюс подземной) P_r/P_t . Культуры обозначены темными кружками, естественные со-
 сняки — светлыми.

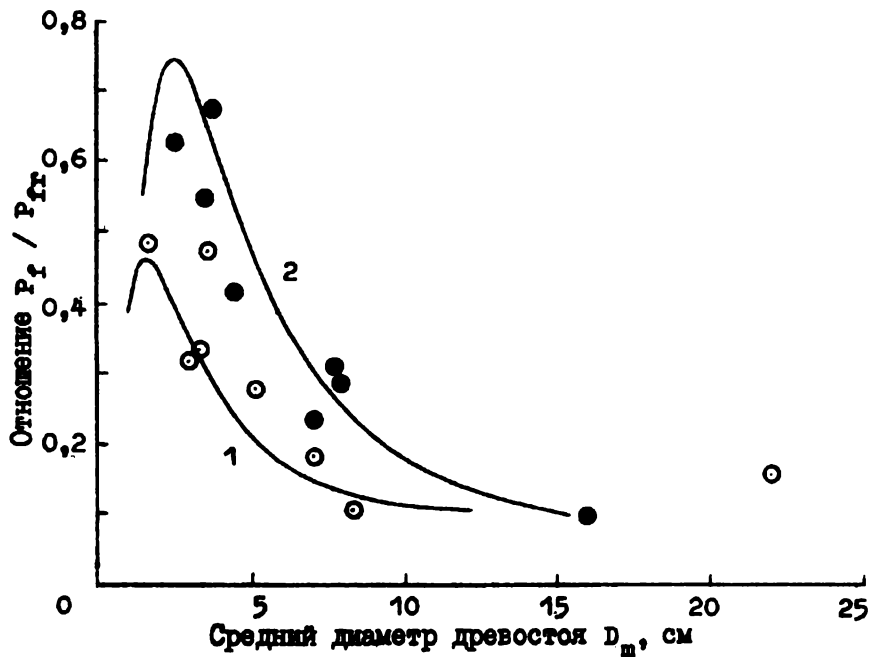


Рис. 6. Зависимость отношения массы хвои к массе тонких корней P_f / P_{fr} от среднего диаметра $D_{ш}$ в естественных сосняках (1) и культурах (2). Высокое значение отношения P_f / P_{fr} может помочь в объяснении гибели культур в случае одновременного наступления засухи и сомкнутости полога

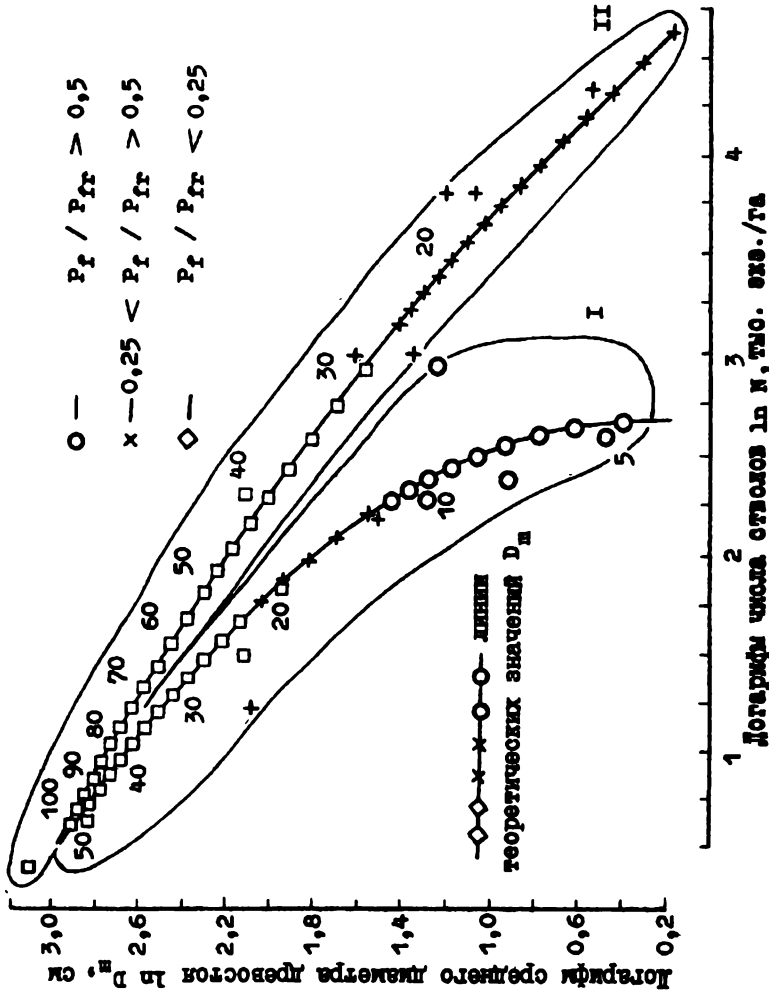


Рис. 7. Отношение P_f/P_{fr} и густота древостоя. Отношение снижается до 0,5 к возрасту 14 лет в культурах и до 0,25 к возрасту 23 года в культурах (I) и 26 лет — в естественных сосняках (II). Символы означают величину отношения P_f/P_{fr} . Линии представляют теоретические значения по уравнениям (4) и (7)

Окончательные уравнения:
— для общей массы корней

$$P_{\text{т}} = 0,228A^{-0,3622}D^{2,7226}H^{-0,4772}, R^2 = 0,982, \quad (2)$$

— для тонкой фракции

$$P_{\text{т}} = 0,227A^{-0,4052}D^{2,8565}H^{-0,6942}, R^2 = 0,980. \quad (3)$$

Влияние факторов достоверно на уровне $t_{0,5}$. Стандартная ошибка уравнений (2) и (3) $\pm 20\%$.

Вследствие трудности подбора в древостое среднего дерева, в точности соответствующего расчетному (теоретическому), и потому, что корневые системы раскопаны не только на вышеупомянутых пробных площадях, значения массы корней теоретического среднего дерева на пробной площади получены путем табулирования (2) и (3) по значениям A , D и H названного среднего дерева. Умножением полученных показателей на число стволов на 1 га рассчитана общая масса корней и их тонкой фракции для каждой пробной площади. Расчетные показатели массы всех учетных фракций на 1 га древостоев использованы далее для установления закономерностей их изменения с возрастом.

Результаты и обсуждение

Для лесной зоны страны (Московской, Брянской, Вологодской областей) общеизвестна закономерность возрастной динамики массы хвой сосны, описываемая колоколообразной кривой с максимумом в возрасте 30 лет (рис. 3, кривая 1; Молчанов, 1952). В сухих местообитаниях Казахского мелкосопочника (Кокчетавская и Целиноградская области) масса хвой в культурах кульминирует раньше — в 12-14 лет (рис. 3, кривая 2; Макаренко, 1978), а в условиях бора Аман-Карагай в этом же возрасте в культурах и в 15-20 лет — в естественных сосняках (рис. 4). Максимум хвой в культурах сосны обыкновенной в условиях Центральной Швеции (между 60 и 62°С. ш.) приходится на возраст 20-25 лет (Albrektson 1980), более поздний в сравнении с Северным Казахстаном (между 52 и 54°С. ш.), но более ранний в сравнении с лесной зоной страны (рис. 3).

Н. А. Воронков (1970), резюмируя результаты своих исследований в культурах сосны на Арчединско-Донских песках (Волгоградская область) и в островном бору Аман-Карагай в совокупности с результатами других исследователей по Бузулукскому бору (Оренбургская область), Нижнеднепровским пескам (Херсонская область) и на песках Воронежской области, установил кульминацию массы хвой в 10 лет, затем резкое снижение ее к 20 годам, после чего на участках исключительно атмосферного увлажнения происходит некоторое увеличение массы хвой и последующая стабилизация (рис. 3, кривая 3). Подобные результаты получены В. В. Галиц-

ким и А. А. Крыловым (1984) в экспериментах с имитационной моделью одновидового одновозрастного растительного сообщества. Динамика биомассы (т. е. метаболизирующей части общей фитомассы, по терминологии авторов) на единице площади имеет четко выраженный седлообразный характер: после первой кульминации следует спад и затем — повторное нарастание.

Таким образом, при смыкании полога наступает период, критический в отношении экологической устойчивости культур. Наступление этого периода Н. А. Воронков (1970) объясняет неблагоприятным соотношением надземной и подземной фитомассы. В момент смыкания культур периодические засухи вызывают отмирание до 99% тонких корней в верхнем метровом слое почвы (Воронков, Невзоров, 1981) при максимально развитом ассимиляционном аппарате. В итоге наступает углеводное голодание сосны как результат несоответствия между синтезом органики и ее расходом на усиленное дыхание (Миронов, 1977). Образовавшаяся диспропорция компенсируется путем отмирания верхней части кроны, куда в первую очередь прекращается приток влаги, после чего древостой преждевременно стареет и деградирует (Березюк, 1959; Зюзь, Лобачева, 1979).

Это положение подтверждается нашими данными по Аман-Карагаю (рис. 4 и 5). Масса корней в культурах и естественных сосняках нарастает с возрастом монотонно, тогда как масса хвои достигает максимума, когда соотношение хвои и корней становится критическим независимо от происхождения сосняков. Однако культуры и естественные сосняки выходят из критического периода по-разному. Причина этого в том, что условия роста тех и других, опосредованные соответствующей морфоструктурой, различные: густота культур примерно в 50 раз ниже густоты естественных сосняков в 5-летнем возрасте и в 10 раз — в возрасте 10 лет (рис. 5, IV). Вследствие высокой густоты естественных сосняков масса хвои у деревьев снижается, а смыкание полога наступает в возрасте 3-4 года. Высокая масса хвои в культурах поддерживается в течение нескольких лет (Рис. 6) вследствие низкой густоты и позднего смыкания полога. Низкая густота культур, а также обработка почвы, прополка, наличие обогащенного гумусом и элементами питания верхнего горизонта темно-каштановых почв обеспечивают более благоприятные условия для развития поверхностной корневой системы, которая более чутко реагирует на дефицит влаги, чем глубинная корневая система естественных сосняков на дерново-боровых почвах. Высокая масса хвои и поверхностная корневая система вызывают отмирание верхней части кроны (Березюк, 1959). Это отмирание сопровождается резким снижением массы хвои при некотором увеличении общей массы ветвей (см. рис. 4). Нарастающая диспропорция между ассимилирующей и неассимилирующей частями надземной фитомассы заканчивается гибелью древостоя.

Баланс между массой хвои и корней в естественных древостоях поддерживается посредством саморегуляции. В лесоводстве хорошо известно замедление процесса изреживания древостоев в связи с ухудшением

климатических и экологических условий (Морозов, 1949). Высокая густота естественных древостоев является характерной реакцией на экстремальные природные условия. Так, на северной границе лесного ареала в зоне вечной мерзлоты (север Якутии, Верхоянский район) нередко встречаются большие площади послепожарных лиственничников, в которых при возрасте 10-15 лет насчитывается от 0,2 до 1,5 млн. деревьев на 1 га. Эти крайне перегущенные молодняки отличаются вместе с тем высокой экологической устойчивостью к экстремальным условиям роста (Поздняков, 1980).

То же самое наблюдается в 20-летних естественных сосняках на дерново-боровых песчаных почвах Аман-Карагая, где встречается густота до 0,3 млн. деревьев на 1 га (Усольцев, 1985), что в 10 раз превышает табличную густоту для нормальных древостоев данного региона и в 50-100 раз — густоту культур того же возраста. В таких биогруппах, формирующихся в условиях интенсивного естественного отбора, деревья сильно дифференцированы по росту и выработали «иммунитет» против отрицательного воздействия факторов повышенной густоты и неблагоприятных климатических условий (Сукачев, 1953; Плотников, 1979). Вследствие этого в данных условиях отсутствуют энтомовредители, в частности подкорный клоп, в то время как в прилегающих редких биогруппах естественных сосновых молодняков и в культурах численность подкорного клопа достигает 100-340 особей на круговую 10-сантиметровую палетку в зоне ствола, оптимальной для заселения.

Сказанное подтверждается также всем накопленным к настоящему времени богатым опытом степного лесоразведения, который свидетельствует о повышенной устойчивости густых лесопосадок, сопровождающейся некоторым снижением их продуктивности в сравнении с редкими (Рубцов, и др. 1976). По-видимому, следует согласиться с мнением В. В. Плотникова (1979, с. 160), что «...высокая биологическая продуктивность никогда не была основополагающей функцией растительного покрова, она всегда оставалась подчиненной и второстепенной по отношению к функции непрерывного самовоспроизводства видового состава и плотности популяций растений». Это согласуется с принципом агрегации особей Олли (Allee, 1931; Одум, 1975): при неблагоприятных условиях в загущенных биогруппах наблюдается меньший отпад, чем при одиночном стоянии деревьев, поскольку биогруппы характеризуются меньшим отношением поверхности контакта со средой к общей фитомассе.

В бору Аман-Карагай естественные сосняки продолжают наращивать общую массу хвои в течение 10-15 лет после смыкания крон и при наступлении критического периода компенсируют диспропорцию между массой хвои и корней не путем отмирания вершин деревьев, а путем поддержания экстремально высокой густоты древостоя. При монотонном нарастании общего запаса (см. рис. 5, V) происходит ускоренное отмирание ветвей в нижней части кроны при сравнительно замедленном отпаде наиболее тонких деревьев. Этот процесс сопровождается интенсивным отмиранием хвои в ядре кроны и сохранением ее только в тонком повер-

хностном слое мантии кроны, что после кульминации обуславливает снижение массы хвои на 1 га. Естественный древостой не может долго находиться в таком предельном состоянии, срабатывает механизм саморегуляции в направлении естественного изреживания, а по мере достаточного осветления полога опять происходит интенсивное развитие массы хвои и ветвей, в отличие от культур, синхронное (см. рис. 4). Выходу из кризисного состояния способствует также наличие до 5 тыс. сросшихся корневых систем на 1 га загущенных сосновых молодняков (Макаренко, 1984).

С целью дать конкретное выражение представленных на рис. 4 и 5 закономерностей, нами применено их аналитическое описание посредством логарифмического полинома n-го порядка, возможности которого при описании некоторых динамических процессов обсуждались ранее (Усольцев, 1988). Для тех таксационных и фитометрических показателей, которые изменяются в культурах и естественных сосняках синхронно (см. рис. 5), применен логарифмический полином второго (или первого) порядка

$$Y = \exp(a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln^2 A + a_3 z). \quad (4)$$

Расчет уравнений (4) показал (см. рис. 5), что влияние происхождения древостоя на возрастную динамику суммы площадей сечений, средней высоты, а также общей массы стволов, общей массы корней и массы тонких корней статистически не достоверно: для константы a_3 фактические значения t соответственно равны 1,69; 0,75; 0,54; 0,72; 0,80, что меньше табличного значения $t_{0,05}$. Влияние происхождения статистически доказано только в отношении возрастной динамики массы корней стволов ($t = 2,34 > t_{0,05}$): поскольку доля коры обратно пропорциональна диаметру ствола (Усольцев, 1985), то в естественных сосняках при меньшем среднем диаметре стволов доля коры существенно выше.

Для остальных показателей названная монотонность или синхронность не обеспечивается (см. рис. 4), поэтому использована более сложная структура модели

$$Y = \exp(a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln^2 A + a_3 \ln^3 A + a_4 \ln^4 A + a_5 z + a_6 z \ln A). \quad (5)$$

Расчет уравнений (5) для густоты древостоев, а также массы ветвей в целом, коры ветвей и хвои показал, что фактические значения t для констант a_3 равны соответственно 6,08; 3,37; 2,40; 0,91 и для констант a_6 — соответственно 5,41; 0,09; 2,17; 0,94. Иными словами, влияние происхождения древостоев на результирующий признак не доказано только для массы хвои. Поэтому выведено уравнение связи ее с возрастом, общее для культур и естественных сосняков, действительное в диапазоне возрастов от 13 до 50 лет:

$$Y = \exp(-2,8965 + 3,0990 \ln^2 A - 1,2624 \ln^3 A + 0,1377 \ln^4 A); \quad (6)$$

$R^2 = 0,766$; стандартная ошибка (SE) = 9,1%.

Однако, если исходить из биологической стороны явления, то уравнение (6) действительно в гораздо более узком возрастном диапазоне — примерно от 15 до 20 лет: до наступления этого критического возраста масса хвои в культурах должна быть несколько выше, чем в естественных сосняках вследствие лучших ценологических условий роста, а после — должна быть несколько меньше вследствие начавшейся деградации культур. Это подтверждается визуально на рис. 4, а. По причине отсутствия синхронности в возрастной динамике показателей густоты и фитомассы крон, в том числе хвои, структура модели (5) видоизменена с целью раздельной возрастной аппроксимации названных четырех показателей в культурах и естественных сосняках:

$$Y = \exp(a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln^2 A + a_3 \ln^3 A + a_4 \ln^4 A). \quad (7)$$

В табл. 1 и 2 приведены константы уравнений (4) и (7), значимые на уровне t_{05} . Уравнения (4) и (7) табулированы в возрастных диапазонах от 10 до 50 лет в культурах и от 10 до 70 лет в естественных сосняках (табл. 3). При этом значения среднего диаметра (D_m , см) в древостоях разного возраста получены расчетным путем посредством функциональной зависимости

$$D_m = \sqrt{\frac{12,732G}{N}} \quad (8)$$

Доля тонких корней в общей их массе вследствие дефицита влаги в почве довольно высока: от 80% в молодняках до 60% в спелых древостоях. Запасы как надземной, так и общей фитомассы культур и естественных сосняков в возрастном диапазоне от 20 до 50 лет фактически равны. Это подтверждает данные Р. Г Синельщикова (1992): если в лесных культурах масса ствола может составлять лишь 70% от массы ствола того же диаметра и высоты в сомкнутых естественных древостоях, то масса ветвей может составлять в первом случае 50%, а во втором — лишь 10% от массы ствола. Однако с учетом корневых систем совокупные фитомассы деревьев в тех и других условиях практически одинаковые, что позволило Р. Г Синельщикову (1978) выдвинуть принцип постоянства фитомассы равновеликих деревьев.

З. П. Бирюкова и В. Н. Бирюков (1984) установили, что отношение поверхности (или массы) хвои и общей фитомассы дерева в культурах значительно выше, чем в естественных сосняках, и интерпретировали это как один из факторов, обуславливающих преждевременную гибель культур. Чтобы проверить правомерность подобной трактовки причин гибели культур, мы выполнили сравнительный анализ возрастной динамики названного критерия в культурах и естественных сосняках путем расчета уравнения

$$P/P_i = \exp(a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln^2 A + a_3 \ln^3 A + a_4 z), \quad (9)$$

Таблица 1

Характеристика уравнений (4)

Y	Значения констант				R ²	SE, %
	a ₀	a ₁	a ₂	a ₃		
H _m *	-3,0741	2,1213	-0,1710	—	0,940	19
G	-3,6066	3,4804	-0,4015	—	0,779	9
P _{ts}	-7,3341	5,3893	-0,5776	—	0,926	19
P _{sb}	-8,7556	5,4760	-0,6799	0,0318	0,919	27
P _{tr}	-2,7409	3,2451	-0,3885	—	0,913	5
P _{fr}	2,6284	3,0956	-0,3844	—	0,891	6

*Обозначения см. на рис. 4 и 5.

Таблица 2

Характеристика уравнений (7)

Y	Значения констант					R ²	SE, %
	a ₀	a ₁	a ₂	a ₃	a ₄		
Культуры							
N*	1,8607	1,0773	-0,3602	—	—	0,717	34
P _l	-12,3072	13,9797	-4,2999	0,4094	—	0,865	17
P _{tb}	-10,2574	9,5327	-2,4695	0,2158	—	0,956	16
P _{bb}	-6,5790	5,4801	-1,1194	0,0537	—	0,901	16
Естественные сосняки							
N	9,0066	-1,8257	—	—	—	0,922	45
P _l	-43,114	46,129	-16,688	2,499	-0,1287	0,766	19
P _{tb}	-219,869	249,571	-103,962	18,939	-1,2713	0,904	14
P _{bb}	-260,501	293,617	-121,509	21,942	-1,4586	0,918	13

* Обозначения см. на рис. 4 и 5.

Таблица 3

Изменение таксационных и фитометрических показателей искусственных и естественных сосняков с возрастом

У	Культуры						Естественные сосняки						
	возраст древостоя, лет												
	10	20	30	40	50	10	20	30	40	50	70		
D _m	3,3	7,0	10,8	14,8	18,4	1,0	3,0	5,3	7,5	9,7	13,6		
H _m	2,5	5,7	8,7	11,3	13,6	2,5	5,7	8,7	11,3	13,6	17,3		
G	9,8	24,9	36,1	43,3	47,7	9,8	24,9	36,1	43,3	47,7	51,0		
N	11,4	6,4	3,9	2,5	1,8	121,8	34,4	16,4	9,7	6,5	3,5		
P ₁₅	7,5	37,6	74,7	108,5	135,5	7,5	37,6	74,7	108,5	135,5	170,2		
P ₂₅	1,8	6,5	10,2	12,3	13,2	2,4	8,9	14,0	16,9	18,1	17,7		
P ₃₅	3,4	6,9	8,1	8,4	8,7	0,4	4,8	3,9	3,8	4,6	7,9		
P ₄₅	2,1	3,4	3,4	3,0	2,6	0,2	2,9	1,9	1,7	1,9	3,2		
P ₅	8,0	7,3	5,0	3,7	3,0	4,5	8,4	6,2	4,8	4,2	3,9		
P ₆₅ *	18,9	51,8	87,8	120,6	147,2	12,4	50,8	84,8	117,1	144,3	182,0		
P ₇	14,5	32,9	44,8	51,6	55,0	14,5	32,9	44,8	51,6	55,0	56,5		
P _{7r}	11,7	24,4	31,6	35,2	36,5	11,7	24,4	31,6	35,2	36,5	36,1		
Итого	33,4	84,7	132,6	172,2	202,2	26,9	83,7	129,6	168,7	199,3	238,5		

* P₆₅ — надземная фитомасса, т/га.

где P_i и P_t — соответственно масса хвои и общая (надземная плюс корни) в абсолютно сухом состоянии, т/га. При этом установлено, что константа a_4 (происхождение древостоев) статистически не значима ($t = 0,03 < t_{0,05}$). Таким образом, не отрицая нарушения принципа агрегации особей в культурах (отсутствие сомкнутости крон в молодом возрасте) как одной из причин их гибели, в то же время нельзя считать, что это предположение подтверждено в культурах большим значением упомянутого критерия в сравнении с естественными сосняками. Полученное уравнение

$$P_i/P_t = \exp(-8,6210 + 9,1978 \ln A - 3,4930 \ln^2 A + 0,3711 \ln^3 A); \quad (10)$$

$(R^2 = 0,900; SE = 11\%)$

описывает колоколообразную кривую с максимумом в возрасте 7 лет.

Объяснение Н. А. Воронкова (1970) касается баланса между надземной и подземной фитомассой, однако более показательным может быть баланс между массой хвои и тонких корней. Хвоя определяет процесс транспирации, а тонкие корни контролируют потребление влаги из почвы, поэтому отношение массы хвои к массе тонких корней может быть лучшим индикатором водного баланса растений. Рис. 6 показывает, что в лесных культурах к моменту смыкания полога отношение массы хвои к массе тонких корней достигает очень больших значений, и это становится одной из причин снижения их устойчивости и гибели при наступлении засухи.

Представляют интерес данные отношения P_i/P_{ir} , нанесенные на густотную диаграмму (рис. 7). Оказывается, что отношение хвои: корни наибольшее ($>0,5$), когда древостой находится в стадии «свободного роста» до наступления смыкания полога. Когда же древостой выходит на траекторию естественного изреживания, это отношение снижается до уровня менее 0,25. Теоретические линии, полученные по уравнениям (4) и (7), подтверждаются экспериментальными данными. В естественных сосняках отношения хвои: корни, превышающие величину 0,5, отсутствуют, но имеют место в культурах до возраста 14 лет, т. е. до смыкания полога.

Аналогичная закономерность установлена Дж. А. Пирсоном с соавт. (Pearson et al, 1984) в древостоях сосны скрученной старше 75 лет: отношение массы охвоенных побегов к массе корней при высоких густотах вдвое ниже, чем при низких. При повышении густоты древостоев наблюдается относительное снижение массы хвои вследствие снижения проводимости заболони. Это снижение проводимости компенсируется усиленным отложением ассимилятов в проводящих тканях ствола и увеличением относительной поверхности (и массы) стволов, что приводит к увеличению потерь на дыхание (Kira, Shidei, 1967; Keane, Weetman, 1987) и к дальнейшему снижению нетто — продуктивности и относительной массы хвои. В общем случае сказанное находится в соответствии с данными о большей интенсивности обмена веществ между побегами и корнями у угнетенных деревьев в сравнении со свободно растущими (Worrall et al, 1985).

Заключение

Облесение сухих степей связано со значительным риском в связи с низкой жизнеспособностью и устойчивостью лесных культур. Минимизации этого риска могут содействовать лесоводственные мероприятия, обеспечивающие низкое соотношение хвои и корней. Высокая густота посадки или посева, обрезка нижних ветвей и позднее разреживание (после смыкания полога) могут придать культурам большую устойчивость. Более глубокое проникновение корней и тем самым большая устойчивость против засух может также обеспечиваться глубокой вспашкой почвы. Сказанное представляет интерес и для ведения хозяйства в Бузулукском бору на территории России, характеризующемся лесорастительными условиями, сходными с островными борами Казахстана, и теми же проблемами лесовыращивания.

Уравнения (4) и (7) и результаты их табулирования (см. табл. 3) описывают не столько динамику, сколько последовательность статических состояний древостоев разного возраста и могут дать лишь самое приближенное представление о возрастном изменении различных фракций фитомассы в сосняках двух происхождений. Эта закономерность со временем должна корректироваться на постоянных пробных площадях для древостоев разной начальной густоты в разных лесорастительных условиях. В настоящее время некоторая коррекция возможна на основе экспериментов с динамическими имитационными моделями хода роста древостоев (Schneider, Kreysa, 1981; Палуметс, 1990).

Библиографический список

- Березюк И. Е. О густых посадках лесокультур // Науч. тр. / КазНИИЛХА, 1959. Т. 2, С. 40-49.
- Бирюкова З. П., Бирюков В. Н. Эколого-физиологические аспекты устойчивости искусственных насаждений в Северном Казахстане // Экология лесных сообществ Сев. Казахстана. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. С. 8-16.
- Воронков Н. А. Запасы хвои в культурах сосны в связи с их возрастом и водным режимом // Лесоведение, 1970. № 5. С. 37-45.
- Воронков Н. А., Невзоров В. М. Корневая система сосны в связи с водным режимом песчаных почв // Лесоведение. 1981. № 6. С. 14-23.
- Галицкий В. В., Крылов А. А. Моделирование динамики растительных сообществ: Двумерная модель одновидового одновозрастного сообщества.-Пушино: Ин-т почвоведения и фотосинтеза, 1984. 47 с. (Экомодель, вып. 9).
- Зюзь Н. С., Лобачева М. Е. Масса хвои в сосновых молодняках сухой степи // Бюл. ВНИАЛМИ. 1979. № 2/30. С. 16-20.
- Макаренко А. А. Закономерности формирования сосновых насаждений Казахстана // Рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Казахстана / КазНИИЛХА. Щучинск, 1984. С. 33-43. Деп. в КазНИИТИ 02.07.84, № 703 Ка-84.
- Макаренко Е. А. Рост и формирование сосновых культур Казахского мелкосопочника // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1978. № 2. С. 82-88.
- Миронов В. В. Экология хвойных пород при искусственном лесовозобновлении. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 232 С.
- Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 488 С.

- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1949. 456 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Палуметс Я. К. Опыт моделирования распределения фитомассы ели //Лесоведение, 1990. № 3. С. 43-48.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Поздняков Л. К. Строение перегушенных лиственничных молодняков в Якутии //Лесоведение. 1980. № 4. С. 46-55.
- Прохоров А. И., Крепкий И. С., Усольцев В. А. Лесорастительные условия лесокультурного фонда Аман-Карагайского бора //Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1985 а. № 4. С. 71-75.
- Прохоров А. И., Крепкий И. С., Усольцев В. А., Прохоров Ю. А. Перспективы создания лесных культур сосны обыкновенной в условиях Северного Казахстана //Лесн. хоз-во, 1985, б. № 10. С. 42-44.
- Прохоров А. И., Крепкий И. С., Усольцев В. А., Прохоров Ю. А. Повышение эффективности использования не покрытых лесом площадей //Вестн. с.-х. науки. 1986. № 6. С. 143-145.
- Прохоров А. И., Крепкий И. С., Усольцев В. А. Устойчивость культур сосны в бору Аман-Карагай Кустанайской области //Лесные экосистемы в условиях континентального климата. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1987. С. 146-150.
- Прохоров А. И., Крепкий И. С., Орешкин Н. Г., Верзунов А. И., Усольцев В. А. и др. Временные рекомендации по новой оценке лесокультурного фонда бора Аман-Карагай Кустанайской области и мероприятия по его рациональному использованию. Алмата: Министерство лесн. хоз-ва КазССР, 1988. 11 с.
- Рубцов В. И., Новосельцева А. И., Попов В. К., Рубцов В. В. Биологическая продуктивность сосны в лесостепной зоне. М.: Наука, 1976. 223 с.
- Синельщиков Р. Г. О постоянстве биомассы равновеликих деревьев //Тезисы VI делегатского съезда ВБО. Л., 1978. С. 220-221.
- Синельщиков Р. Г. Экология древесных культур биогеоценозі в степовой зоне Украины: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Дніпропетровськ, 1992. 36 с.
- Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений //Сообщения Ин-та леса АН СССР, 1953. Вып. 1. С. 5-44.
- Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1985. 191 С.
- Усольцев В. А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 254 с.
- Усольцев В. А., Крепкий И. С., Прохоров Ю. А. Биологическая продуктивность естественных и искусственных сосняков Аман-Карагайского бора //Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1985. № 8. С. 74-79.
- Якушев Б. И. Электрометрический способ оценки массы подземных органов растений //Докл. АН БССР. 1972. Т. 16, № 9. С. 848-850.
- Albrektson A. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements //Ecological Bulletins (Stockholm). 1980. N 32. P. 315-327.
- Allee W. C. Animal aggregations: A study in general sociology. University of Chicago Press, Chicago, 1931.
- Keane M. G., Weetman G. F. Leaf area — sapwood cross-sectional area relationships in repressed stands of lodgepole pine //Can. J. For. Res., 1987. V. 17. P. 205-209.
- Kira T., Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific //Japan. J. Ecol., 1967. V. 17, N 2. P. 70-87.
- Pearson J. A., Fahey T. J., Knight D. H. Biomass and leaf area in contrasting lodgepole pine forests //Can. J. For. Res., 1984. V. 14. P. 259-265.

Schneider T. W., Kreysa J. Dynamische Wachstums — und Ertragsmodelle für die Douglasie und die Kiefer //Mitt. Bundesforschungsanstalt. Forst — und Holzwirtschaft. 1981. N 135. S. 1-137.

Usoltsev V. A. Recurrent regression system as a base for tree and stand biomass tables //Harvesting and utilization of tree foliage. - IUFRO Project Group P3.05-00 Meeting. Riga, 1989.

Usoltsev V. A. Mensuration of forest biomass: Modernization of standard base of forest inventory //XIX World Congress Proceedings, IUFRO, Division 4. Canada, Montreal, 1990. P. 79-92.

Worrall J., Draper D. A., Anderson S. A. Shoot characteristics of stagnant and vigorous lodgepole pines and their growth after reciprocal grafting //Can. J. For. Res., 1985, V. 15. P. 365-370.