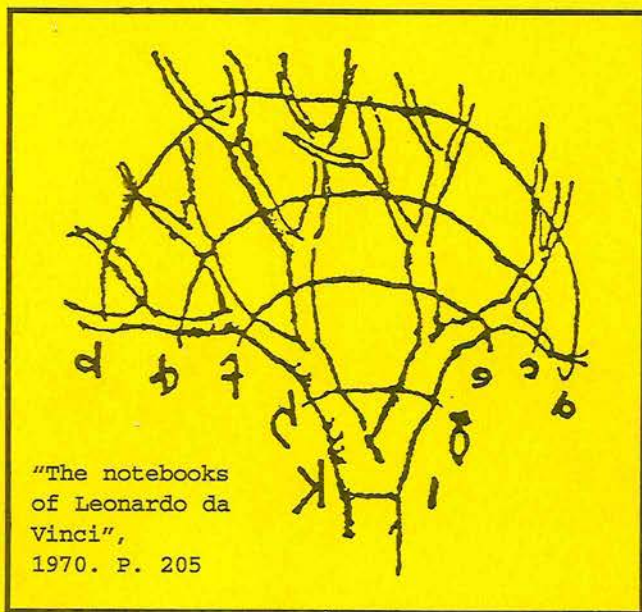


Электронный архив УГЛТУ
В. А. Усольцев

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ТАКСАЦИИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ



В. А. УСОЛЬЦЕВ

**БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ ТАКСАЦИИ
ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ**

Екатеринбург 1997

Усольцев В. А. Биоэкологические аспекты таксации фитомассы деревьев. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. ISBN 5-7691-0650-6.

В монографии дан анализ современного состояния и методов оценки фитомассы деревьев на основе физиологически обусловленных закономерностей, а также оценки ее вертикально-фракционного распределения как характеристики структурно-функциональной организации лесных фитоценозов. С привлечением обширного фактического материала для основных древесных пород Урало-Тургайского региона разработаны модели и таблицы для определения фитомассы крон с учетом совмещенного эффекта ксилемного и флоэмного транспорта деревьев. Составлены многомерные регрессионные модели и таблицы вертикально-фракционного распределения массы крон и корней деревьев. Результаты могут быть полезны при разработке базы данных о фитомассе лесов как фактологической основы экомоделей различного уровня и при сопряжении пространственной динамики биопродуктивности лесов с разными уровнями антропогенных эмиссий.

Рассчитана на лесоведов, экологов, биологов и ботаников-ресурсоведов, научных работников и специалистов лесного хозяйства.

Ответственный редактор
доктор биологических наук **С. Г. Шиятов**

Рецензент
доктор сельскохозяйственных наук **А. Г. Мошкалев**

ISBN 5-7691-0650-6

У $\frac{82(96)}{8П6(03)1993}$ ПВ-1996

© УрО РАН, 1997

Многие процессы в лесу — фотосинтез, транспирация, конкуренция, рост и естественное изреживание — обусловлены листовой поверхностью и массой. Сегодня практически все программы лесохозяйственных мероприятий так или иначе связаны с оценкой массы или поверхности листвы и лучше всего реализуемы путем приведения древостоев к оптимальной поверхности листвы. Поэтому необходимы точные оценки листовой поверхности древостоя. Эта проблема обсуждается давно и не решена до сих пор, так как измерять листовую поверхность и массу очень сложно, дорого и нетехнологично.

Методы измерения объема ствола разработаны довольно детально за всю историю развития лесной таксации, но учету остальных фракций (хвои, ветвей и корней) стали уделять внимание лишь в текущем столетии. В 20-х годах (Burger, 1929) было установлено, что массу кроны можно определить довольно точно, для этого нужно измерить диаметр на высоте груди. С тех пор эта взаимосвязь при исследовании биопродуктивности древостоев различных пород использовалась разными авторами в разных модификациях. Основное достоинство такого метода — возможность по данным перечета деревьев получить довольно надежную (в отличие от метода среднего дерева) оценку массы фракций на единице площади древостоя. Недостаток метода состоит в том, что уравнение связи, достаточно точное при оценке фитомассы данного древостоя, непригодно для использования в других древостоях этой же породы, даже близких, казалось бы, по условиям произрастания и возрасту.

С развитием математических методов и компьютерного обеспечения при исследовании структуры фитомассы деревьев и древостоев стала широко осуществляться концепция системного подхода на основе методов многомерного анализа. Из них наиболее широкое распространение получила техника классического регрессионного анализа, как математический аппарат выявле-

ния многофакторных связей достаточно хорошо разработанная (Дукарский, Закурдаев, 1971; Митропольский, 1971; Дрейпер, Смит, 1973). Характерное отличие многомерных регрессий от других видов многомерного анализа состоит в том, что они дают аналитическое выражение исследуемых многофакторных закономерностей.

Использование многомерного регрессионного анализа позволило получить довольно надежные зависимости массы кроны от основных определяющих факторов, из которых в множественные регрессии наряду с диаметром ствола включаются высота дерева, возраст и эколого-ценотические характеристики древостоя (Казимиров, Митруков, 1978; Тябера, 1981; Усольцев, 1985 а, 1988; Кожевников и др., 1985). Однако при этом требуется обширный экспериментальный материал, полученный по каждому фактору с соблюдением принципа ортогональности, т.е. максимально возможного исключения мультиколлинеарности (взаимной корреляции) действующих факторов. Высокая трудоемкость учета фитомассы различных фракций дерева, несравнимая с традиционной стереометрической оценкой объема ствола, стимулирует поиск инвариантных (стабильных, всеобщих) соотношений между дендрометрическими и биопродукционными показателями деревьев или между легко замеряемыми показателями линейной меры и трудоемкими показателями массы кроны.

Под продукционной инвариантностью понимается способность различных растительных сообществ (например древостоев) или их составных частей (например деревьев) к поддержанию одинакового уровня биологической продуктивности, выражаемой показателями фитомассы и ее прироста (Уткин и др., 1988). Известно, что проводящие ткани дерева представлены двумя наиболее важными структурными составляющими — ксилемой (от греческого слова “xylon” — дерево) и флоэмой (от греческого слова “phloios” — лыко). Первая (заболонь) служит для проведения воды и растворов минеральных солей от корней к листе, вторая — для проведения продуктов фотосинтеза (ассимилятов), образующихся в листьях. Обе в совокупности обеспечивают два встречных потока обмена веществ.

С точки зрения реализации принципа продукционной инвариантности, при оценке фитомассы кроны дерева представляется первоочередным анализ, по крайней мере, двух взаимосвязан-

ных аспектов структурно-функциональной организации дерева и корнелистовых функциональных связей: ксилемный транспорт — сбалансированность площади сечения проводящей заболони ствола с листовой поверхностью (массой) дерева; флоэмный транспорт — сбалансированность прироста объема ствола и фитомассы дерева в целом с листовой массой дерева.

Для осуществления мониторинга лесов на национальном и глобальном уровнях и разработки различных экологических программ необходима в качестве исходной основы база данных о фитомассе лесов (Усольцев, 1993 а, 1994, 1995 а, б), разрабатываемая с использованием данных государственного учета лесов. Согласно нашей концепции, теоретическая основа формирования баз данных о фитомассе лесов обеспечивается, во-первых, использованием регрессионного анализа для описания многомерной изменчивости фитомассы древостоев; во-вторых, использованием рекуррентного принципа как методологической основы сопряжения данных натуральных замеров фитомассы с традиционными таксационными нормативами и с повыдельными банками данных государственного учета лесов; в-третьих, применением физиологически обусловленных взаимосвязей как способа ускоренного создания банков данных о фитомассе и снижения трудоемкости натуральных работ.

Первой составляющей названной концепции посвящена монография (Усольцев, 1985 а), в которой показаны возможности регрессионного анализа при вскрытии многофакторной природы динамики фитомассы деревьев и древостоев и которая, по мнению А. И. Уткина (1986 а), И. В. Кармановой с соавторами (1987), А. А. Баталова и Г. С. Розенберга (1987), положила начало разработке проблемы моделирования биологической продуктивности древостоев. Второй составляющей упомянутой концепции, т.е. развитию рекуррентно-регрессионного принципа при описании динамики фитомассы древостоев, посвящена следующая книга В. А. Усольцева (1988). В предлагаемой монографии развивается третья составляющая общей концепции — установление биоэкологических, в том числе физиологически обусловленных, взаимосвязей, необходимых для формирования банков данных о фитомассе лесов как фактологической основе имитационного моделирования их биопродукционного потенциала и для сопряжения пространственной динамики биопродуктивности лесов с уровнями антропогенных загрязнений.

Автор выражает искреннюю благодарность за предоставленный экспериментальный материал кандидатам сельскохозяйственных наук И. С. Крепкому, З. Я. Нагимову, И. В. Мельниковой (Шевелиной), С. В. Тепикину, В. В. Деменеву, Н. Н. Чернову, ассистентам А. А. Сальникову, В. В. Кирилловой и В. М. Ваганову.

ЭЛМАССА КРОНЫ И ПЛОЩАДЬ ВОДОПРОВОДЯЩЕЙ ЗАБОЛОНИ СТВОЛА (ПАЙП-МОДЕЛЬ)

1.1. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО КСИЛЕМНОМУ ТРАНСПОРТУ

500 лет назад Леонардо да Винчи (цит. по: The notebooks of Leonardo da Vinci. N. Y. 1970), анализируя систему ветвления деревьев, отметил, что суммарное сечение ветвей (и ствола) одной градации толщины на любом уровне кроны равно сечению ствола у ее основания. Поскольку аналогичная закономерность была им отмечена в системе ветвления речных систем, уже тогда можно было предположить, что архитектура дерева определяется потребностями влагообеспечения кроны. После работ П. Жаккарда (Jaccard, 1913, 1915), Б. Хубера (Huber, 1925, 1928), И. Ямаоки (Yamaoka, 1952, 1958) группой японских исследователей (Shinozaki et al., 1964) была сформулирована теория "модели трубок" (пайп-модель) для интерпретации формы высших растений, в которой растение рассматривается как совокупность элементарных трубок (сосудов ксилемы), каждая из которых завершается элементарной массой листьев и выполняет проводящие и поддерживающие функции (рис. 1).

На примере нескольких травянистых и древесных растений, в том числе ели, пихты, березы, криптомерии и др., авторы показали, что если разделить крону (облиственную часть стебля или ствола) на несколько равных слоев и последовательно просуммировать массу листвы по слоям в направлении от вершины к основанию кроны, то полученные кумулятивные значения массы листвы $P_{\text{сум}}$ будут пропорциональны значениям массы нефотосинтезирующих тканей (ветвей и ствола) каждого слоя $P_{\text{д}}$. Поскольку последняя пропорциональна суммарной площади се-

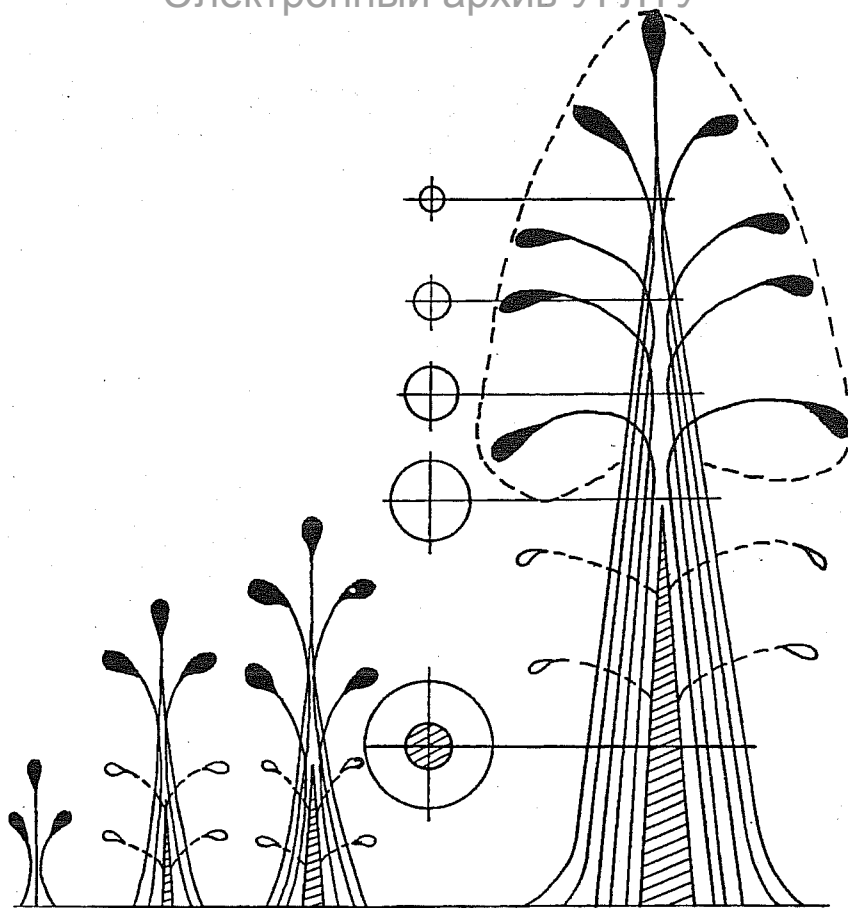


Рис. 1. Схематическое изображение пайп-модели дерева (ядро ствола заштриховано)

чения ветвей и ствола слоя S (т.е. площади сечения проводящей ксилемы), то соотношение $P_{\text{cum}} \approx P_d$ может быть представлено в виде $P_{\text{cum}} \sim S$, и это соотношение имеет линейный характер в пределах кроны каждого из исследованных авторами видов. На этой основе сделан вывод, что суммарная площадь стволов и ветвей на данном горизонтальном уровне в сообществах растений всегда пропорциональна общей массе листвы выше этого уровня.

Применение пайп-модели к древесным растениям предполагает некоторые допущения.

1. Связь массы листвы или скелета кроны (т.е. ветвей за вычетом листвы) с определяющим фактором (аргументом) в логарифмических координатах, т.е. при использовании аллометрической функции (см. уравнение 2), имеет линейный характер независимо от того, какой показатель взят в качестве аргумента — диаметр, квадрат диаметра или площадь сечения. Все они в информативном отношении равноценны. Точно так же равноценны в этом плане показатели массы листвы и ее поверхности, связанные между собой переводным коэффициентом.

2. Поперечное сечение ствола и ветвей в пределах кроны целиком представлено проводящей ксилемой, и общая площадь сечения, определяемая обмером диаметров, равна площади заболони в этих сечениях. Ядро (сердцевина), представляющее сосуды ксилемы, питавшие когда-то водой ныне отмершие ветви, начинается у основания кроны и конусообразно расширяется вниз по бессучковой зоне ствола.

Имеется связь между способностью годичного кольца определенного года проводить воду и состоянием мутовки того же года: если мутовка отмерла, то соответствующее ей годичное кольцо воду не проводит. Таким образом, можно сказать, что вода проводится столькими годичными слоями ксилемы, сколько имеется живых мутовок (Кайбияйнен, Хари, 1985).

3. Вместо суммарной площади сечения ствола и ветвей данного слоя можно использовать только площадь сечения ствола. Например, если принять толщину слоя равной длине междуузлия, то это будет площадь сечения ствола у основания данной мутовки. Вершины ветвей нижележащей мутовки с их соответствующими площадями сечений в этом случае относят к нижележащему слою, вершины ветвей данной мутовки причисляют к ней, а не к вышележащему слою.

Электронный архив УГЛТУ

4. Каждая ветвь может быть представлена как минимодель всего дерева. В этом случае площадь сечения ветви в произвольном сечении прямо пропорциональна массе листвы, расположенной на ветви выше этого сечения (Shinozaki et al., 1964). Тогда суммарная масса листвы кроны будет пропорциональна, с одной стороны, суммарной площади сечения ветвей у их основания, а с другой — площади сечения ствола под кроной.

Пайп-модель предполагает, что суммарная площадь сечения ветвей должна быть равна площади сечения ствола под кроной, и это нашло подтверждение у тополя канадского (Ковалев, 1975). Однако обычно это равенство не соблюдается. П. Хари с соавторами (1985) установили, что проводимость ксилемы у сосны обыкновенной зависит от размеров трахеид, которые уменьшаются от корней к ветвям, а плотность древесины соответственно возрастает. Лучшей проводимостью обладают корни, а худшей — ветви. Для того, чтобы ксилема корней, ствола и ветвей, обладая разным сопротивлением, могла проводить одно и то же количество воды, она должна в этих органах иметь разное поперечное сечение. Анализ графиков (рис. 2) показывает, что суммарной площади ксилемы корней ΣS_1 соответствует большая площадь ксилемы ствола S_2 (см. рис. 2, а), активной ксилеме ствола — большая суммарная площадь ксилемы ветвей I порядка $\Sigma S'_3$ (см. рис. 2, б), последней — большая суммарная площадь ксилемы ветвей II порядка $\Sigma S''_3$ (см. рис. 2, в) и т.д. Это подтверждают значения коэффициентов в регрессионных уравнениях (см. рис. 2) (Хари и др., 1985).

Противоположные результаты получены для осины, березы и ольхи серой С. Г. Рождественским с соавторами (1991). На обширном экспериментальном материале они вывели аллометрические уравнения зависимости суммарного сечения ветвей I порядка $\Sigma S_{\text{ов}}$ (см²) от площади сечения ствола под кроной $S^0_{\text{ок}}$ (см²) (рис. 3):

$$\Sigma S_{\text{ов}} = a_0 (S^0_{\text{ок}})^{a_1} \quad (1)$$

с коэффициентами детерминации соответственно 0,97; 0,96 и 0,94 и аллометрическими константами a_1 , равными 0,95; 0,93 и 0,91. Это означает, что в логарифмических координатах единице суммарного сечения ветвей I порядка у мелколиственных пород соответствует 0,94—0,97 логарифмических единиц площади се-

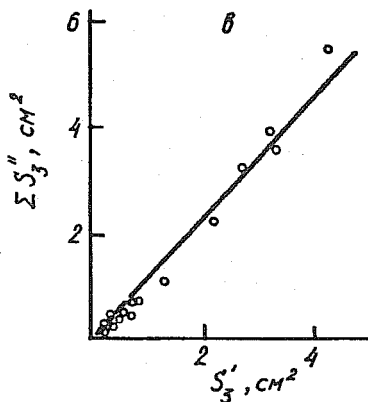
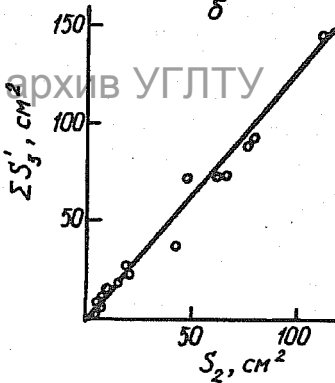


Рис. 2. Регрессии между: *a* — площадью заболони ствола и суммарной площадью заболони корней; $S_2 = 4,55 \cdot \Sigma S_1$, $R^2 = 0,98$; *б* — суммарной площадью заболони ветвей I порядка и площадью заболони ствола; $\Sigma S'_3 = 1,23 S_2$, $R^2 = 0,99$; *в* — суммарной площадью заболони ветвей II порядка и площадью заболони ветви I порядка; $\Sigma S''_3 = 1,15 \cdot S'_3$, $R^2 = 0,99$ (Хари и др., 1985)

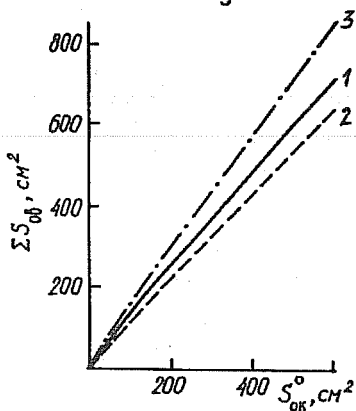


Рис. 3. Зависимость суммы площадей сечения ветвей I порядка ($\Sigma S_{об}$) от площади сечения ствола ($S_{ок}^0$) под кроной у березы (1), ольхи серой (2) и осины (3) (Рождественский и др., 1991)

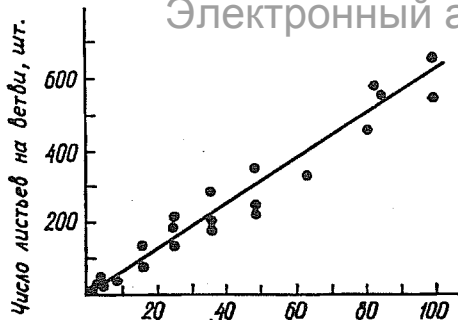


Рис. 4. Зависимость числа листьев на ветви I порядка (h) у клена сахарного от квадрата диаметра у основания (d_0^2 , 0,1 дюйма — ось абсцисс) (Cummings, 1941); $n = 6,24 \cdot d_0^2 - 2,2$; $R = 0,94$

чения ствола под кроной (при $\ln a_0 = 0$).

Закономерность снижения площади проводящей ксилемы вверх по стволу подтверждена на примере

дуба О. С. Ватковским (1968): площадь сечения ствола под кроной в среднем на 42 % превышает суммарную площадь сечения ветвей I порядка.

Таким образом, закономерности изменения площади проводящей ксилемы по вертикальному профилю дерева у хвойных и лиственных пород принципиально различаются.

1.2. ЗАВИСИМОСТЬ МАССЫ ВЕТВИ ОТ ЕЕ РАЗМЕРОВ

Попытки определения массы листвы и скелета ветви по диаметру у ее основания предпринимаются давно. В. Каммингс (Cummings, 1941) установил у клена сахарного линейную связь количества листьев с квадратом диаметра у основания ветви (рис. 4), при этом он не обнаружил различий названной связи между нижней и верхней частями кроны.

Массу листвы и скелета ветви коррелировали с легко измеряемым диаметром у основания ветви, исходя из известного в биологии простого математического соотношения между размерами различных органов животных и растений. Это соотношение определяется как уравнение аллометрического роста, выражаемое аллометрической (степенной) функцией

$$Y = a_0 \cdot X^{a_1}, \quad (2)$$

которое путем логарифмирования приводится к линейному виду

$$\ln Y = \ln a_0 + a_1 \ln X, \quad (3)$$

где Y — масса ветви или кроны, X — диаметр ветви или ствола.

Аллометрические уравнения (2) получены для ветвей в культурах тополя канадского, ивы прутовидной (рис. 5, а, б) и эвкалипта (рис. 6). При этом П. М. Этвиллом (Attiwill, 1962) для угнетенных ветвей с частично отмершей листвой был отмечен выход экспериментальных значений за пределы нижней границы доверительного интервала (см. рис. 6). Он рассматривал массу каждой ветви как составную часть массы всей кроны, и вся крона при этом уподоблялась одной большой ветви (рис. 7).

Позднее рассчитаны аллометрические зависимости массы хвои и скелета ветви от диаметра ветви у основания по 11 хвойным породам в Рокки Маунтин, США (Brown, 1976), а для ели европейской Ф. Фидлером (Fiedler, 1986) выведены уравнения параболы II порядка, описывающие зависимость массы древесной зелени и ветвей от диаметра у основания ветви для каждой из трех вертикальных секций кроны раздельно (рис. 8).

Как следует из рис. 8, зависимость массы ветви от ее диаметра изменяется в связи с положением ветви в кроне, данное положение необходимо учитывать в регрессионном уравнении. Это было реализовано А. Эком (Ek, 1979) на ветвях тополя печального, когда в многофакторное уравнение наряду с диаметром основания ветви были введены расстояние ветви от вершины кроны, отношение высоты ствола к диаметру и показатель пространственного размещения деревьев.

Четырехфакторные аллометрические уравнения выведены для определения массы фракций ветвей ели на Среднем Урале (Тепикин, Усольцев, 1990), где в качестве независимых переменных включены диаметр ветви у основания, диаметр охвоенной части, длина ветви и диаметр ствола на высоте груди, все значимые на 5 %-м уровне по Стьюденту.

Нетрадиционный подход при оценке массы хвои в молодняках сосны ладанной применили Т. Шир и Т. Перри (Shear, Perry, 1986). Они расчленили крону на три секции по вертикали и в каждой подсчитывали число ветвей I порядка по четырем градациям толщин. Масса хвои кроны описана шестифакторной линейной регрессией, где в качестве независимых переменных использовано число ветвей, подсчитанное в каждой из двух наиболее крупных градаций ветвей (от 1,0 до 1,5 см и более) и в каждой из трех секций кроны ($R^2 = 0,90$). Влияние на общую массу хвои дерева числа ветвей в двух наиболее мелких градациях тол-

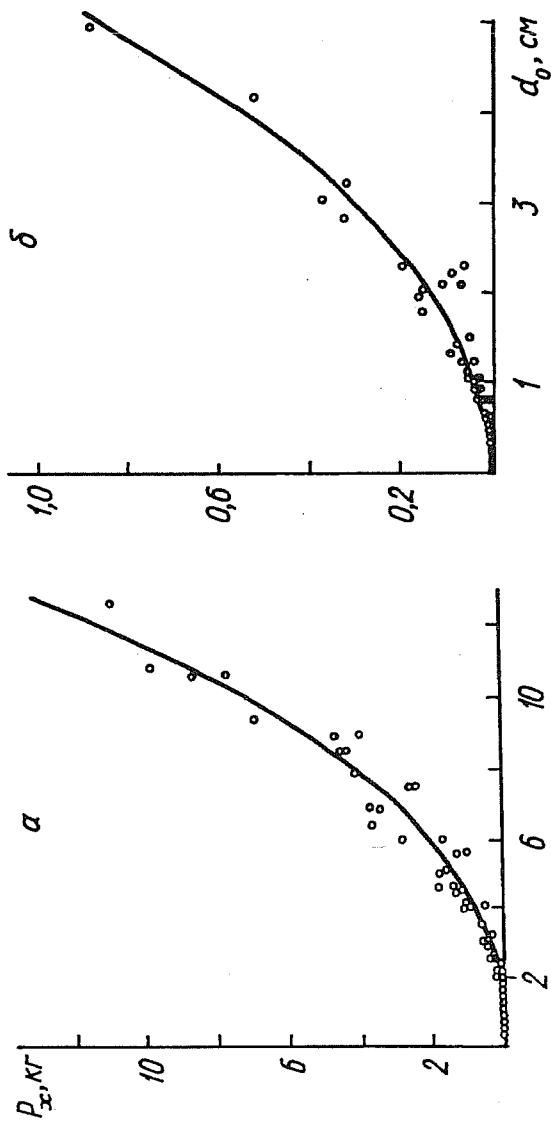
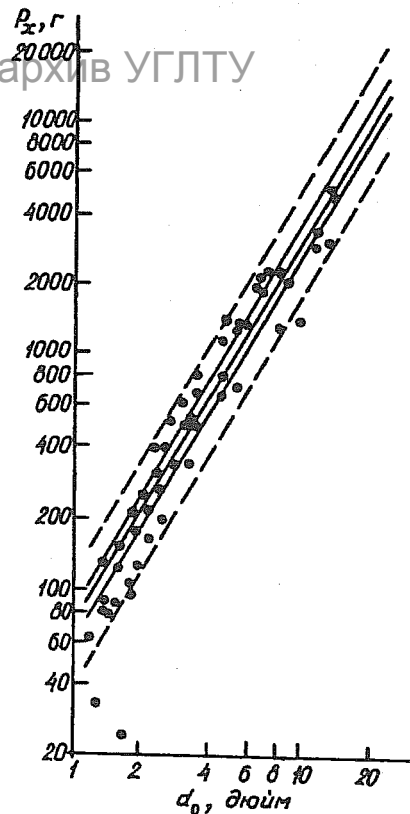


Рис. 5. Зависимость массы листьев у ветви I порядка в свежем состоянии от диаметра у основания:
 а — тополь канадский, $P_x = 0,027 d_0^{2,4109}$, $R = 0,89$; б — лиственница, $P_x = 0,0292 d_0^{2,7263}$, $R = 0,86$ (Родионов, 1959)

Рис. 6. Зависимость массы листьев эвкалипта у ветвей I порядка в абсолютно сухом состоянии от диаметра у основания ветви по уравнению $P_x = 65,57 d_0^{1,6607}$ (Attiwill, 1962)



щин ни в одной из трех секций не было статистически значимым.

Согласно пайп-модели, между площадью сечения ветви (S) в произвольной точке и массой листьев вверх от сечения (P_{cum}) (т.е. кумулятивным значением массы листьев) существует линейное соотношение (Shinozaki, 1964; Long et al., 1981; Кайбияйнен и др., 1986) (рис. 9). Оно должно быть инвариантным для всех ветвей дерева данной породы. Если же представить ветвь в качестве минимодели всей кроны, то это соотношение в принципе можно было бы использовать и для оценки массы (поверхности) листьев любой секции кроны по измеряемому диаметру ствола на этой секции. Однако

ветви в кроне различаются по своей морфологии вследствие образования “ядра” (обезлиственной части) кроны радиусом r (рис. 10), формируемого нижними окончаниями ветвей в местах прикрепления их к стволу. Процесс образования “ядра” кроны прогрессирует с возрастом и, по-видимому, идет синхронно с нарастанием и проникновением в глубь кроны ядра древесины.

Итак, о линейности названной связи можно говорить лишь в первом приближении. Фактически эта связь нелинейная, и об этом свидетельствует уже одна из первых опубликованных иллюстраций (см. рис. 9). Анализ остатков (отклонений от линии регрессии) показывает, что они связаны с площадью сечения

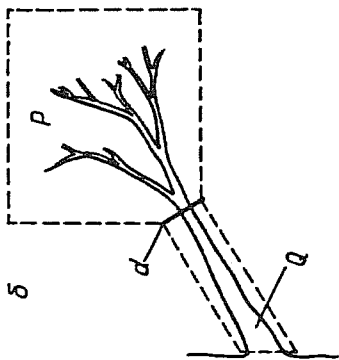
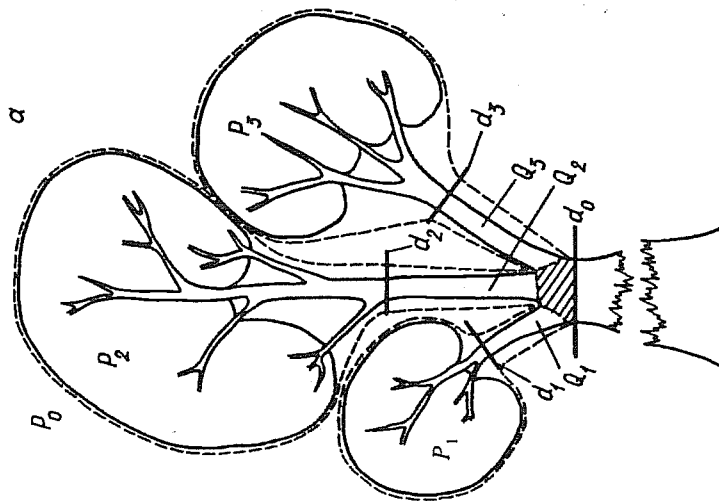


Рис. 7. Классификация массы кроны (а) и отдельной ветви (б) эвкалипта по категориям Р (облиственные) и Q (необлиственные);

P_0 — общая масса кроны; для ветви $P = f_1$ (d); $(P + Q) = f_2$ (d); для

кроны $P_0 = \sum_{i=1}^{i=n} (P_i + Q_i) + \text{заштрихованная часть (AitwIII, 1962)}$



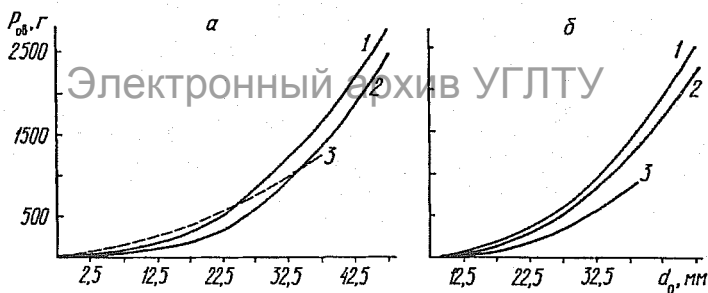


Рис. 8. Зависимость массы древесной зелени (а) и ветвей (б) в свежем состоянии от диаметра у основания ветвей для разных секций кроны в столетнем ельнике (Fiedler, 1986):

- а: средняя секция (1) — $P_{0n} = 124,9 - 16,7 d_0 + 1,51 d_0^2$, $R^2 = 0,845$;
 нижняя секция (2) — $P_{0n} = 173,6 - 29,2 d_0 + 1,63 d_0^2$, $R^2 = 0,639$;
 верхняя секция (3) — $P_{0n} = -52,9 + 16,3 d_0 + 0,49 d_0^2$, $R^2 = 0,790$;
 б: нижняя секция (1) — $P_n = 151,7 - 30,1 d_0 + 1,69 d_0^2$, $R^2 = 0,921$;
 средняя секция (2) — $P_n = 100,3 - 23,2 d_0 + 1,44 d_0^2$, $R^2 = 0,923$;
 верхняя секция (3) — $P_n = 19,6 - 8,0 d_0 + 0,78 d_0^2$, $R^2 = 0,861$

ветви: при малых ее значениях все отклонения расположены по одну сторону регрессии, при средних — по другую, при наибольших — остаток снова меняет знак. Соответственно и отношение P_{cum}/S не стабильно по длине ветви, а имеет наименьшее значение у вершины и основания ветви и наибольшее — в ее середине. Причина нелинейности связи, видимо, состоит в том, что между охвоенной и обесхоенной частями ветви I (или любого) порядка нет четкой границы, а есть плавный переход, связанный с частичным отмиранием ветвей более высокого порядка, с долей сердцевины, постепенно появляющейся и нарастающей в направлении ствола, и в целом — с постепенным изменением морфологии проводящей ксилемы.

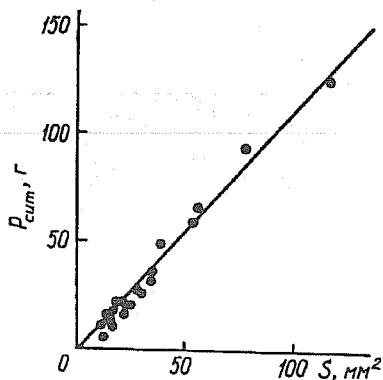


Рис. 9. Зависимость кумулятивной массы листьев и семян *Ficus erecta* в свежем состоянии от площади сечения ветви I порядка в произвольной точке (Shinozaki et al., 1964)

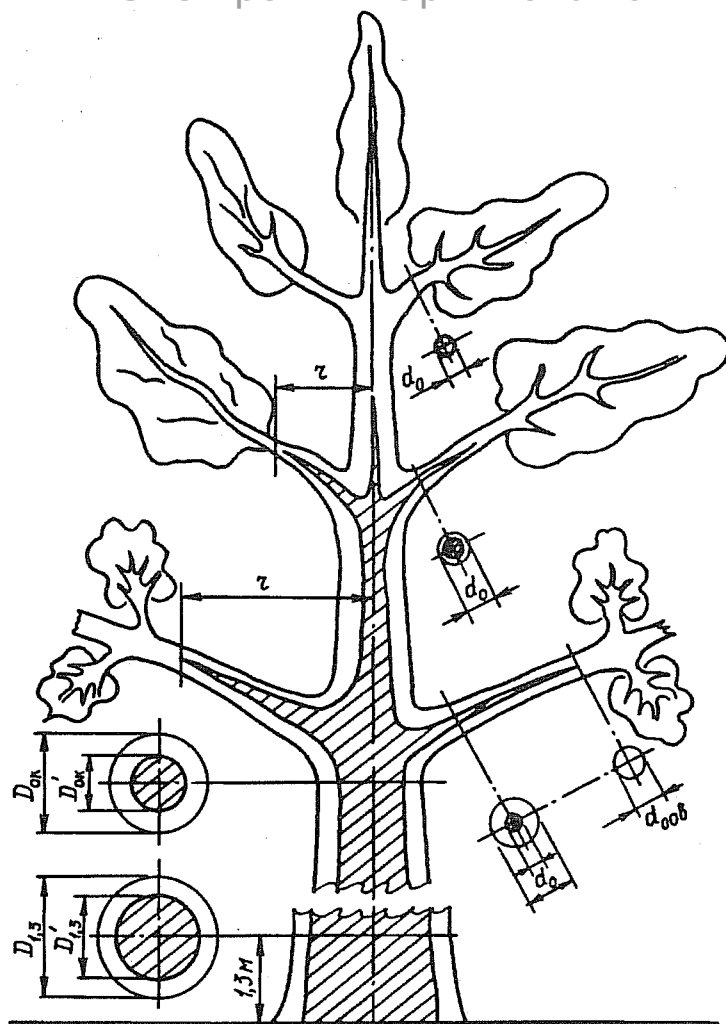


Рис. 10. Схема перестойного дерева (ядро ствола и ветвей заштриховано; обозначения см. текст)

Соотношение (4) для кумулятивной массы хвой P_{cum} (г) и площади сечения междоузлия без коры S (см^2) для нескольких ветвей согосподствующего дерева дугласии (Long et al., 1981) Таблица 1

№ мутовки от вершины дерева	Кол-во междоузлий	Тангенс угла наклона (a)	R^2
4	98	45	
5	197	57	0,97
6	278	78	0,97
8	579	92	0,97
11	1036	92	0,98
17	1914	84	0,98

Сказанное относится и к соотношению P_{cum}/S у дугласии (рис. 11), где при $S > 300 \text{ мм}^2$ происходит отклонение от прямолинейной зависимости. В общем случае связь $P_{\text{cum}} \sim S$ более корректно можно описать аллометрической функцией (2) при значении аллометрической константы $a_1 < +1$. Вероятно, у полностью охвоенных ветвей из верхней части кроны, сечение которых целиком состоит из заболони, соотношение $P_{\text{cum}} \sim S$ становится линейным, т.е. описывается той же аллометрической функцией при $a_1 = +1$.

Таким образом, линейность названного соотношения для ветви в первом приближении ограничивается ее охвоенной частью и предельным диаметром (см. рис. 10), равным толщине ветви у основания охвоенной части. Тем не менее и ограниченное таким способом соотношение P_{cum}/S , т.е. угловой коэффициент a (тангенс угла наклона) регрессии

$$P_{\text{cum}} = a \cdot S, \quad (4)$$

не остается инвариантным в пределах кроны. Дж. Лонг с соавторами (Long et al., 1981) приводят пример для дугласии (табл. 1), показывающий, что с возрастом ветви и снижением точки ее крепления на стволе угловой коэффициент названной регрессии увеличивается, т.е. возрастает масса листвы, отнесенная к единице площади сечения ветви. Это согласуется с данными Б. Хубера (Huber, 1928) для пихты одноцветной. Иными словами, масса хвой у нижних ветвей может поддерживаться на весу при меньшей пло-

Электронный архив УГЛТУ

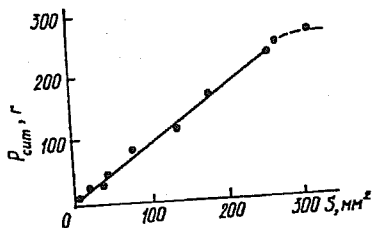


Рис. 11. Зависимость кумулятивной массы хвои в абсолютно сухом состоянии от площади сечения междоузлия ветви I порядка в 11-й мутовке от вершины согосподствующего дерева дугласии (Long et al., 1981)

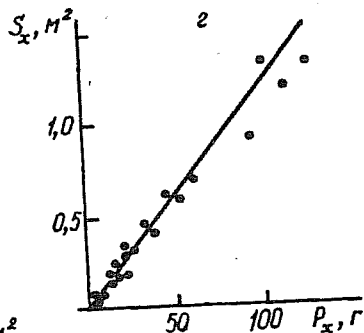
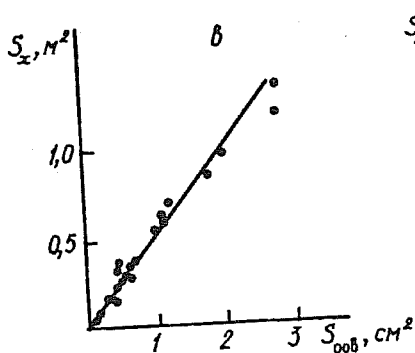
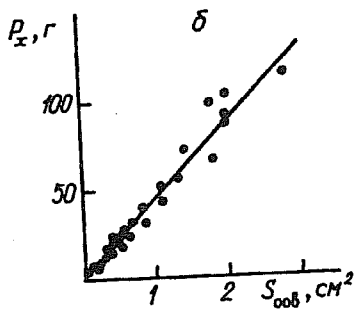
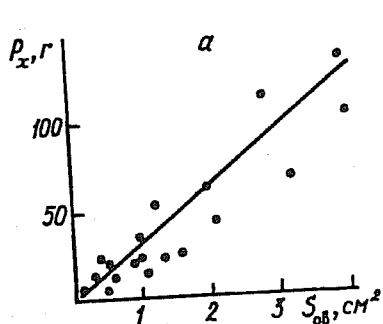


Рис. 12. Регрессии между: а — массой хвои в абсолютно сухом состоянии и площадью проводящей ксилемы у основания ветви; б — массой хвои и площадью проводящей ксилемы у основания охвоенной части ветви; в — площадью поверхности хвои и площадью проводящей ксилемы у основания охвоенной части ветви; г — площадью поверхности хвои и ее массой (Кайбияйнен и др.; 1986)

...слемы, по-видимому, в результате общего снижения эвапорационной потребности и увеличения кугикулярного сопротивления хвои на нижних уровнях кроны дугласии (Long et al., 1981). Протиположная закономерность выявлена для ветвей сосны обыкновенной Л. К. Кайбияйненем с соавторами (1986). Если у дугласии наименьшие значения P/S соответствовали верхней части кроны, то у сосны обыкновенной, наоборот — нижней части. Проанализировав зависимость массы хвои от площади сечения ветви у ее основания (рис. 12, а), Л. К. Кайбияйнен с соавторами (1986) установили, что у верхней границы разброса данных расположены точки, полученные для самых молодых ветвей из верхней части кроны. Чем ниже по стволу расположена ветвь, т.е. чем выше степень ее угнетения, тем ниже относительно линии регрессии находится точка. Отношение P/S при этом снижается от 53 г/см² в верхней части кроны до 16 г/см² — в нижней. Причины этого они усматривают в том, что у нижних ветвей площадь сечения основания в значительной мере представлена непроводящей ксилемой (ядром).

Л. К. Кайбияйнен с соавторами (1986) не пошли по пути дифференциации углового коэффициента P/S в зависимости от степени угнетения ветви и вывели линию регрессии, общую для всех ветвей

$$P_x = 33,8 S_{\text{ов}} \quad (5)$$

где P_x — общая масса хвои ветви, г; $S_{\text{ов}}$ — площадь сечения у основания ветви, см², т.е. непосредственно вблизи ствола. Коэффициент детерминации, естественно, при этом оказался существенно ниже (0,89), чем при выводе дифференцированных по положению в кроне уравнений для ветвей дугласии (0,97 — 0,98). Но когда подобный анализ массы хвои был выполнен в связи с сечением ветви у основания охвоенной части $S_{\text{ов}}$ (см²), то результат оказался несравненно лучшим (см. рис. 12, б), поскольку, как показали авторы, площадь сечения $S_{\text{ов}}$ полностью представлена проводящей ксилемой (заболонью):

$$P_x = 44,83 S_{\text{ов}}; R^2 = 0,997 \quad (6)$$

с относительной ошибкой 8 %. Аналогичным образом получено уравнение

$$S_x = 0,52 S_{\text{ов}}; R^2 = 0,990 \quad (7)$$

с относительной ошибкой 10 %, где S_x — площадь поверхности хвои, m^2 (см. рис. 12, 2).

Для расчета общей поверхности хвои (m^2) всего дерева сосны по известной массе хвои (кг), определенной взвешиванием, предложено уравнение (см. рис. 12, 2):

$$S_x = 13,2 P_x; R^2 = 0,990. \quad (8)$$

Описанные результаты Л. К. Кайбияйна с соавторами (1986) получены при исследовании сосняков, растущих в разных условиях. Анализировались деревья от угнетенных (возраст 16 лет, высота 0,7 м) до нормально развитых в господствующем пологе сосняков в двух типах леса. Это дало основание авторам считать полученные зависимости характерными для сосны как вида и независимыми от возраста и экологических условий.

Выводы.

1. В целях снижения трудоемкости весового определения массы крон крупных деревьев в качестве минимодели кроны принимается отдельная ветвь и определяются ее весовые характеристики в зависимости от диаметра у основания. Подобный прием дает возможность определить массу кроны расчетным методом, путем обмера, но не взвешиванием всех ветвей I порядка.

2. Масса ветви рассчитывается по уравнениям связи с диаметром у основания и другими линейными размерами, исходя из представлений об аллометрически развивающихся пропорциях между различными органами растений.

Подобные закономерности устанавливаются не только для массы хвои, но и для массы ветвей, а также для площади поверхности хвои (листья).

3. Особый подход, не связанный ни с аллометрией, ни с пайп-моделью, предусматривает оценку суммарной массы хвои кроны не по размерным характеристикам ветвей, а по численности наиболее крупных ветвей в разных частях кроны (Shear, Pettу, 1986) на основе многофакторной регрессии.

4. Простые и тесные инвариантные взаимосвязи, близкие к функциональным, установлены при определении массы и поверхности хвои по площади сечения междуузлия или у основания охвоенной части ветви I порядка, исходя из пайп-модели (Кайбияйнен и др., 1986).

5. Если в качестве определяющего фактора брать площадь сечения или диаметр у основания ветви, то пайп-модель не рабо-

гает, поскольку сечение ветви у ее основания может содержать долю непроводящей ксилемы (ядра), которая зависит от положения в кроне, а также от положения кроны в пологе, возраста дерева и т.д. В этом случае от принципа инвариантности при оценке массы ветви приходится отказываться и применять технику многомерного регрессионного анализа. Многомерные уравнения, описывающие зависимость различных фракций фитомассы ветви ели от трех размерных параметров ветви и от диаметра ствола, объясняют до 95 % их общей изменчивости.

Спорные положения.

1. У двух хвойных пород — сосны обыкновенной и дугласовой пихты — выявлены прямо противоположные закономерности изменения массы хвои, отнесенной к единице площади сечения ветви у ее основания, в связи с положением ветви в кроне. Если исходить из объяснения Дж. Лонга с соавторами (1981), то у дугласии на нижних уровнях кроны снижается эвапорационная потребность хвои и увеличивается ее кутикулярное сопротивление, в то время как у сосны обыкновенной должно быть все наоборот. Увеличение отношения P/S в нижней части кроны дугласии идет вразрез с представлениями пайп-модели, согласно которой в этом случае растет доля ядра и отношение P/S должно не увеличиваться, а, напротив, снижаться. Причина противоречия остается пока не объясненной.

2. Линейный характер взаимосвязи кумулятивной массы хвои с площадью сечения междоузлия ветви можно принять лишь в первом приближении. В общем случае в силу постепенно изменяющейся морфологии сосудов ксилемы вдоль ветви названная связь описывается аллометрической функцией.

Втискивание функциональной зависимости массы хвои от площади сечения заболони в жесткие рамки линейной связи исходя из пайп-модели может оказаться не всегда правомерным.

1.3. СВЯЗЬ МАССЫ КРОНЫ С ТОЛЩИНОЙ СТВОЛА У ЕЕ ОСНОВАНИЯ

1.3.1. РЕГРЕССИОННОЕ ОБЪЯСНЕНИЕ ВНУТРИКРОНОВОГО ВАРЬИРОВАНИЯ ФИТОМАССЫ

Как уже упоминалось, согласно модели трубок (Shinozaki et al., 1964), сечение ствола в пределах кроны целиком представле-

но активной ксилемой, и кумулятивная масса ливствы в направлении от вершины к основанию кроны нарастает прямо пропорционально массе ствола элементарного отрезка (площади данного сечения или квадрату диаметра ствола). За пределами кроны общая площадь сечения (масса) ствола продолжает увеличиваться в направлении его основания главным образом за счет прогрессивно возрастающей доли ядра, и это увеличение уже не сопровождается нарастанием массы хвои. Поэтому на графике в точке, соответствующей основанию кроны, происходит перелом линии регрессии, после чего эта линия занимает горизонтальное положение (рис. 13). К. Шинозаки с соавторами (Shinozaki et al., 1964) исследовали сравнительно молодые деревья, в результате чего установили, что окончание кроны, как правило, совпадало с началом ядра. По-видимому, та же ситуация была в экспериментах Л. К. Кайбияйна и П. Хари (1985) на сосне, поскольку они рекомендуют считать началом ядра сечение под кроной или между частично усохшими мутовками.

Однако такое совпадение имеет место далеко не всегда. По данным С. Э. Вомперского и А. И. Иванова (1984), доля площади заболони у основания крон 250-летних деревьев сосняка осокково-сфагнового IV класса бонитета в Тверской области составляла всего 35 %, а протяженность ядра в кроне — 90 % от общей ее длины. Поэтому многие исследователи в качестве независимой переменной стали принимать не общую площадь сечения ствола, а площадь заболони, или активной (проводящей) ксилемы, и получали все ту же линейную зависимость (Kaufmann, Troendle, 1981; Long et al., 1981; Waring et al., 1982; Marchand, 1984; Dean, Long, 1986). Правда, как и в описанных ситуациях, когда в качестве независимой переменной принималась общая площадь сечения ветви или ствола, за пределами живой кроны названная линейность нарушалась (рис. 14), т.е. на бесчучковом участке ствола продолжала возрастать не только общая площадь сечения, но и, вопреки модели трубок, площадь сечения заболони.

Р. Уоринг с соавторами (Waring et al., 1982) вывели линейные зависимости между кумулятивной поверхностью хвои и площадью заболони в пределах кроны для восьми западных хвойных пород. Каждая зависимость получена по совокупности пяти деревьев различных классов роста с коэффициентами детерминации $R^2 > 0,94$, что означает постоянство зависимости в пределах древостоя (рис. 15). Аналогичный вывод следует из результатов

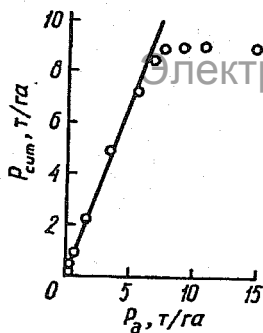


Рис. 13. Зависимость кумулятивной массы хвои ели от массы стволов данного горизонтального слоя в абсолютно сухом состоянии (Shinozaki et al., 1964)

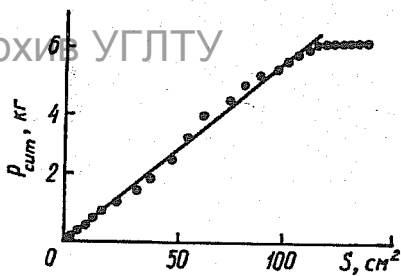


Рис. 14. Зависимость кумулятивной массы хвои в абсолютно сухом состоянии от площади сечения заболони у господствующего дерева дугласии (перелом линии соответствует основанию живой кроны (Long et al., 1981)

Т. Дина и Дж. Лонга (Dean, Long, 1986), установивших инвариантность взаимосвязи двух названных показателей в пределах отдельного древостоя сосны скрученной по двум совокупностям модельных деревьев, взятых по классам роста (20 деревьев в 70-летнем и 19 — в 20-летнем древостоях) (рис. 16). Однако между породами существует четкое разграничение зависимостей: наибольшая поверхность хвои приходится на единицу площади заболони у теневыносливой пихты миловидной и наименьшая — у светолюбивой сосны желтой (см. рис. 15).

Д. Уайтхед и П. Джервис (Whitehead, Jarvis, 1981) полагают, однако, что положение в кроне и класс роста дерева теоретически могут влиять на названное соотношение. Т. Дин и Дж. Лонг (Dean, Long, 1986) убедились в этом, проанализировав зависимость внутрикоронового отношения площади заболони (S) к кумулятивной поверхности хвои ($S_{x, cum}$) от двух названных факторов. Во-первых, величина внутрикоронового отношения $S/S_{x, cum}$ зависит от класса роста: наибольшая — у угнетенных деревьев и наименьшая — у господствующих, причем в спелом древостое эта закономерность выражена более отчетливо (рис. 17). Во-вторых, зависимость названного отношения от положения в кро-

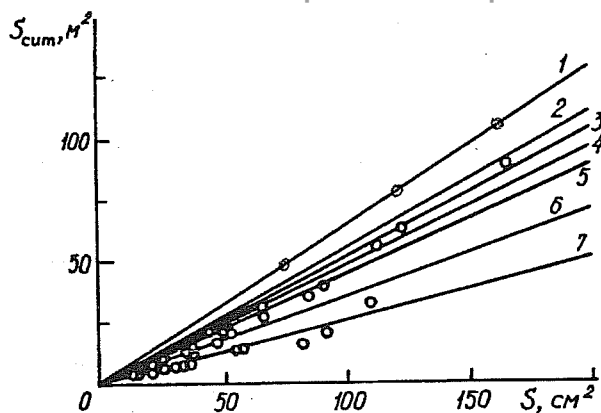


Рис. 15. Зависимость кумулятивной площади листовой поверхности от площади заболони по данным четырех секций кроны восьми видов западных хвойных пород:

Регрессии построены по 20 точкам: 1 — пихта миловидная, 2 — дугласия, 3 — секвойя вечнозеленая, 4 — пихта великая и гибриды пихты великой и одноцветной, 5 — тсуга западная, 6 — ель Энгельманна, 7 — сосна желтая (Waring et al., 1982)

не имеет U-образную форму, за исключением господствующих спелых деревьев, у которых отношение почти стабильно. Для типичных деревьев, показанных на рис. 17, отношение наименьшее в центре листовой поверхности (в середине кроны), несколько нарастает к основанию кроны, а наибольшее — в вершинах крон.

Хотя взаимосвязь между площадью заболони и кумулятивной листовой поверхностью, судя по графику на рис. 16, в первом приближении можно считать постоянной, данные часто отклоняются от линейной связи по мере продвижения к основанию кроны. Иными словами, имеет место уже обсуждавшаяся ранее закономерность (см. рис. 14), когда в переходной зоне между кроной и бессучковой частью ствола кумулятивная масса хвои, отнесенная к единице площади сечения, постепенно снижается. В этой связи линейные обобщенные уравнения, объясняющие внутрикрупное варьирование соотношения кумулятивной поверхности (массы) листвы и площади сечения заболони (см. рис. 15, 16), нельзя использовать в качестве инвариантных для оценки поверхности (массы) листвы как кроны в целом, так и ее части. При одинаковой площади сечения у основания кроны небольших деревьев и в середине кроны крупных деревьев такое уравнение в первом случае будет давать систематическое завышение,

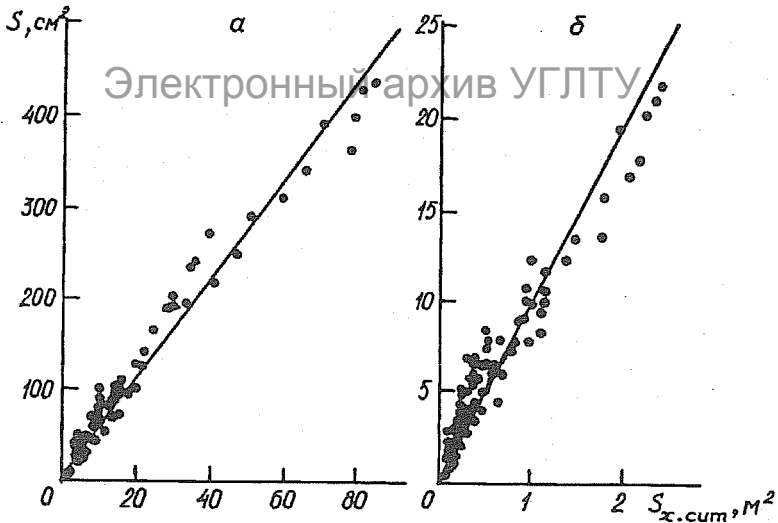


Рис. 16. Взаимосвязь между площадью сечения заболони и кумулятивной поверхностью хвои в пределах кроны спелых (а) и молодых (б) деревьев.

Линейные уравнения регрессии для спелых деревьев (Dean, Long, 1986):

$$S = 9,51 + 5,39 \cdot S_{x, cum} \quad (R^2 = 0,98, n = 171); \quad \text{для молодых: } S = 0,88 + 9,42 \cdot S_{x, cum} \quad (R^2 = 0,95, n = 234)$$

а во втором — систематическое занижение оценки. То же самое относится и к обобщенным уравнениям для оценки кумулятивной массы (поверхности) хвои ветви (см. комментарий к рис. 9 и 10 в разд. 1.2).

Если Х. Брикс и А. Митчел (Brix, Mitchell, 1983) объясняют внутрикороновое варьирование взаимосвязи заболони и листвы разницей между величиной транспирации и проводимости заболони, то Д. Уайтхед с соавторами (Whitehead et al., 1984) делают вывод, что одна только проводимость заболони не объясняет этого варьирования. По их мнению, лучшее объяснение дает сочетание двух факторов — проводящей способности заболони и длины мутовочного междоузлия (согласно закону Дэрси).

Р. Роджерс и Т. Хинкли (Rogers, Hinckley, 1979) полагают, что различия, наблюдаемые во взаимосвязи заболони и листвы, могут быть вызваны морфологией сосудов. Обзор литературы по водопроводимости заболони, выполненный Д. Уайтхедом и П. Джервисом (Whitehead, Jarvis, 1981), показывает, что водопро-

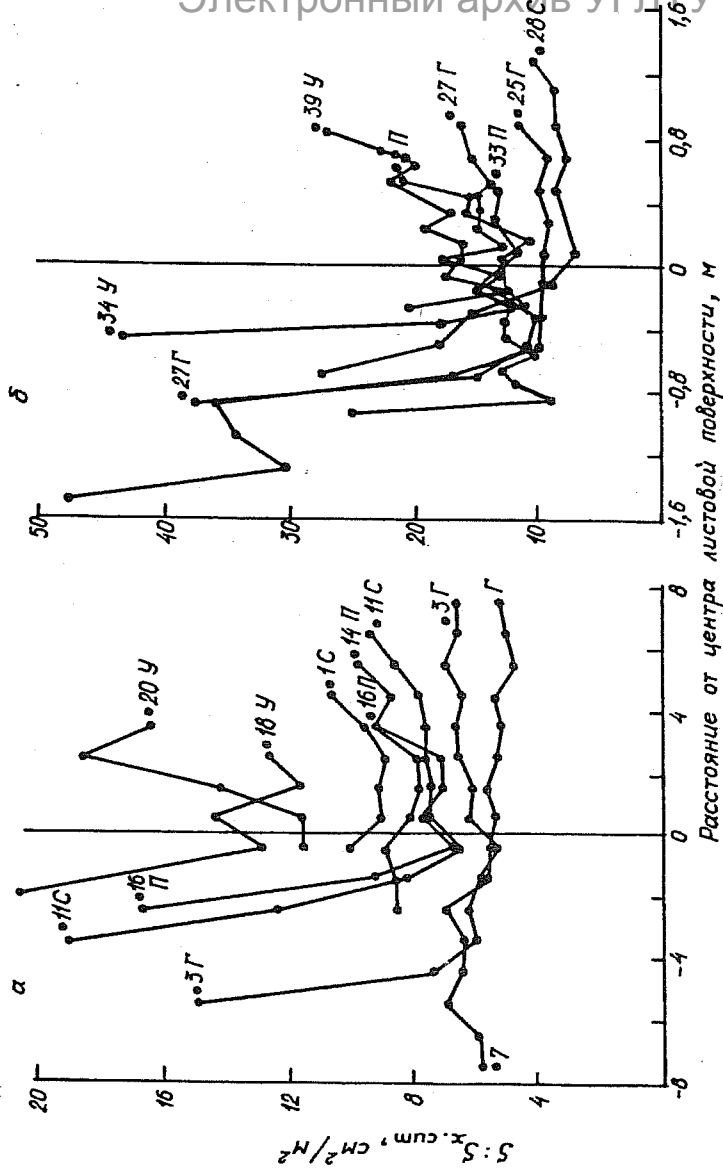


Рис. 17. Зависимость внутрикоронового отношения площади заболони к кумулятивной поверхности хвои от положения в кроне и положения дерева в пологе у восьми репрезентативных спелых (а) и шести репрезентативных молодых (б) сосен (Dean, Long, 1986):

Положительные значения абсциссы соответствуют нижней части кроны, отрицательные — верхней; положение дерева в пологе древостоя: Г — господствующее, С — господствующее, У — промежуточное, П — угнетенное; цифрами показаны номера модельных деревьев

водящей способности благоприятствуют длинные тонкостенные широкие трахеиды и она отрицательно связана с плотностью древесины (которая может отражать морфологию сосудов). Это означает, что физиологический баланс между потребностью кроны в воде и водопроводящей способностью ствола не может быть адекватно описан моделью “трубок”, предполагающей только одну количественную переменную — площадь сечения заболони. Необходимо еще учитывать и ее водопроводящую способность.

Вывод.

Между кумулятивной массой хвои дерева и площадью сечения заболони ствола в пределах его кроны существует тесная взаимосвязь. Однако она подвержена некоторому варьированию.

Спорные положения.

1. Согласно пайп-модели, площадь сечения ствола под кроной должна целиком состоять из водопроводящей ксилемы (заболони), что экспериментально подтверждено Л. К. Кайбияйненом и П. Хари (1985) для сосны обыкновенной. В то же время у старых деревьев сосны обыкновенной на болоте доля площади заболони под кроной составляет всего 35 % общей площади сечения, а протяженность ядра в кроне — 90 % общей длины последней.

2. В первом приближении зависимость кумулятивной поверхности (массы) хвои дерева от площади сечения заболони ствола в пределах кроны нескольких исследованных хвойных пород имеет линейный характер, но эта линейность нарушается в бессучковой зоне ствола. Последнее противоречит пайп-модели и нуждается в дополнительном изучении.

3. Исследование изменения отношения площади сечения заболони к кумулятивной поверхности хвои ($S/S_{x, cum}$) в связи с положением сечения ствола в кроне и с ранговым положением дерева в пологе показывает, что упомянутая выше линейная зависимость (например у сосны скрюченной) не соблюдается. Это следует из того факта, что отношение $S/S_{x, cum}$ имеет наибольшее значение у угнетенных деревьев и наименьшее — у господствующих и, кроме того, варьирует в пределах кроны отдельного дерева.

4. Отклонение взаимосвязи кумулятивной поверхности хвои и площади сечения заболони в пределах кроны от линейной фор-

мы (т.е. от пайп-модели) объясняют изменением водопроводящей способности заболони в пределах кроны в связи с изменением морфологии сосудов (Rogers, Hinckey, 1979; Whitehead, Jarvis, 1981; Brix, Mitchell, 1983; Albrektson, 1984). Однако имеется мнение, что кроме водопроводимости заболони необходимо учитывать также длину мутовочного междуузлия (Whitehead et al., 1984). Но, с другой стороны, можно утверждать, что длина мутовочного междуузлия (т.е. прирост в высоту) тесно связана с шириной годичного кольца, а последняя, в свою очередь, — с морфологией сосудов и проводимостью заболони (Albrektson, 1984). Круг, таким образом, замыкается, и нужны дополнительные исследования.

1.3.2. РЕГРЕССИОННОЕ ОБЪЯСНЕНИЕ МЕЖКРОНОВОГО ВАРЬИРОВАНИЯ ФИТОМАССЫ

В качестве одного из возможных приложений пайп-модели в количественной экологии растений К. Шинозаки с соавторами (Shinozaki et al., 1964) предложили инвариантный метод оценки фитомассы листьев и ветвей по диаметру у основания кроны, поддерживав тем самым некоторых авторов (Yamaoka, 1958). Было показано, что связь логарифма массы хвои и массы ветвей с логарифмом квадрата диаметра у основания кроны инвариантна относительно возраста и условий местопроизрастания, а также в пределах разных подвидов одной древесной породы. В то же время связь с логарифмом квадрата диаметра на высоте груди специфична по названным факторам (рис. 18, 19). Аналогичная более тесная связь массы хвои и ветвей с диаметром у основания кроны ($R^2 = 0,98$) в сравнении с зависимостью массы тех же фракций от диаметра на высоте груди ($R^2 = 0,90$) установлена для сосны ежовой (Loomis et al., 1966), а также для сосны ладанной (Blanche et al., 1985) и обыкновенной (Вомперский, Иванов, 1984; Кайбияйнен и др., 1986).

В. А. Усольцевым (1985а) был выполнен сравнительный анализ пригодности различных дендрометрических показателей ствола при оценке массы различных фракций дерева. Для этого в 45-летнем березняке порослевого происхождения на площади 0,16 га было сплошь срублено и обработано 104 дерева. Масса листвы, древесины и коры ветвей рассчитывалась в зависимости

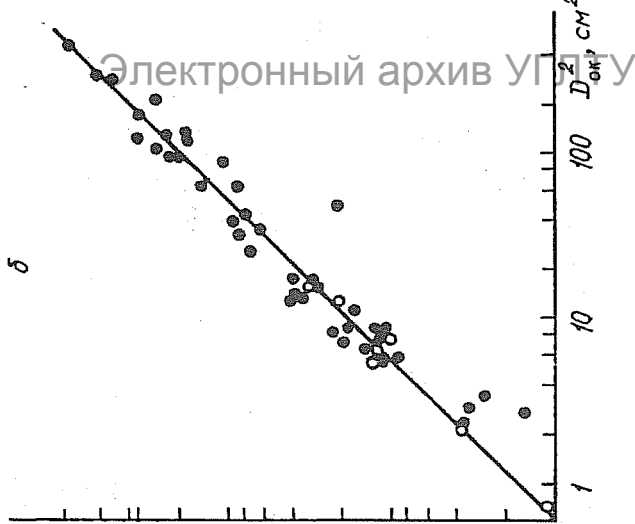
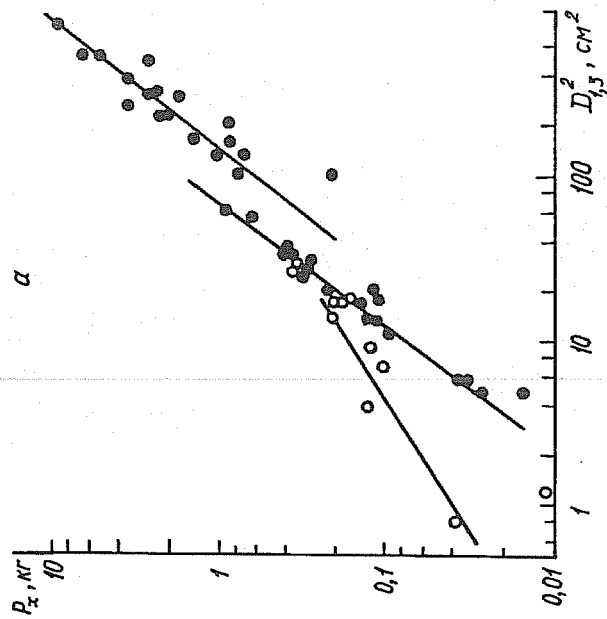


Рис. 18. Аллометрические зависимости массы листьев дерева в абсолютно сухом состоянии от диаметра ствола на высоте груди (а) и от диаметра у основания кроны (б) в березовых древостоях Хоккайдо (Shinozaki et al., 1964): 1 — *Betula platyphylla japonica* (45-летний древостой в Аспоро), 2 — *B. Maximowiczii* (43-летний древостой в Нипесоту), 3 — *B. Ermani* (18-летний древостой в Симизу), 4 — *B. Maximowiczii* (7-летний древостой)

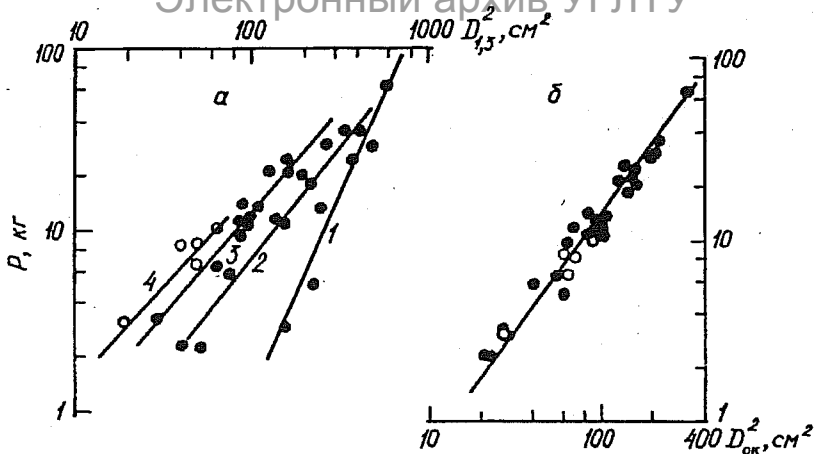


Рис. 19. Аллометрические зависимости массы скелета кроны дерева в свежем состоянии от диаметра ствола на высоте груди ($D_{1,3}^2$) (а) и от диаметра ствола у основания кроны ($D_{ок}^2$) (б) в культурах лиственницы японской в Нагано, Хонсю: 1 — 41-летний древостой в Сугадаире, 2 — 30-летний древостой в Усуде, 3 — 18-летний древостой в Ваде, 4 — 11-летний древостой в Усуде (Shinozaki et al., 1964)

от обычного диаметра на высоте груди ($D_{1,3}$) и от диаметра у основания кроны ($D_{ок}$) по уравнению (2). Оказалось, что при оценке массы листвы $D_{ок}$ не дает преимуществ перед $D_{1,3}$ и коэффициент детерминации в обоих случаях получен один и тот же — 0,939, равно как и ошибка уравнения — 0,097. Напротив, при оценке массы скелета кроны диаметр $D_{ок}$ оказался явно предпочтительнее: для древесины ветвей $R^2 = 0,931$ против 0,924 и для коры ветвей — 0,945 против 0,920. Соответственно меньше были и ошибки уравнений при использовании $D_{ок}$ в качестве независимой переменной.

Подобные результаты были получены В. Болдуином (Baldwin, 1989) при оценке массы крон в культурах сосны ладанной по 112 модельным деревьям, взятым из 12 древостоев в различных условиях произрастания в возрасте от 15 до 55 лет. Уравнение (2) при использовании в качестве независимой переменной диаметра $D_{ок}$ и площади заболони $S_{ок}$ у основания кроны дало для массы хвои значение коэффициента детерминации 0,82, а при использовании традиционного $D_{1,3}$ уравнение давало более точ-

ную оценку ($R^2 = 0,86$). При оценке массы ветвей (т.е. скелета кроны) результат получен противоположный: при включении $D_{ок}$ и $S_{ок}$ в уравнение в качестве независимых переменных R^2 составил соответственно 0,92 и 0,94, тогда как диаметр $D_{1,3}$ дает $R^2 = 0,91$.

Одна из причин подобного противоречия в информативности той или иной независимой переменной при оценке различных фракций крон может состоять в том, что разные фракции кроны отражают в своей фитомассе реакцию дерева на условия роста за периоды различной длительности. Возраст кроны соответствует возрасту нижней ветви, под которой измеряется диаметр $D_{ок}$, тогда как возраст хвой обычно не превышает у сосны 5—6 лет, а возраст листвы у березы равен одному году. Поэтому для оценки массы хвой и листвы в приведенных примерах диаметр $D_{ок}$ в качестве независимой переменной — не лучший вариант.

В большинстве случаев при оценке массы крон по диаметру ствола в качестве аппроксимирующего уравнения принимают аллометрическую функцию, однако С. Э. Вомперский и А. И. Иванов (1984) установили, что лучшая аппроксимирующая функция — это парабола II порядка. В их опыте она дала наименьшую остаточную дисперсию по сравнению с другими четырьмя функциями, в том числе и аллометрической.

Л. К. Кайбиянен с соавторами (1986) установили строго прямолинейную зависимость массы сухой хвой сосны (g), полученной от 122 деревьев, взятых в сосняках нескольких типов леса, от площади ($см^2$) проводящей заболони под кроной или между частично усохшими мутовками (рис. 20). Уравнение

$$P_x = 51,66 S; R^2 = 0,981, \quad (9)$$

как и приведенные выше соответствующие уравнения для ветвей, авторы считают характерным для сосны как вида. Относительная ошибка оценки массы хвой сосны 11 %. Экспериментальный материал был получен в широком диапазоне возраста и лесорастительных условий на территории Финляндии и Карелии.

Как уже отмечалось, объекты исследований Л. К. Кайбиянена с соавторами (1986) во всех отношениях адекватны постулированной К. Шинозаки с соавторами (Shinozaki et al., 1964) пайп-модели. В этом случае для получения массы хвой необходи-

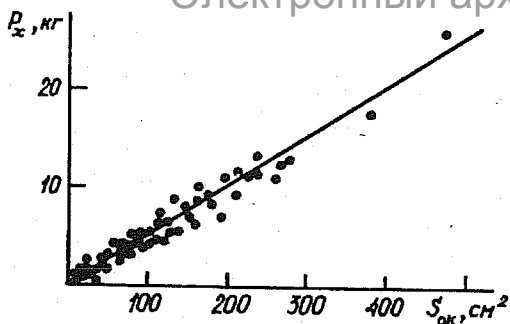


Рис. 20. Зависимость массы абсолютно сухой хвои дерева сосны обыкновенной от площади заболони под кроной в условиях Карелии и Финляндии (Кайбияйнен и др., 1986)

51,66 г/см². Предполагается, что этот коэффициент не зависит от размера дерева, его возраста и условий роста.

Однако исследования показывают, что постоянство названного коэффициента не всегда соблюдается, при этом линия регрессии не проходит через начало координат. Так, П. Маршан (Marchand, 1984) связь массы хвои (кг) в абсолютно сухом состоянии (P_x) с площадью заболони ($S_{ок}$), см², выразил уравнениями для пихты бальзамической

$$P_x = 0,155 S_{ок} - 1,426; R = 0,975, \quad (10)$$

для ели красной

$$P_x = 0,104 S_{ок} - 0,463; R = 0,947. \quad (11)$$

Подобную закономерность установили Т. Дин и Дж. Лонг для двух классов возраста сосны скрученной (рис. 21), при этом они поменяли местами зависимую и независимую переменные в уравнении связи. То же самое было подтверждено для сосны ладанной и нескольких южных твердолиственных пород (Dean, Long, 1986). Для спелого древостоя сосны скрученной получено уравнение

$$S_{ок} = 5,51 S_x + 23,52; R^2 = 0,99, \quad (12)$$

для молодняка

$$S_{ок} = 10,65 S_x + 1,97; R^2 = 0,99. \quad (13)$$

Отрицательный знак свободного члена в уравнениях (или поло-



Рис. 21. Взаимосвязь между площадью заболони ($S_{ок}$) у основания живой кроны и поверхностью хвои (S_x) спелых (а) и молодых (б) деревьев различного класса роста у сосны скрученной; вставки представляют увеличение заштрихованных площадок (Dean, Long, 1986)

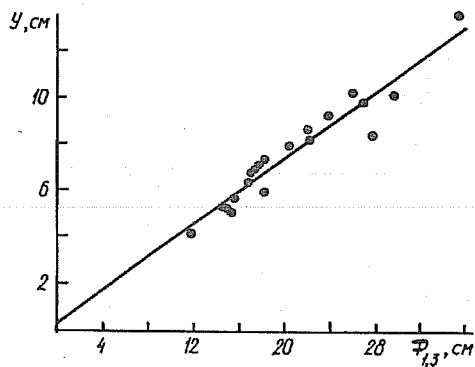


Рис. 22. Соотношение между толщиной заболони и диаметром на высоте груди в коре в 27-летнем древостое сосны ладанной (Blanche et al., 1984):
 $y = 0,36 D_{1,3} + 0,224, R = 0,964$

жи́тельный при замене мест переменных) означает, что у самых мелких деревьев фактические значения массы (поверхности) хвои выше значений, полученных по уравнениям, т.е. уравнения прямой линии занижают показатели у мелких деревьев, и постоянство переводного коэффициента, показанное Л. К. Кайбияйненом с соавторами (1986), обычно нарушается.

Учитывая это, Т. Дин и Дж. Лонг (Dean, Long, 1986) применили нелинейную регрессию в виде аллометрической функции (2) и получили для спелого сосняка

$$S_{ок} = 12,58 S_x^{0,82}; R^2 = 0,99, \tag{14}$$

для молодняка

$$S_{ок} = 13,42 S_x^{0,80}; R^2 = 0,99. \tag{15}$$

Константы полученных двух уравнений настолько близки, что фактически взаимосвязь одна и та же, независимо от возраста. Различие констант в первом случае (линейные уравнения) — следствие того, что данные для двух классов возраста не перекрываются. Данные для молодняка лежат в более крутой нижней части кривой, а для спелых деревьев — в верхней, более пологой ее части. В результате линейная регрессия для молодняка оказалась более крутой, чем для спелого древостоя.

Выводы.

1. Между массой кроны, с одной стороны, и диаметром $D_{ок}$ или площадью заболони $S_{ок}$, с другой, существует тесная взаимосвязь.

2. Масса скелета кроны всегда определяется более точно по диаметру $D_{ок}$ или площади заболони $S_{ок}$, нежели по диаметру $D_{1,3}$, поскольку возраст кроны (возраст нижней мутовки) соответствует числу годичных колец у основания кроны, а диаметр $D_{1,3}$ включает долю ядра, варьирующего в связи со многими факторами.

Спорные положения.

1. Нет единого мнения относительно связи массы хвои с определяющим фактором: в одних случаях лучшую оценку дает уравнение с диаметром $D_{ок}$ в качестве независимой переменной (Loomis et al., 1966; Вомперский, Иванов, 1984; Blanche et al., 1985; Кайбияйнен и др., 1986), в других — с диаметром $D_{1,3}$ (Baldwin, 1989), в третьих — с тем и другим диаметрами одинаково

во (Усольцев, 1985а). Причина этого может заключаться в наличии или отсутствии доли ядра в сечении ствола под кроной, в большем или меньшем расстоянии от диаметра $D_{ок}$ до диаметра $D_{1,3}$, степени соответствия возраста ассимиляционного аппарата дерева возрасту ствола под кроной и т.д. Необходимо уточнение названной связи по каждой породе в широком диапазоне возрастов и экологических условий.

2. Связь массы (поверхности) хвои с $D_{ок}$ или $S_{ок}$ обычно наилучшим образом описывается аллометрической функцией (2) (Shinozaki et al., 1964; Loomis et al., 1966; Dean, Long, 1986). Однако иногда лучший результат в сравнении с аллометрической функцией дает полином II порядка (Вомперский, Иванов, 1984), а иногда — прямая, проходящая через начало координат (Кайбийнен и др., 1986). Необходимо уточнить область применения аллометрической функции для описания названной связи для каждой породы.

1.4. СВЯЗЬ МАССЫ КРОНЫ С ПЛОЩАДЬЮ СЕЧЕНИЯ ЗАБОЛОНИ НА ВЫСОТЕ ГРУДИ

Замеры диаметра, а тем более площади сечения заболони у основания кроны, крайне нетехнологичны и трудоемки. Поэтому в поисках инвариантных зависимостей массы кроны от дендрометрических показателей ствола на основе пайп-модели внимание исследователей привлек показатель площади сечения заболони на высоте груди, который можно получить неdestructивным путем, т.е. без рубки дерева. В этом случае толщина заболони (и затем ее площадь) может быть определена по природным кернам — цилиндрикам, извлекаемым с помощью возрастного бурава из ствола в радиальном направлении.

В пределах одного древостоя толщина заболони тесно коррелирует с диаметром ствола на высоте груди (рис. 22). Ранее отмечалось, что точно так же тесно связана с диаметром ствола на высоте груди и масса кроны. Однако в древостоях иного возраста и в других условиях роста показанное на рис. 22 соотношение будет нарушаться, поскольку доля ядра на высоте груди варьирует в связи с названными факторами. Исходя из сказанного, можно предположить, что масса кроны точнее определяется по площади сечения заболони, а не по диаметру на высоте груди.

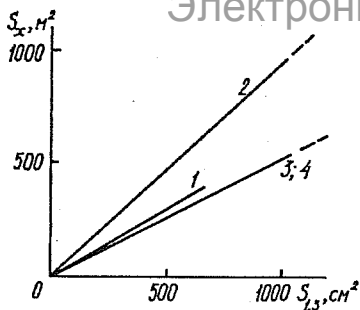


Рис. 23. Зависимость площади поверхности хвои от площади поперечного сечения заболони на высоте груди для четырех западных видов хвойных:

1 — можжевельник западный (Gholz, 1980), 2 — пихта дугласова, 3, 4 — сосна желтая и сосна скрученная (Grier, Waring, 1974)

Дж. Снелл и Дж. Браун (Snell, Brown, 1978) выполнили сравнительный анализ информативности двух названных показателей при оценке массы кроны семи хвойных

пород по 108 деревьям диаметром от 0,5 до 19,3 см. Ими установлено, что для дугласии, сосен желтой и западной лучшую оценку массы хвои и ветвей дает площадь сечения заболони ($R = 0,95 - 0,98$) и худшую — диаметр на высоте груди ($R = 0,67 - 0,93$). Правда, для туи, лиственницы и пихты двух подвидов оба показателя по информативности существенно не различались (соответственно $R = 0,87 - 0,98$ и $0,88 - 0,99$), что может быть связано с низкими значениями возраста и размеров деревьев у этих пород.

Зависимость массы (или поверхности) хвои (кг) от площади сечения заболони на высоте груди $S_{1,3}$ описывается обычно линейной функцией. Л. К. Кайбияйнен с соавторами (1986) приняли диапазон возрастов у сосны обыкновенной от подростка до спелого древостоя, при этом у небольших деревьев был невозможен замер диаметра на высоте груди. Поэтому в качестве контрварианта (в сравнении с диаметром под кроной) была принята площадь заболони не на высоте груди, а у корневой шейки — S_0 (см²). Полученное уравнение

$$P_x = 39,8 S_0; R^2 = 0,880 \quad (16)$$

намного уступает по показателю детерминации ранее приведенному уравнению (9), где в качестве независимой переменной была принята $S_{ок}$. Подобные линейные зависимости, исходящие из начала координат, получены для можжевельника западного ($R^2 = 0,96$) Х. Гольцом (Gholz, 1980) и для дугласовой пихты и сосны желтой ($R^2 > 0,96$) — К. Грайером и Р. Уорингом (Grier, Waring, 1974) (рис. 23).

Р. Уоринг с соавторами (Waring et al., 1982) исследовали линейные регрессии между площадью сечения заболони на высоте

Угловые коэффициенты регрессий $S_x \sim S$ для заболони, измеренной на высоте груди (K_1) и у основания кроны (K_2)

Порода	K_1	K_2
Пихта миловидная	0,63	0,64
Пихта великая	0,51	0,48
Гибрид пихты великой и одноцветной	0,40	0,48
Ель Энгельманна	0,34	0,35
Сосна желтая	0,19	0,25
Дугласова пихта	0,47	0,54
Тсуга западная	0,41	0,46

груди $S_{1,3}$ и общей поверхностью листы S_x у восьми западных хвойных пород (рис. 24). Все регрессии имели $R^2 \geq 95$, однако варьирование было намного больше, чем в регрессиях, описывающих внутрикроновое варьирование кумулятивной массы листы (см. рис. 15). Все линии регрессии исходят из начала координат, т.е. характеризуются лишь одной константой — угловым коэффициентом (K). В табл. 2 дается сравнение коэффициентов (K) регрессий для всех пород с независимой переменной, выраженной площадью заболони и измеренной по двум вариантам: на высоте груди (K_1) и у основания кроны (K_2).

Авторы установили, что от высоты груди вверх по стволу до основания кроны площадь сечения заболони уменьшается (например, у сосны желтой на 42 %). У разных пород это снижение тем больше, чем больше расстояние между высотой груди и основанием кроны. Измеряемые деревья названных восьми пород были сравнительно невелики, соответственно невелики и расстояния между основанием кроны и высотой груди. Поэтому различие угловых коэффициентов двух регрессий достоверно только у сосны желтой — около 25 %. У других пород изменение площади заболони от высоты груди до основания кроны варьирует в диапазоне от 17 до 5 %. Эти различия в процентном изменении площади заболони вдоль по стволу авторы считают причиной относительно большего варьирования относительно регрессий, представленных на рис. 24, в сравнении с регрессиями, описывающими внутрикроновое варьирование (см. рис. 15). На

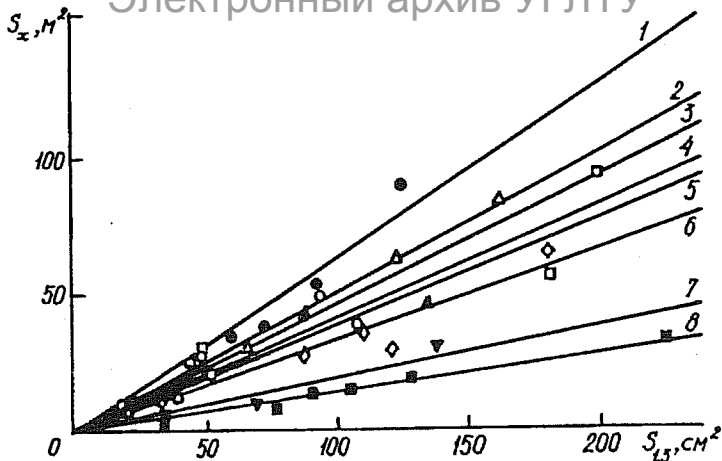


Рис. 24. Зависимость общей поверхности хвои от площади заболони на высоте груди:

Линии регрессии для тсуги Мертенса и сосны скрученной совпадают ($K = 0,16$ и $0,15$ соответственно): 1 — пихта миловидная, 2 — пихта великая, 3 — дугласия, 4 — тсуга западная, 5 — гибрид пихт великой и одноцветной, 6 — ель Энгельмана, 7 — сосна желтая, 8 — сосна скрученная (Waring et al., 1982)

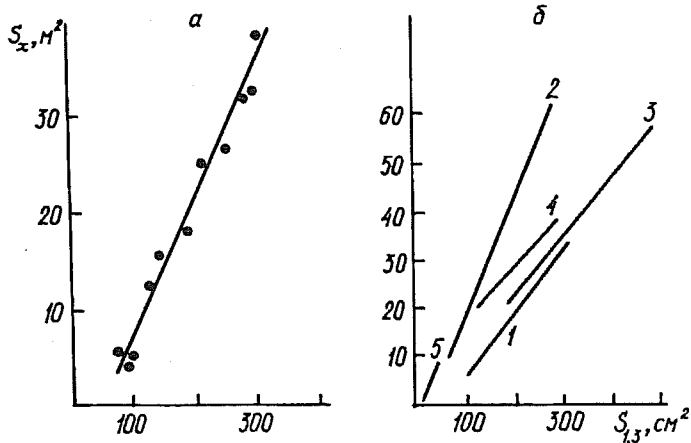


Рис. 25. Зависимость площади поверхности хвои в 40-летних культурах сосны четырех групп плотности на пробной площади 1 (а) и в пяти древостоях различных возрастов и типов леса (б) от площади сечения заболони на высоте груди; 1—5 — пробные площади (Whitehead, 1978); $y = 0,137x - 7,004$, $R^2 = 0,97$ (а)

основании изложенного авторы приходят к выводу, что связь массы кроны с площадью заболони $S_{1,3}$ не инвариантна и одной переменной $S_{1,3}$ недостаточно для оценки массы кроны.

Аналогичный вывод можно сделать по результатам исследования Д. Уайтхеда (Whitehead, 1978) в древостоях сосны обыкновенной. По 11 модельным деревьям, взятым на четырех пробных площадях в 40-летних культурах с густотой 608, 1178, 1725 и 3281 деревьев на 1 га (густотный опыт в одном типе лесорастительных условий), получены инвариантная зависимость S_x от $S_{1,3}$ (см²) (рис. 25, а) и соответственно инвариантное уравнение для массы сухой хвои (кг)

$$P_x = 0,028 S_{1,3} - 1,802; R^2 = 0,980. \quad (17)$$

Подобные тесные связи были выявлены в пределах каждого из пяти сосняков различного возраста и типа леса. Однако полученные уравнения специфичны для каждого древостоя (см. рис. 25, б).

Аналогичный результат получен А. Альбректсоном (Albrektson, 1984) для сосны обыкновенной в центральной Швеции (рис. 26) по 153 модельным деревьям, взятым в 16 древостоях в возрасте от 9 до 145 лет. Для каждого возраста линия регрессии специфична, а обобщенная регрессия — не инварианта. Линейную корреляцию между поверхностью (массой) хвои и площадью заболони $S_{1,3}$ установил также П. Маршан (Marchand, 1984). Он показал, что определение массы и поверхности хвои по $S_{1,3}$ всегда менее адекватно, нежели по $S_x^{\text{ок}}$: для пихты бальзамической R^2 равен в первом случае 0,946—0,942 во втором — 0,975—0,974; для ели красной соответственно 0,914—0,934 и 0,947—0,974. Судя по его результатам, ни одна линия регрессии не проходит через начало координат, что означает отступление от линейной зависимости у небольших деревьев (рис. 27).

Таким образом, линейные регрессии $S_x \sim S_{1,3}$ или $P_x \sim S_{1,3}$ в общем случае при расчете их методом наименьших квадратов не проходят через начало координат (см. рис. 25—27) и изменяют угол наклона в пределах одной породы в разных условиях роста. Они не инварианты. Поэтому, как и при оценке массы кроны по площади заболони у ее основания, в работах последних лет все большее применение в подобных исследованиях находит аллометрическая функция (Dean, Long, 1986; Baldwin, 1989; Рождественский и др., 1991).

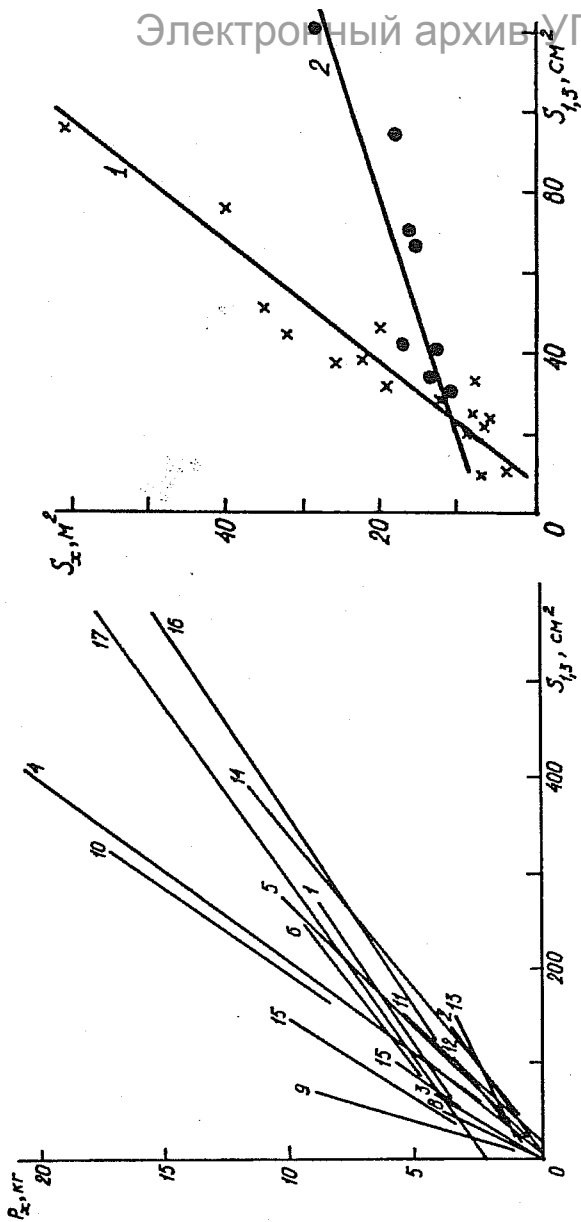


Рис. 26. Частные регрессии между абсолютно сухой массой хвой и площадью сечения заболони на высоте груди по 16 древостоям сосны обыкновенной:
1—16 — регрессии, 17 — обобщённая регрессия (Алbreкxон, 1984)

Рис. 27. Зависимость поверхности хвой от площади заболони на высоте груди для пихты бальзамической (1) и ели красной (2) (Marshall, 1984)

В целом можно сделать вывод, что масса кроны определяется по площади сечения заболони на высоте груди с большей точностью, чем по диаметру в той же точке ствола, но с меньшей точностью, чем по площади заболони (или диаметру) у основания кроны. Однако не все полученные на сегодня результаты согласуются с таким выводом. Так, В. Болдуин (Baldwin, 1989), оценивая массу крон по площади сечения заболони в различных точках ствола, получил в культурах сосны ладанной противоречивые результаты: подтверждение вывода при оценке массы ветвей и расхождение с ним при оценке массы хвои. Аллометрическое уравнение для определения массы ветвей по площади заболони $S_{ок}$ дает более точную оценку, чем по площади заболони $S_{1,3}$ ($R^2 = 0,94$ против $0,92$). Уравнение же для массы хвои, наоборот, дает более точную оценку по площади заболони $S_{1,3}$, чем по $S_{ок}$ ($R^2 = 0,85$ против $0,82$). Последний вывод согласуется с результатами С. Э. Вомперского и А. И. Иванова (1984) по болотным соснякам. Оценивая массу хвои по ее связи с $S_{1,3}$, выраженной уравнением параболы II порядка, они получили остаточную дисперсию, меньшую, чем при оценке того же показателя по $S_{ок}$.

Чем можно объяснить подобные контринтуитивные результаты, входящие в противоречие как с теорией, так и с экспериментальными ее подтверждениями? Специфичный вывод В. Болдуина может быть следствием того, что константы уравнений он рассчитывал по преобразованным (логарифмированным) опытным данным, а коэффициенты детерминации и ошибки — по исходным (непреобразованным) данным, т.е. совершенно по другому массиву данных.

У спелых и перестойных сосен на болоте (Вомперский, Иванов, 1984) доля заболони на высоте груди составляет от 33 до 85 %, а у основания кроны — от 35 до 86 % (рис. 28). Иными словами, диапазон варьирования доли заболони под кроной близок или превышает таковой на высоте груди. В результате оба показателя имеют значительную долю варьирования, которая не связана с положением сечения по высоте ствола, а также с массой хвои. Очевидно, в таком случае необходим учет дополнительных факторов.

Однако большинство исследователей, пытавшихся при оценке массы кроны сочетать теоретическую обоснованность измерения площади заболони с простотой измерения последней по кернам, каждый по-своему объясняют меньшую информатив-

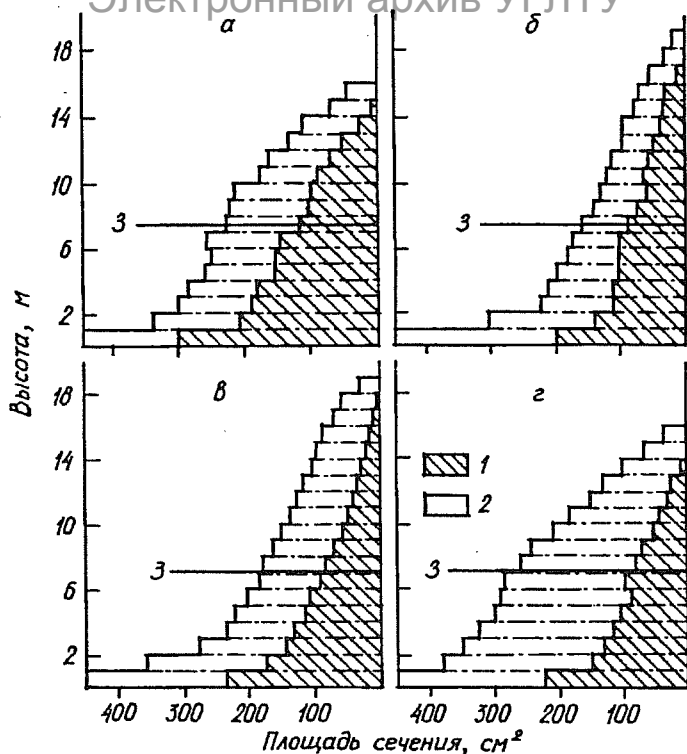


Рис. 28. Вертикальное распределение площади сечения ядра (1) и заболони (2) в стволе сосен одного диаметра (21 см), но с разной массой хвои: *а-г* — модельные деревья: *а* — № 25 (250 лет, $S_{1,3} = 126 \text{ см}^2$, масса хвои — 2,8 кг), *б* — № 20 (соответственно 140; 165; 3,6), *в* — № 17 (140; 183; 5,0), *г* — № 5 (120; 233; 7,6); 3 — высота начала кроны — 7—8 м (Вомперский, Иванов, 1984)

ность $S_{1,3}$ в сравнении с $S_{\text{ок}}$ и обосновывают дополнительный учет того или иного дендрометрического показателя.

Согласно пайп-модели, площадь сечения заболони у основания кроны должна соответствовать площади заболони у основания ствола. Однако все экспериментальные данные свидетельствуют об увеличении не только сердцевины, но и заболони в направлении от основания кроны к основанию дерева (Marchand, 1984; Waring et al., 1982; Dean, Long, 1986; Long et al., 1981; Вом-

перский, Иванов, 1984). Исхода из механической модели формирования ствола дерева под действием ветровой нагрузки, для обеспечения равного сопротивления изгибу высота любого сечения ствола над уровнем почвы должна быть обратно пропорциональна кубу диаметра ствола в этом сечении, и эта закономерность подтверждена экспериментально (Long et al., 1981). Поскольку площадь поперечного сечения заболони, необходимой для обеспечения влагой транспирирующей хвои, недостаточна для обеспечения равного сопротивления изгибу от ветровой нагрузки, то необходимая для этого ксилема в нижней части ствола представлена непроводящей сердцевиной (ядром). Дж. Лонг с соавторами (Long et al., 1981) полагают, что каким бы ни был действительный механизм образования ядра, переход заболони в сердцевину на участках ствола, испытывающих механическую нагрузку, оперативно приспособливает дерево к необходимости равного сопротивления изгибу ствола и обеспечения хвои влагой.

Однако обеспечение достаточного сопротивления изгибу в нижней части ствола может происходить за счет прироста заболони в низу ствола, а не только за счет формирования конуса нарастания и постепенного перехода заболони в ядро, более или менее сопряженного с отмиранием нижних ветвей кроны. В лесоводстве известно перераспределение радиального прироста в нижнюю часть ствола (световой прирост) при разреживании и, следовательно, при увеличении ветровой нагрузки. В этом случае прирост заболони в нижней части ствола будет менее адекватным приросту хвои, нежели прирост заболони под кроной.

Л. К. Кайбияйнен с соавторами (1986) выдвигают свою версию меньшей информативности площади заболони в нижней части ствола по сравнению с $S_{ок}$: прирост $S_{ок}$ динамично приспособливается к изменению экологических условий путем более или менее интенсивного отмирания нижней мутовки и соответствующего сдвига точки замера диаметра ствола (площади заболони). Прирост заболони $S_{1,3}$ более инерционен за счет разницы в приросте ствола и ядра. У стареющего дерева прирост хвои равен ее опадку, но прирост заболони все равно имеет место.

Однако, если это и справедливо, то для локальных условий исследований авторов, поскольку именно у перестойных сосен С. Э. Вомперский и А. И. Иванов (1984) выявили наибольшую информативность площади заболони $S_{1,3}$ по сравнению с $S_{ок}$ при оценке массы хвои.

П. Маршан (Marchand, 1984) меньшую пригодность площади заболони $S_{1,3}$ в сравнении с $S_{ок}$ связывает с относительно высокой изменчивостью площади заболони в бессучковой зоне ствола. Он полагает, что она не зависит от длины ствола и, возможно, отражает потерю тканей проводящей ксилемы вследствие своеобразной кавитации (образования полостей) в древесине.

Р. Уоринг с соавторами (Waring et al., 1982) рекомендуют при оценке массы и поверхности листвы по взаимосвязи ее с площадью заболони на высоте груди учитывать также сбег площади заболони. Они установили, что масса хвои, отнесенная к площади заболони, увеличивается по мере подъема от высоты груди к основанию кроны. Они не объясняют этот феномен, однако А. Альбректсон (Albrektson, 1984) указывает на хорошо известный факт, что вверх по стволу увеличивается ширина годичного кольца и вместе с ней — водопроводящая способность заболони, компенсирующая снижение площади последней.

Р. Роджерс, Т. Хинкли (Rogers, Hinckley, 1979) и А. Альбректсон (Albrektson, 1984) рассматривают различия во взаимосвязи заболони и листвы не только в пределах дерева, но и в более широком экологическом плане и связывают эти различия с морфологией сосудов. Обзор литературы по водопроводимости заболони, выполненный Д. Уайтхедом и П. Джервисом (Whitehead, Jarvis, 1981), показал, что водопроводящей способности благоприятствуют длинные тонкостенные широкие трахеиды и названная способность отрицательно связана с плотностью древесины, а последняя — с шириной годичного кольца (Ericson, 1966; Полубояринов, 1976). В опыте с древостоями разной густоты (Whitehead, 1978) масса хвои, отнесенная к площади заболони на высоте груди, систематически увеличивается с $15,5 \text{ г/см}^2$ в наиболее загущенном варианте (3281 деревьев на 1 га) до $26,6$ в разреженном (608 деревьев на 1 га). Поскольку все деревья в опыте одновозрастные и средний диаметр увеличивается с расстоянием между деревьями, масса хвои, отнесенная к площади заболони, возрастает с шириной годичного кольца.

Более низкий коэффициент детерминации при оценке массы кроны по площади заболони $S_{1,3}$ в сравнении с $S_{ок}$ Т. Дин и Дж. Лонг (Dean, Long, 1986) объясняют сочетанием двух воздействий: изменением площади заболони в пределах ствола и варьированием длины бессучковой зоны. Варьирование у сосны скрученной объясняется в основном включением в регрессион-

ную модель расстояния от высоты груди до середины кроны. В противоположность утверждению Р. Уоринга (Waring, 1983) они полагают, что сбег заболони у ствола сосны скрученной не является постоянным и не связан с расстоянием до основания кроны, а, скорее всего, изменяется криволинейно и зависит от расстояния до середины кроны.

Выводы.

1. Как правило, масса кроны оценивается по площади заболони на высоте груди с большей точностью, чем по диаметру на той же высоте, но с меньшей точностью, чем по площади заболони (диаметру) у основания кроны. Исключение из этого правила составляют случаи, когда диапазон варьирования доли заболони ствола под кроной близок к таковому на высоте груди либо когда сравнение названных вариантов некорректно.

2. Линейная связь массы (поверхности) листвы с $S_{1,3}$ не обеспечивает соответствия фактическим значениям массы у небольших деревьев. Более корректна для описания названной связи аллометрическая функция.

3. Упомянутая выше взаимосвязь не инвариантна для породы. Для точной оценки массы кроны одного показателя $S_{1,3}$ обычно недостаточно и необходимо включать дополнительные факторы, учитывающие изменение морфологии сосудов вдоль по стволу.

Спорные положения.

1. Л. К. Кайбияйнен с соавторами (1986) меньшую информативность $S_{1,3}$ в сравнении с $S_{ок}$ при оценке массы кроны объясняют тем, что колебания прироста хвои в большей степени сопряжены с приростом $S_{ок}$, нежели с $S_{1,3}$. Например, у стареющего дерева прирост хвои равен нулю, а прирост заболони $S_{1,3}$ все равно имеет место. Однако именно у перестойных сосен С. Э. Вомперский и А. И. Иванов (1984) установили наибольшую информативность площади заболони $S_{1,3}$ по сравнению с $S_{ок}$ при оценке массы хвои.

2. П. Маршан (Marchand, 1984) связывает упомянутый феномен с потерей тканей проводящей ксилемы вследствие образования полостей в древесине, но не с изменением длины бессучковой зоны ствола. Напротив, Т. Дин и Дж. Лонг (Dean, Long, 1986) объясняют это варьированием длины бессучковой зоны и изменением площади заболони в пределах ствола.

Электронный архив УГПТУ
1.5. МНОГОМЕРНЫЕ МОДИФИКАЦИИ
ПАЙП-МОДЕЛИ

Итак, мы сделали вывод, что одна только площадь заболони не всегда обеспечивает достаточно строгую инвариантную оценку массы кроны дерева. Следовательно, вопрос вновь сводится к многомерному (многофакторному) регрессионному моделированию, когда приходится опять решать проблему выбора простой или сложной модели путем малых или больших трудозатрат при той или иной точности оценки. Желательно при этом, чтобы набор определяющих факторов был мотивирован биологически, а сам процесс формализации явления не был бы целиком возложен на компьютер.

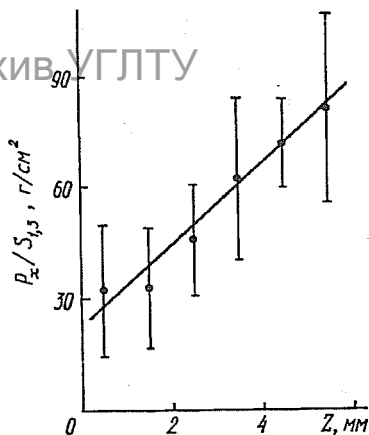
Именно по такому пути на основе модификации улучшения пайп-модели пошли Т. Дин и Дж. Лонг (Dean, Long, 1986). Они взяли за основу исходный принцип пайп-модели, т.е. парную связь листовой поверхности (m^2) с площадью заболони на высоте груди ($см^2$), и исходя из изложенных соображений, дополнили ее вторым фактором — расстоянием от высоты груди до середины кроны (m), или центра листовой поверхности (LC). Предложена модель

$$S_x = 0,028 \cdot S_{1,3}^{1,56} \cdot LC^{-0,74}; R^2 = 0,990, \quad (18)$$

количественно подтверждающая, что при одном и том же значении $S_{1,3}$ листовая поверхность дерева снижается по мере увеличения расстояния от высоты груди до центра листовой поверхности. Модель в высшей степени адекватна, тем не менее необходимо отметить, что она имеет локальное значение, поскольку получена по одному древостою, без учета возможных отклонений в связи с действием возраста и экологических факторов. Вторая же модель — для молодняка, предложенная упомянутыми авторами, не сопоставима с (18), поскольку предполагает измерение площади заболони на высоте 0,25 м от основания ствола. Кроме того, точный замер расстояния от высоты груди до середины листовой поверхности у растущих деревьев, по-видимому, невозможен.

Представляется биологически более обоснованным метод модификации пайп-модели, предложенный А. Альбректсоном (Albrektsen, 1984) (рис. 29). Рассматривая в качестве косвенного

Рис. 29. Сухая масса хвои, отнесенная к площади сечения заболони на высоте груди, по одномиллиметровым градициям средней ширины годичного кольца заболони (Z) и линия обобщающей регрессии (19) (данные по 153 деревьям из 16 древостоев сосны обыкновенной разного возраста) (Albrektsen, 1984)



способа учета морфологии сосудов измерение средней ширины годичного кольца заболони Z (мм), он предложил уравнение

$$P_x / S_{1,3} = 21,9 + 110,4 \cdot Z; \quad R^2 = 0,510. \quad (19)$$

В данном случае экспериментальный материал представлен возрастным рядом от 9 до 145 лет. Ошибка определения (коэффициент вариации, по выражению автора) массы хвои (г) дерева составила 35 %, что ниже, чем в парной связи

$$P_x = 2054,8 + 27,2 \cdot S_{1,3}; \quad R^2 = 0,632, \quad (20)$$

где ошибка составила 44 %. Меньший коэффициент R^2 в этом случае не говорит о меньшей адекватности модели (19), поскольку он выведен не для абсолютного значения P_x , а для относительного $P_x / S_{1,3}$. По существу, модель (19) является двухфакторной относительно P_x , но один из факторов перенесен автором в левую часть уравнения. Это жестко связало соотношение $P_x \sim S_{1,3}$ на фоне варьирования радиального прироста Z , чего в действительности, по-видимому, нет. Кроме того, модель непригодна для низких значений Z , так как при $Z \rightarrow 0$, $P_x / S_{1,3} \rightarrow 21,9 \text{ г/см}^2$. Как будет показано в гл. 2, недостаточно обоснованным можно считать измерение среднего годичного кольца всей заболони, а не за последние, скажем, 5—10 лет.

П. Уэст и К. Уэллс (West, Wells, 1990) на основе анализа обширной литературы пришли к заключению, что соотношение $P_x \sim S_i^x$ (где P_x — масса листвы эвкалипта в абсолютно сухом состоянии (кг); S_i^x — площадь сечения заболони (м^2) в i -м сечении ствола между его основанием и основанием кроны) в различных ус-

ловиях произрастания дерева получает смещения, обусловленные изменением водопроводящей способности заболони. Приняв отношение P_x/S_i в качестве характеристики проводящей способности заболони, они по 42 модельным деревьям эвкалипта из 8—20-летних культур вывели зависимость

$$\ln(P_x/S_i) = a_0 + a_1 \ln(H - X), \quad (21)$$

где H — высота дерева, м; X — расстояние i -го сечения от основания ствола, м. Установив зависимости констант a_0 и a_1 от возраста дерева A (лет) и диаметра $D_{1,3}$ (см)

$$a_0 = f[\ln A, (\ln A)^2], \quad (22 \text{ a})$$

$$a_1 = f(\ln D_{1,3}), \quad (22 \text{ b})$$

они предложили уравнение

$$\ln(P_x/S_i) = 25,5 - 14,0 \ln A + 2,57 (\ln A)^2 - 1,60 \ln(H - X) + 0,429 \ln D_{1,3} \cdot \ln(H - X). \quad (23)$$

Точность оценки массы листвы по уравнению (23), проверенная на случайной выборке 38 деревьев эвкалипта, составила 8 %.

В. Болдуин (Baldwin, 1989) предпринял попытку сравнительного анализа информативности диаметра ствола и площади заболони на двух уровнях — высоте груди и у основания кроны, т.е. основных определяющих факторов, обсуждаемых в разд. 1.3. и 1.4. Он исследовал совместное влияние на массу хвои и ветвей в культурах сосны ладанной двух из названных четырех факторов попарно, например, $P_x = f(D_{1,3}, D_{ок})$; $P_x = f(D_{1,3}, S_{ок})$ и т.д. с последовательным добавлением двух вспомогательных факторов — H (высоты дерева) и LC . Ранее уже упоминался парадоксальный вывод названного автора о преимуществе диаметра на высоте груди при оценке массы хвои дерева. Исследование многомерных связей еще раз подтвердило некорректность выводов В. Болдуина (Baldwin, 1989): при включении в уравнение дополнительных статистически значимых переменных, как правило, возрастает стандартная ошибка и снижается коэффициент детерминации (согласно автору, индекс соответствия). Причина этих парадоксов состоит в том, что значимость переменных ус-

танавливается по массиву преобразованных (логарифмированных) данных, а коэффициент детерминации — по исходному массиву данных. Если признавать наличие биологически обусловленной статической аллометрии (Мина, Клевезаль, 1976; Кофман, 1986), то совершенно необъяснимо, почему В. Болдуин не ограничивается введением поправок на логарифмирование, а идет на применение столь сомнительного приема.

Выводы.

1. Сложность ксилемы как биологической системы является причиной того, что попытки свести все многообразие функциональных связей дерева к инвариантным зависимостям на базе пайп-модели очень часто не удаются.

2. Однако применение пайп-модели способствует уменьшению количества определяющих факторов и упрощению структуры модели без снижения точности последней.

3. Системный подход в его простейшей реализации — многомерном регрессионном моделировании — остается пока наиболее простым и приемлемым методом описания структурно-функциональных взаимосвязей дерева.

1.6. ПАЙП-МОДЕЛЬ И РЕКУРРЕНТНАЯ СИСТЕМА РЕГРЕССИЙ

Авторы пайп-модели (Shinozaki et al., 1964) в своей работе четко разделили процедуры расчета инвариантной регрессии для определения массы кроны и установления зависимости диаметра $D_{ок}$ от диаметра $D_{1,3}$ на срубленных модельных деревьях данного древостоя. Однако позднее при обсуждении этой проблемы две названные процедуры предполагались совмещенными, т.е. осуществляемыми одновременно в конкретном древостое. Так, Т. Сато (Sato, 1970) полагал, что пайп-модель хороша в теории, но трудно или вовсе не реализуема на практике. Трудности возникают при составлении таблиц фитомассы на уровне древостоя, поскольку в этом случае измерить диаметры под кроной у всех растущих деревьев невозможно. Если же диаметр под кроной непосредственно не измеряется, а оценивается по взаимосвязи с диаметром на высоте груди, полученной по модельным деревьям (Yamaoka, 1958), то тогда, по мнению Т. Сато, метод ничем не отличается от исходного использования диаметра

на высоте груди. Иными словами, принцип инвариантности оказывался в таком случае скомпрометированным всеми недостатками диаметра $D_{1,3}$ в качестве независимой переменной. Соотношение между диаметром $D_{1,3}$ и диаметром $D_{ок}$ зависит от сбега ствола и различается от древостоя к древостою, обуславливая значительные ошибки (Satoo, Senda, 1966). Однако Т. Сато (Satoo, 1970) считает пайп-модель весьма полезной при непродуктивной (без рубки деревьев) оценке массы листвы на постоянных пробных площадях.

О. С. Ватковский (1968), исходя из пайп-модели, установил, что масса кроны дуба наиболее точно определяется по суммарной площади сечения ветвей. Поскольку измерение последнего показателя очень трудоемко, то в поисках способа косвенного его определения расчетным путем он пытается, согласно пайп-модели, использовать для этой цели площадь сечения $S_{ок}$ и обнаруживает, что последняя в среднем на 42 % превышает суммарную площадь сечения ветвей первого порядка $\Sigma_{об}$, тогда как, согласно пайп-модели, названные два показателя должны быть равны. В этой связи он отказывается от инвариантной взаимосвязи $\Sigma S_{об} (см^2) \sim S_{ок}$ и принимает за основу зависимость

$$\Sigma S_{об} = a_1 \cdot S_{1,3}^0, \quad (24)$$

где $S_{1,3}^0$ — площадь сечения ствола на высоте 1,3 м, $см^2$.

Уравнение (24), не инвариантно, а закономерно изменяется с возрастом по мере нарастания сердцевинной части ствола: значение углового коэффициента a_1 для возраста 25 лет равно 0,84; для 57 — 0,49; для 74 — 0,47 и для 183 — 0,45. Таким образом, связь с возрастом прослеживается отчетливо, и хотя сам автор не предлагает двухфакторную зависимость $\Sigma S_{об}$ от площади сечения $S_{1,3}^0$ и возраста дерева A , эту связь мы можем выразить в общем виде:

$$\Sigma S_{об} = f(S_{1,3}^0, A). \quad (25)$$

Таким образом, можно считать, что О. С. Ватковский (1968) впервые реализовал двухэтапную процедуру определения массы кроны на основе пайп-модели, о возможности которой в самом начале писали авторы названной модели. Упомянутая двухэтапная процедура представляет цепочку уравнений (рекуррентную систему), в которой зависимая переменная первого уравнения входит во второе в качестве независимой переменной:

$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P_i = f(\Sigma S_{\text{об}}) \\ \uparrow \\ \text{II. } \Sigma S_{\text{об}} = f(S_{1,3}^0, A) \end{array} \right\} \quad (26)$$

Уравнение I в системе (26) — основное. В данном случае это инвариантная зависимость массы фракции кроны дуба от суммарной площади сечений ветвей. Уравнение II — вспомогательное, цель его — косвенный расчет трудно измеряемого показателя $\Sigma S_{\text{об}}$. Оно имеет локальное значение, поскольку рассчитывается для каждого древостоя отдельно и, кроме того, независимые переменные в таком уравнении могут быть заменены другими легко измеряемыми дендрометрическими показателями. Стрелка показывает последовательность расчета и табулирования уравнений. Иными словами, уравнение I в системе (26) имеет более общий характер по сравнению с II, а поскольку одному уравнению I может соответствовать несколько уравнений II, рекуррентная система всегда многовариантна. Уравнения, подобные I и II в системе (26), широко применяют в эконометрии и называют взаимозависимыми (Четыркин, 1977), либо одновременными (Маленко, 1975, 1976; Джонстон, 1980; Ферстер, Ренц, 1983; Айвазян и др., 1985).

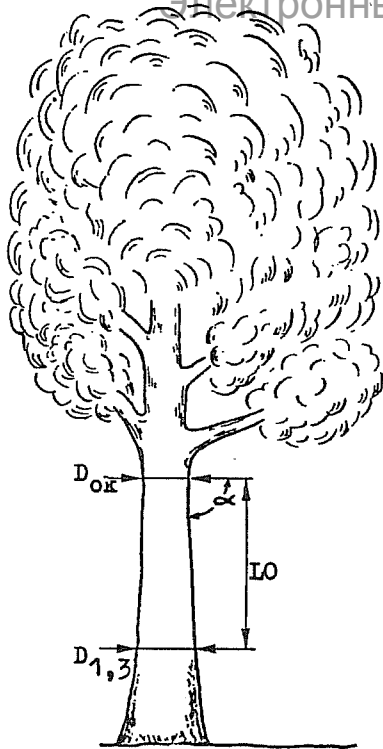
В наших предыдущих работах (Усольцев, 1985б, 1988; Usol'tsev, 1989, 1990) при оценке различных трудно измеряемых показателей фитомассы ветвей, крон деревьев и древостоев предложено около 20 рекуррентных регрессионных систем, в том числе более сложных — трех- и четырехэтапных. Недавно анализ возможностей применения таких систем уравнений при моделировании лесных насаждений был выполнен Б. Е. Бордерсом (Borders, 1989).

Рекуррентный принцип при оценке площади и абсолютно сухой массы (г) листвы березы на основе пайп-модели был реализован также М. В. Козловым и И. В. Соколовой (1984). Они вывели инвариантную зависимость

$$P_x = 8,995 \cdot D_{\text{ок}}^2 \quad (27)$$

общую для берез различных видов, и вспомогательную зависимость $D_{\text{ок}} \sim D_{1,3}$ с учетом сбег бессучковой зоны ствола (рис. 30). Если Т. Сато и М. Сенда (Sato, Senda, 1966) отрицали нали-

Рис. 30. Схема измерений параметров дерева (Козлов, Соколова, 1984)



чие какой-либо закономерности в сбеге ствола бесчучковой зоны, то М. В. Козлов и И. В. Соколова (1984) установили тесную взаимосвязь сбега с диаметром ствола на высоте груди (рис. 31) и вывели зависимость

$$D_{ок} = f(D_{1,3}, LO), \quad (28)$$

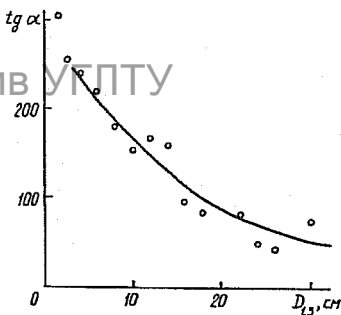
где LO — расстояние от высоты груди до основания кроны. В результате авторами составлена таблица для определения массы листвы березы по двум легко измеряемым показателям.

С. Г. Рождественский с соавторами (1991) и Т. А. Гульбе с соавторами (1991) развили дальше представления о постоянстве соотношений между дендрометрическими и продукционными показателями деревьев. Для

каждой из трех мелколиственных пород (березы повислой, ольхи серой и осины) они рассмотрели приблизительно инвариантные зависимости между массой листвы и скелета кроны, с одной стороны, и площадью сечения ствола под кроной $S_{ок}^0$ — с другой, выраженные аллометрической функцией (2). Подобные зависимости установлены и для оценки массы тех же фракций по суммарной площади сечения ветвей I порядка $\Sigma S_{ов}$ (рис. 32). С одной стороны, зависимости второго рода более корректны и точны, поскольку связь на уровне суммарных показателей ветвей более непосредственна, чем связь на уровне кроны в целом. Но с другой, измерение суммарной площади сечения ветвей $\Sigma S_{ов}$ намного более трудоемко, чем взятие одного замера $S_{ок}^0$. В итоге для оценки массы фракции кроны P_i авторы исследовали и предложили две двухэтапные рекуррентные регрессионные системы:

Рис. 31. Зависимость тангенса угла наклона образующей ствола березы к горизонтали от диаметра ствола (Козлов, Соколова, 1984).

$$\operatorname{tg} \alpha = 0,215 D_{1,3}^2 - 14,27 D_{1,3} + 286,7$$



$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P_i = f(S_{\text{ок}}^0) \\ \uparrow \\ \text{II. } S_{\text{ок}}^0 = f(D_{1,3}) \end{array} \right\} (29)$$

и

$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P_i = f(\Sigma S_{\text{ов}}) \\ \uparrow \\ \text{II. } \Sigma S_{\text{ов}} = f(D_{1,3}) \end{array} \right\} (30)$$

в которых первые уравнения инвариантны для породы, а последние — локальны, определяемы по каждому отдельному древостою. Табулируя их по ступеням толщины, затем умножая полученные значения на число деревьев в соответствующей ступени и суммируя результаты для всех ступеней, получали итоговые значения массы кроны на 1 га.

Проверка двухэтапных регрессионных систем на довольно обширном экспериментальном материале (Гульбе и др., 1991)

показала приемлемую точность обеих, но вторая давала меньшую ошибку. Поскольку при усреднении результатов оценки массы кроны, полученных по двум регрессионным

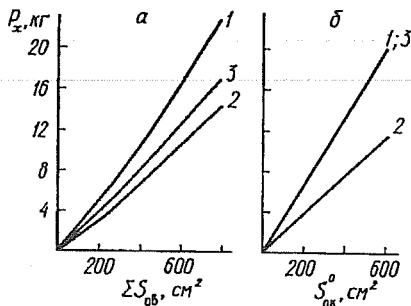


Рис. 32. Зависимость массы листьев деревьев от суммы площадей сечений ветвей I порядка (а) и от сечения ствола под кроной (б):

1 — береза, 2 — ольха серая, 3 — осина (Рождественский и др., 1991)

системам, ошибки взаимно нейтрализуются, авторы рекомендуют применять обе системы для повышения надежности результата.

Измерение диаметров всех ветвей I порядка у всех модельных деревьев в древостое довольно трудоемко. Поэтому Т. А. Гульбе с соавторами (1991) рассчитана дополнительная инвариантная аллометрическая зависимость (1) (см. рис. 3), благодаря которой регрессионная система (30) модифицируется и приводится к трехэтапной процедуре

$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P_i = f(\Sigma S_{\text{ов}}) \\ \uparrow \\ \text{II. } \Sigma S_{\text{ов}} = f(S_{\text{ок}}^0) \\ \uparrow \\ \text{III. } S_{\text{ок}}^0 = f(D_{1,3}) \end{array} \right\} \quad (31)$$

Выводы.

1. Рекуррентный регрессионный принцип применяется сравнительно давно в различных областях знаний. Однако в развитии представлений о постоянстве соотношений между дендрометрическими и продукционными показателями деревьев (пайп-модель) применение названного принципа было не столько осознанным и целенаправленным, сколько стихийным и интуитивным.

2. Регрессионно-рекуррентный метод недостаточно нагляден и очевиден, поэтому исследователи подходили к его реализации каждый самостоятельно и не использовали предыдущий опыт коллег, хотя в проведении работ имелся определенный разрыв во времени.

ЭЛЕКТРОННЫЙ ПРИМЕР
МАССА КРОНЫ И ОБЪЕМНЫЙ
ПРИРОСТ СТВОЛА2.1. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО ФЛОЭМНОМУ
ТРАНСПОРТУ

В основе пайп-модели лежит структурно-функциональная связь дерева, определяющая прямое воздействие к с и л е м н о г о транспорта воды на массу кроны. В предыдущем разделе было показано, что пайп-модель недостаточна для однозначного во всех условиях (инвариантного) описания динамики массы кроны. Необходимо учитывать другие структурно-функциональные соотношения, одно из которых связано с конечшей функцией распределения продуктов фотосинтеза и представляется не менее перспективным при оценке массы кроны. Это зависимость ассимиляционной массы и скелета кроны, распределяющего (несущего) эту массу в пространстве, с объемным приростом ствола дерева через регуляцию флоэмного транспорта.

Начало учению о флоэмном транспорте было положено в конце XVII в., за сто лет до открытия явления фотосинтеза, когда в результате оригинальных опытов М. Мальпиги (Malpighi, 1675, 1679) было обнаружено два независимых друг от друга потока веществ: восходящий, идущий по древесине, и нисходящий, движущийся по коре. Согласно современным представлениям, флоэма состоит из четырех типов клеток: ситовидных элементов, сопровождающих клеток, клеток флоэмной паренхимы и лубяных волокон. Ряды ситовидных элементов в целом образуют единую разветвленную систему, примыкающую своими концами, с одной стороны, к фотосинтезирующим тканям (источникам ассимилятов), с другой — к растущим меристемам (потребителям ассимилятов), где непрерывно закладываются флоэмные элементы, следуя за ростом и дифференциацией молодых тканей (Курсанов, 1976).

Камбиальный слой древесных растений — важная аттрагирующая (привлекающая) зона для ассимилятов, растянувшаяся параллельно проводящим тканям от листьев до корней, следствием чего является радиальный прирост. Известно, что у деревьев в годы обильного плодоношения плоды сильно конкурируют за ассимиляты с камбием, что нередко приводит к ограничению питания камбия и сокращению радиального прироста древесины (Kozlowski, Keller, 1966). Конкуренция между потребляющими зонами за продукты фотосинтеза может особенно обостряться при ограниченной выработке ассимилятов, недостаток которых приводит к усилению запроса каждой из зон и часто — к безусловному преобладанию одной из них (Курсанов, 1976).

Распределение продуктов фотосинтеза между частями дерева — один из ключевых вопросов физиологии растений, однако природа движущих сил флоэмного транспорта, механизмы, регулирующие потоки ассимилятов, во многом неизвестны (Курсанов, 1976; Delrot, Bonnetain, 1985; Палуметс, 1990). Свидетельство неадекватности наших знаний — множество эмпирических подходов, используемых исследователями для описания распределения фитомассы:

а) концепция функционального равновесия, базирующаяся на контроле ассимилятами (Gifford, Evans, 1981);

б) концепция аллометрического роста, основанная на предположении, что в результате обмена веществ в растении его части получают прирост массы, пропорциональный доле их представительства в растении. В этом случае изменение формы организмов в процессе роста происходит согласно уравнению (2), где X и Y — размеры (масса, объем) двух частей организма (Huxley, 1932);

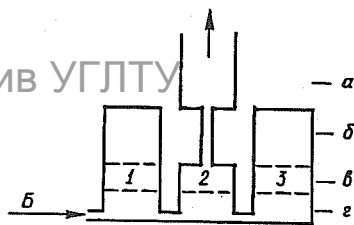
в) ранжирование акцепторов по приоритетам;

г) составление эмпирических матриц распределения (Тоуминг, 1977);

д) гормональный подход.

Самое широкое применение нашла концепция функционального равновесия, выражаемая формулой: масса корней, умноженная на интенсивность поглощения, пропорциональна массе листьев, умноженной на интенсивность фотосинтеза (Davidson, 1969). Однако опыт построения эколого-физиологических имитационных моделей роста растений показал, что одной формулы Дейвидсона недостаточно для адекватного

Рис. 33. Структура модели распределения ассимилятов в дереве (Палуметс, 1990): Б — брутто-фотосинтез; а — неограниченный прирост, в — минимальный, г — дыхание поддержания



описания реальности (Palumets, 1991).

Одна из современных упрощенных моделей распределения ассимилятов построена на ранжировании отдельных частей дерева по приоритетам (преимуществам) в получении ассимилятов. В ее основе лежит физическая аналогия сообщающихся сосудов различной высоты (рис. 33). Модель состоит из трех блоков: хвои (1), ствола (2), корней (3), причем ствол разделен на два подблока: ограниченного и неограниченного прироста. Блоки модели рассматриваются как емкости, соединенные трубопроводами, а ассимилянты — как жидкость, которая поступает снизу и наполняет систему сообщающихся сосудов (Палуметс, 1990; Palumets, 1991).

Поток ассимилятов к каждой фракции дерева разделяется на составляющие четыре уровня: а) минимальный — затраты на дыхание поддержания (одинаковый для всех блоков); б) более высокий (минимальный прирост), включает дыхание поддержания плюс обновление отмирающих тканей дерева (одинаковый для всех блоков); в) предельный уровень развития хвои и корней — ограниченный прирост (уровень насыщения), по достижении которого доступ ассимилятов к ним прекращается (одинаковый для блоков 1 и 3) (см. рис. 33); г) уровень неограниченного прироста, свойственного только стволу — вместительность избытка ассимилятов.

Таким образом, масса ствола, согласно изложенной концепции, — мера избытка ассимилятов, которые остаются после удовлетворения затрат, необходимых для роста корней, ветвей, хвои, плодов, на самозащиту и дыхание (Waring, 1980). В зависимости от погоды текущего года уровень ассимилятов в емкостях-блоках (1—3) (см. рис. 33) может колебаться от минимального прироста всех фракций до неограниченного прироста ствола. Размах этих колебаний, в том числе колебаний уровня ассимилятов в блоке 2, соответствующих колебаниям радиального прироста ствола, возрастает по мере ужесточения условий среды, особен-

но влагообеспеченности местообитания. Это положение хорошо иллюстрируется данными Р. Риклефса (1979), представленными на рис. 34.

Распределение различных фракций фитомассы дерева определяется условиями роста. Например, в лесных культурах масса ствола может составлять лишь 70 % от массы ствола того же диаметра и высоты в сомкнутых естественных древостоях. Напротив, масса ветвей может составлять в первом случае 50 %, а во втором — лишь 10 % от массы ствола (Синельщиков, 1992). Однако с учетом корневых систем совокупная фитомасса деревьев в тех и других условиях практически одинакова, что позволило Р. Г. Синельщикову (1978) выдвинуть принцип постоянства фитомассы равновеликих деревьев.

Сравнительный анализ биологической продуктивности сосняков естественного и искусственного происхождения показал, что по соотношениям фракций фитомассы они существенно различаются: в естественных сосняках вследствие их высокой плотности масса стволов на 1 га в 1,5 — 2,0 раза больше, а масса ветвей, напротив, — в 2,4 — 3,0 раза меньше, чем в культурах. Однако совокупная надземная фитомасса при равенстве возрастов и средних высот в тех и других условиях практически одинакова (Усольцев и др., 1985; Usoltsev, Vanclay, 1995).

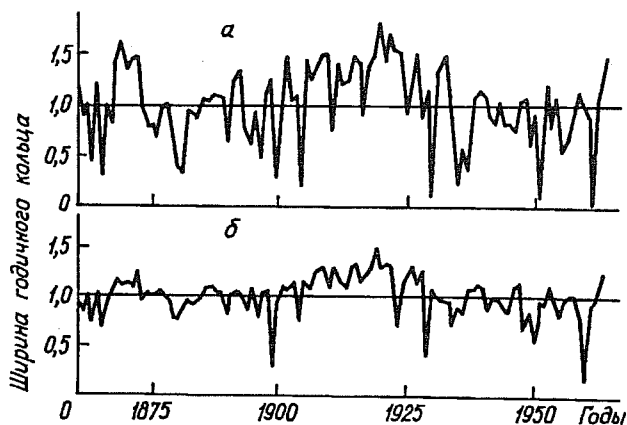


Рис. 34. Изменчивость ширины годичных колец (среднее значение — 1,0) сосны остистой, растущей на скалистом гребне (а) и в защищенном лесном сообществе, богатом влагой (б) (Риклефс, 1979)

2.2. СВЯЗЬ МАССЫ КРОНЫ С ОБЪЕМНЫМ ПРИРОСТОМ СТВОЛА

Электронный архив УГЛТУ

Казалось бы, модель Я. Палуметса не предусматривает взаимосвязи массы хвои с объемным приростом ствола, поскольку последний обеспечивается ассимилятами по остаточному принципу. Однако в действительности взаимообусловленность двух названных показателей имеет достаточно весомые предпосылки.

Во-первых, термин “неограниченный прирост” следует признать условным, поскольку фактически прирост ствола должен ограничиваться обратной связью с массой хвои и брутто-фотосинтезом, которая, судя по рис. 33, в модели Я. Палуметса отсутствует.

Во-вторых, хотя годовичная масса хвои и годовичный прирост ствола, а также их взаимосвязь могут существенно колебаться от года к году (Полякова-Минченко, 1961), хвоя на дереве держится до 5—7 лет, и ее общую массу следует сопрягать с радиальным приростом ствола за соответствующий период. Возраст скелета кроны, соответствующий возрасту ее нижних ветвей, обычно намного больше возраста хвои, поэтому масса скелета кроны должна согласовываться с приростом ствола за более длительный период. Динамика радиального прироста, усредненного по периодам за 5, 10 или 15 лет, снизит размах варьирования, представленный на рис. 34, в несколько раз и будет в большей степени соответствовать динамике массы кроны.

С биологической точки зрения, объемный прирост по сравнению с радиальным, и тем более с приростом по высоте, является более обоснованным показателем, интегрально отражающим комплексное воздействие среды (Лосицкий, 1968; Лиела, 1980). Радиальный прирост — лишь отдельный компонент объемного прироста, не всегда адекватно отражающий интенсивность и направление воздействия факторов среды. При одном и том же радиальном приросте (равном, например, 1 мм) прирост площади сечения ствола изменяется прямо пропорционально величине его диаметра, т.е. приросты площади сечения стволов диаметром, например, 5 и 50 см, будут различаться в 10 раз. Поэтому более тесно связан с объемным приростом и массой кроны прирост площади сечения ствола, определяемый двумя составляющими — радиальным приростом и диаметром ствола.

О том, что объемный прирост ствола определяется величиной ассимиляционной поверхности листвы, писал еще в 1896 г. Р. Гартиг (Hartig, 1896). С самого начала работ по биологической продуктивности древостоев исследователи устанавливали связь массы хвои (листвы) не только с морфометрическими параметрами дерева, но и с текущим приростом, считая последний наиболее тесно связанным с массой хвои. Взаимосвязь между формированием кроны и приростом дерева обстоятельно исследовали в серии работ по различным породам Г. Бургер (Burger, 1929 — 1953) и И. Буссе (Busse, 1930). И. Буссе показал, что между массой хвои и объемным приростом существуют очень тесные взаимосвязи. Им были установлены достоверные связи между объемным приростом и поверхностью кроны, хотя они не были столь же тесными, поскольку поверхность кроны менее точно отражает продуктивность ассимиляции, чем масса и поверхность хвои.

В 1934 г. А. С. Яблоков вывел для лиственницы линейные уравнения связи объемного прироста Z_v с массой хвои P_x

$$Z_v = a_0 + a_1 \cdot P_x. \quad (32)$$

Десятью годами позже Дж. Китредж (Kittredge, 1944) без каких-либо ссылок на работу А. С. Яблокова (1934) применил по существу те же линейные уравнения связи между сухой массой хвои и годичным приростом за 5 лет для сосны Банкса

$$P_x = 23,1 \cdot Z_v^{(5)} - 0,1, \quad (33)$$

для пихты дугласовой в Швеции

$$P_x = 15,5 \cdot Z_v^{(5)} - 0,5 \quad (34)$$

и для сосны обыкновенной в Германии

$$P_x = 37,8 \cdot Z_v^{(5)} - 1,2. \quad (35)$$

Однако для сосны белой, по имеющимся европейским данным, подобное линейное соотношение Дж. Китреджу получить не удалось.

Исходя из известного факта, что прирост площади сечения Z_v и объемный прирост Z_v (дм³) тесно связаны между собой, Дж. Китредж, по данным Г. Бургера, для 80-летнего насаждения бука европейского показал зависимость



Рис. 35. Зависимости массы хвои в абсолютно сухом состоянии у деревьев 25-летних культур лиственницы сибирской от объемного прироста ствола (а) и продуктивности хвои — от диаметра на высоте груди (б):

1 — чистые лиственничные культуры, 2 — сосново-лиственничные культуры (по данным А. Г. Зыряева, 1964); для а — $P_x = 0,296 Z_v + 0,40$, $R = 0,99$

$$P_x = 2770 \cdot Z_g + 2,1, \quad (36)$$

где P_x — масса абсолютно сухой листвы дерева, кг; Z_g — годичный прирост площади поперечного сечения ствола, m^2 .

А. Г. Зыряев (1964) для 25-летних чистых лиственничных и сосново-лиственничных культур в Тверской области исследовал зависимость массы хвои в свежем и абсолютно сухом состоянии от прироста объема ствола (рис. 35, а) в диапазоне диаметров ствола от 7 до 19 см и высот — от 11 до 14 м. Для свежей хвои получено линейное уравнение

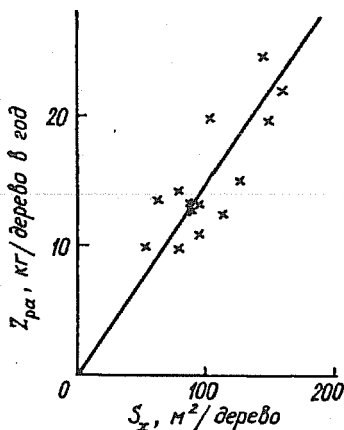


Рис. 36. Зависимость годичного прироста надземной фитомассы в абсолютно сухом состоянии от поверхности листвы в трех 47-летних древостоях березы (*Betula maximowicziana*) (Sato, 1970); $Z_{pa} = 0,148 \cdot S_x$

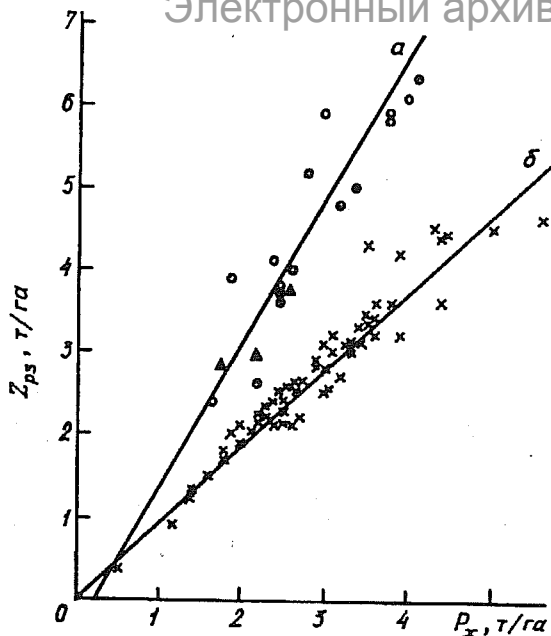


Рис. 37. Зависимость годовичного прироста стволовой древесины от массы листвы в абсолютно сухом состоянии у трех видов березы — *Betula ermanii*, *B. platyphylla*, *B. maximowicziana* (а) и бука — *Fagus crenata* (б) (Satoo, 1970); для а $Z_{ps} = 1,67 \cdot P_x$, для б $Z_{ps} = 0,951 \cdot P_x$

$$P_x = 0,94 \cdot Z_y + 1,11; \\ R = 0,99. \quad (37)$$

Т. Сато (Satoo, 1970) представил данные по соотношению годовичного прироста надземной фитомассы Z_{pa} (кг/дерево в год) и листовой поверхности S_x (м²/дерево) у дере-

вьев березы, взятых в трех древостоях (рис. 36). Соотношение описано уравнением прямой, проходящей через начало координат. Отсюда следует, что продуктивность листвы в данном случае не зависит от размера и рангового положения дерева и для 47-летних березовых древостоев составляет 0,148 кг/м² листвы в год. Соотношения годовичного прироста массы стволовой древесины (Z_{ps} , т/га) и массы сухой листвы (P_x , т/га) в березовых и буковых древостоях (рис. 37) также выражены уравнениями прямой, проходящей через начало координат. Продуктивность листвы и в этом случае постоянна в рамках одной породы, но при одной и той же массе листвы на 1 га березовые древостои продуцируют большую массу стволов, чем буковые ($1,67 > 0,951$) (Satoo, 1970).

Линейные уравнения, предложенные Т. Сато (см. рис. 36, 37), по-видимому, получены не методом наименьших квадратов, а путем вычисления соотношения прироста древесины и массы (поверхности) листвы (т.е. показателя продуктивности листвы) для каждого дерева или древостоя, среднearифметическое же из по-

лученных значений было представлено как угловой коэффициент. Более адекватный и конструктивный подход состоит не в усреднении коэффициентов, а в анализе их связи с другими определяющими факторами (например с возрастом и диаметром дерева).

Так, А. Г. Зыряев (1964) показал тесную зависимость продуктивности хвои от диаметра ствола (см. рис. 35, б), определяемую тем, что у крупных (быстрорастущих) деревьев намного больше доля световой хвои по сравнению с деревьями, отставшими в росте. Н. Ф. Полякова (1957), исследовав по классам роста 83 модельных дерева, установила для дубовых древостоев следующие зависимости массы листвы P_x (кг) от объемного прироста Z_v (в тысячных долях m^3):

$$\text{при } A = 25 \text{ лет} \quad P_x = 1,06 \cdot Z_v + 0,35, \quad (38)$$

$$\text{при } A = 40 \text{ лет} \quad P_x = 1,18 \cdot Z_v + 0,58, \quad (39)$$

$$\text{при } A = 60 \text{ лет} \quad P_x = 1,73 \cdot Z_v + 0,98. \quad (40)$$

Константы уравнений (38) — (40) тесно связаны с возрастом деревьев, и общая связь названных показателей может быть выражена двухфакторным уравнением

$$P_x = f(Z_v, A). \quad (41)$$

В этом случае продуктивность листвы Z_v/P_x имеет обратную связь с возрастом древостоя: в 25, 40 и 60 лет она составляет соответственно 0,94; 0,85 и 0,58 $m^3/т$ при нулевом значении свободного члена уравнений (38—40).

Несколько раньше Н. Ф. Полякова (1954) исследовала зависимость продуктивности листвы дуба от двух факторов: диаметра на высоте груди и возраста дерева, в интервале от 25 до 200 лет (рис. 38). Если в молодых древостоях продуктивность листвы изменяется от 0,19 до 0,89 $m^3/т$ при увеличении диаметра от 2 до 10 см, то в 200-летнем древостое в интервале ступеней толщины от 48 до 100 см продуктивность листвы практически постоянна — около 0,6 $m^3/т$. В этом случае масса листвы дерева определяется уже не двумя факторами (Z_v и A), как в уравнении (41), а тремя:

$$P_x = f(Z_v, A, D_{1,3}). \quad (42)$$

Поскольку линейные регрессии (32) — (40) не проходят через начало координат, они дают смещения при оценке массы ли-

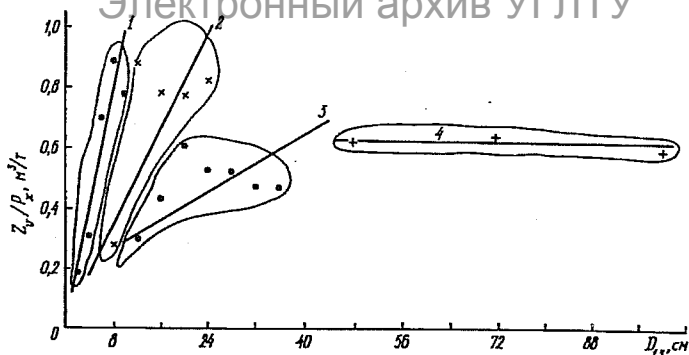


Рис. 38. Зависимость продуктивности (Z_v/P_x , m^3/t) листвы дуба (отношение прироста стволовой древесины и свежих листьев) от диаметра на высоте груди и возраста дерева (A), лет (по данным Н. Ф. Поляковой, 1954):

1 — $A = 25$ лет; 2 — 40, 3 — 57, 4 — $A = 200$ лет

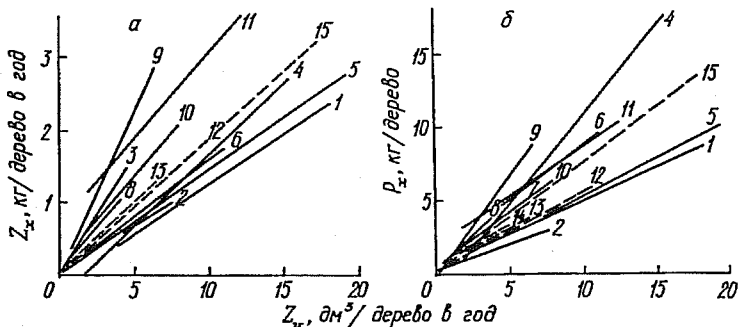


Рис. 39. Соотношение между годичным приростом (а), массой (б) хвои и годичным объемным приростом ствола (Z_v) по 16 древостоям сосны обыкновенной, представленным на рис. 26 (Albrektsen, 1980)

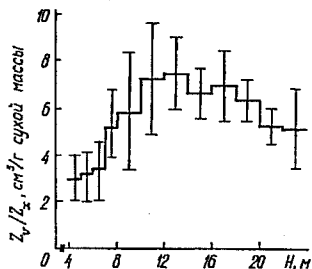


Рис. 40. Средние значения и стандартные отклонения продуктивности хвои (отношения приростов ствола и хвои) в зависимости от высоты дерева (Albrektsen, 1980)

ствы (хвои) у мелких деревьев: занижают фактические значения при отрицательном свободном члене и завышают — при положительном. Поэтому более предпочтительна для описания таких взаимосвязей аллометрическая функция (2).

А. Альбректсон (Albrektson, 1980) исследовал продуктивность хвои по уже упоминавшимся 153 модельным деревьям сосны обыкновенной, взятым в 16 древостоях в возрасте от 9 до 145 лет в близких условиях произрастания (рис. 39). Разброс линий регрессии, соответствующих каждому древостою, довольно большой. Сосняки 4 и 11 были раньше удобрены, а древостой 4 рос на заброшенном поле. Однако и после исключения этих трех древостоев разброс линий регрессии остается беспорядочным, и в отличие от результатов Н. Ф. Поляковой (1954, 1957), он не связан с возрастом.

Но когда взяли показатель продуктивности хвои и его фактические значения сгруппировали по грациям высот деревьев, то обнаружилась очевидная закономерность (рис. 40): по мере увеличения высоты от 4 до 10 м продуктивность хвои сосны повышается, а при дальнейшем увеличении высоты дерева с 14 до 24 м — снижается, что, по-видимому, обусловлено возрастным изменением высот деревьев.

При оценке массы кроны на основе структурно-функциональных связей дерева немаловажное значение имеет выбор положения точки ствола, в которой измеряется тот или иной определяющий показатель — диаметр ствола, площадь заболони, прирост и т.д. Поиск оптимальной высоты замера диаметра ствола для оценки его объема с использованием метода М. Ковача (Kovats, 1977) на примере березы и осины показал, что минимальную ошибку (соответственно 8 и 6 %) дает замер диаметра на трети высоты ствола (Усольцев, 1985 а). Этот факт хорошо известен в лесной таксации (Lönnroth, 1927; Petrini, 1928; Perkal, 1953; Кузьмичев, 1977) и объясняется наименьшей изменчивостью нормального видового числа для этой высоты, совпадающей с центром тяжести ствола (Forslund, 1982). Наибольшая информативность диаметра на трети высоты ствола на примере сосны подтверждается по отношению не только к объему ствола, но и к остальным фракциям фитомассы — хвое, ветвям и общей надземной (Усольцев, 1984). При меньшей технологичности этого диаметра в сравнении с диаметром на высоте груди его использование дает возможность составления таблиц фитомассы

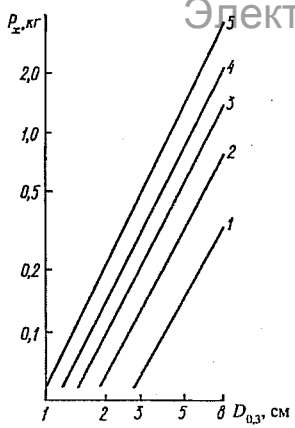


Рис. 41. Зависимость массы хвой дерева в сосняках Аман-Карагайского бора (Северный Казахстан) от диаметра на трети высоты ствола и средней ширины годичного кольца за последние 5 лет, $Z_{0,3}^{(5)}$: 1 — 0,1 мм, 2 — 0,4, 3 — 1,0, 4 — 2,0, 5 — 5,0 мм; зависимость инвариантна относительно возраста, условий произрастания и происхождения древостоя (Усольцев, 1988)

для молодняков, когда диаметр ствола на высоте груди или недостаточно информативен, или вообще непригоден в качестве определяющего фактора.

С учетом изложенного автором были установлены взаимосвязи сухой массы кроны с приростом площади сечения ствола, расчлененной на две независимые составляющие — диаметр ствола и радиальный прирост (Усольцев, 1988), — в сосняках Аман-Карагайского бора (Северный Казахстан) I—V классов бонитета, I—VI классов возраста, естественного и искусственного происхождения по данным 320 модельных деревьев (в том числе 14 — высотой менее 1,3 м), взятых по ступеням толщины. Наилучшие результаты оценки массы кроны дали аллометрические уравнения: для массы хвой (рис. 41)

$$\lg P_x = -1,5952 + 1,9293 \cdot \lg D_{0,3} + 0,4534 \cdot \lg Z_{0,3}^{(5)} + 0,1945 \cdot \lg D_{0,3} \cdot \lg Z_{0,3}^{(5)}; R^2 = 0,947; \quad (43)$$

для массы скелета кроны

$$\lg P_b = -2,1973 + 1,3770 \cdot \lg D_{0,3} + 0,4052 \cdot \lg D_{0,3} \cdot \lg Z_{0,3}^{(10)}; R^2 = 0,951, \quad (44)$$

где P_x и P_b — соответственно сухая масса хвой и скелета кроны дерева, кг; $D_{0,3}$ — диаметр на трети высоты ствола, см; $Z_{0,3}^{(5)}$ и $Z_{0,3}^{(10)}$ — радиальный прирост ствола на трети высоты (мм), средний за последние 5 и 10 лет соответственно.

Уравнения (43) и (44) инвариантны относительно возраста дерева, условий произрастания и происхождения древостоя и, по-видимому, характерны для сосны обыкновенной как вида в экстремальных условиях степи.

Выводы.

1. Зависимость массы кроны от текущего объемного прироста ствола может существенно изменяться от года к году. Поэтому оценку массы той или иной фракции кроны необходимо сопрягать с объемным приростом, усредненным за возрастной период, близкий наибольшему возрасту соответствующей фракции.

2. Объемный прирост ствола (Z_v) тесно взаимосвязан с приростом площади сечения (Z_g) и при оценке массы кроны может быть заменен последним без потери точности результата, но с выигрышем в простоте измерения.

3. Связь массы кроны с Z_v или Z_g может изменяться с возрастом и высотой дерева. Поэтому для обеспечения инвариантности названной связи прирост Z_g целесообразно расчленять на составляющие — диаметр ствола и радиальный прирост, каждый из которых изменяется с возрастом и условиями произрастания независимо один от другого, но в совокупности они обеспечивают инвариантность оценки массы кроны относительно упомянутых возраста и условий произрастания.

4. Метод измерения диаметра ствола и радиального прироста на трети высоты ствола обладает преимуществом в точности оценки массы кроны перед соответствующими измерениями на высоте груди, но менее технологичен. Для расчета массы кроны на 1 га с использованием инвариантных уравнений (43) и (44) необходимо установить вспомогательные многофакторные зависимости $D_{0,3}$ и $Z_{0,3}$ от $D_{1,3}$, $Z_{1,3}$, возраста и других определяющих показателей.

Спорные положения.

1. Пока неясно, при каком периоде осреднения приростов и в каких возрастных и экологических диапазонах у той или иной породы возможна оценка массы кроны на основе инвариантных взаимосвязей.

2. Остается невыясненной степень согласованности или взаимного дополняющего эффекта концепций ксилемного и флоэмного транспорта при оценке массы кроны: как согласуются между собой по информативности соответствующие высоты замера диаметров ствола $D_{ок}$ и $D_{0,3}$ и доли площади заболони (от полной площади заболони до прироста текущего года).

3. Пока неясно, существует ли какой-либо компромиссный и оптимальный вариант совместного воздействия двух названных концепций на динамику массы кроны дерева.

МАССА КРОНЫ И СПЕЦИФИКА КСИЛЕМНОГО И ФЛОЭМНОГО ТРАНСПОРТА КОЛЬЦЕСОСУДИСТЫХ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД

П. Б. Раскатов (1964) у лиственных древесных пород выделил четыре типа водного тока.

1. В проведении воды участвует только последнее, периферическое годичное кольцо; вода проходит исключительно или преимущественно по ранней древесине; скорость передвижения высокая (кольцесосудистые — бархат амурский, акация белая, дуб, ильм, скумпия и шелковица).

2. В проведении воды участвует также только последнее годичное кольцо, но вода проходит как по ранней, так и по поздней древесине; скорость передвижения незначительная (рассеянно-сосудистые — рябина, сирень, черемуха).

3. Вода проводится как периферическими, так и внутренними годичными слоями, как ранней, так и поздней древесиной; скорость передвижения высокая (кольцесосудистые — ясень; рассеянно-сосудистые — клен, липа, лещина, груша).

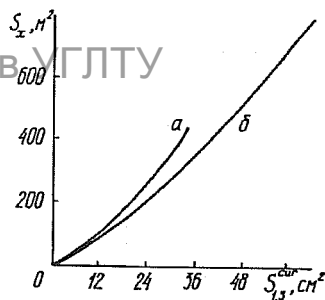
4. То же; скорость передвижения незначительная (рассеянно-сосудистые — береза, осина, тополь, ива, каштан конский).

Листья являются одновременно и потребителями воды, и источниками продуктов фотосинтеза. У кольцесосудистых древесных пород ток воды в заболони ограничен одним годичным кольцом последнего года. Тем самым ток воды к кроне и отложение ассимилятов в стволе функционально замыкаются в ширине годичного кольца и опосредуются массой (поверхностью) листы дерева. Покажем это на двух примерах.

3.1. СВЯЗЬ МАССЫ И ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТЫ ДУБА С ТЕКУЩИМ ПРИРОСТОМ ЗАБОЛОНИ СТВОЛА

Р. Роджерс и Т. Хинкли (Rogers, Hinckley, 1979) провели исследование по оценке массы и площади поверхности листы дуба с

Рис. 42. Зависимость площади поверхности листьев (S_x) от текущего прироста заболони ствола ($S_{1,3}^{cur}$) у дуба бархатного (а) и белого (б) (Rogers, Hinckley, 1979):
 Для а — $S_x = 3,00 \cdot (S_{1,3}^{cur})^{1,4}$, $R^2 = 0,98$, для б — $S_x = 4,99 \cdot (S_{1,3}^{cur})^{1,19}$, $R^2 = 0,99$



помощью дендрометрических показателей ствола. Для исследования были отобраны по 12 деревьев дуба белого и бархатного диаметром от 5 до 55 см, от угнетенных до господствующих, в возрасте от 28 до 112 лет в различных условиях произрастания. Измерения на модельных деревьях проводили в пределах двух месяцев после достижения листьями максимальных размеров. У каждого ствола по выпилам на высоте груди определяли общую площадь сечения ствола (S^0), площадь заболони ($S_{1,3}$) и текущий прирост заболони ствола ($S_{1,3}^{cur}$), который включал раннюю древесину текущего года плюс все годичное кольцо прошлого года.

Устанавливали линейные связи сухой массы P_x и поверхности S_x листы с названными тремя показателями. У дуба бархатного все исследованные связи отличались очень высокими коэффициентами детерминации ($R^2 = 0,94 - 0,96$) и практически одинаковой точностью независимо от дендрометрического показателя. У дуба белого структура взаимосвязей оказалась иной: наибольшими коэффициентами детерминации ($R^2 = 0,98$) характеризовались связи $P_x \sim S_{1,3}^{cur}$ и $S_x \sim S_{1,3}^{cur}$, наименьшими — $P_x \sim S_{1,3}$ и $S_x \sim S_{1,3}$ (соответственно 0,70 и 0,75) и промежуточными — $P_x \sim S_{1,3}^0$ и $S_x \sim S_{1,3}^0$ (соответственно 0,92 и 0,94).

Однако почти все линейные зависимости давали занижение массы и поверхности листы у небольших деревьев, а свободный член уравнений имел знак минус и достоверно отличался от нуля. Поэтому все взаимосвязи были пересчитаны, согласно аллометрической функции (2), адекватно описывающей изменение массы и поверхности листы в пределах всего диапазона толщин деревьев (рис. 42). У дуба бархатного на единицу текущего прироста $S_{1,3}^{cur}$ приходится большая поверхность листы, чем у дуба белого. Это может обусловить у дуба бархатного водный дефицит листы и низкую продуктивность на сухих почвах и, напротив, больший потенциал роста в более благоприятных местообитаниях по сравнению с дубом белым.

3.2. СВЯЗЬ МАССЫ И ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТВЫ ВЯЗА МЕЛКОЛИСТНОГО С ПЛОЩАДЬЮ ПРОВОДЯЩИХ СОСУДОВ В ГОДИЧНОМ СЛОЕ ТЕКУЩЕГО ГОДА

Согласно В. Г. Александрову и А. С. Тимофееву (1923), анатомические особенности строения ствола древесных растений должны сказываться на строении их листьев. Авторы установили, что живые клетки, окружающие сосуды ствола, активно участвуют в подъеме воды вверх по стволу. За проводящий воду сосуд дерева они предлагают считать не цепь мертвых звеньев, а систему, состоящую из русла для передвижения водных растворов (собственно сосуда) и живых клеток около него, образующих более или менее полную обкладку сосуда. Оказалось, что характер смыкания клеток мезофилла листьев мезоморфен в различной степени, в соответствии со структурой и архитектурой водоносных путей в стволе. Чем больше живых клеток около сосудов и самих сосудов, тем мезоморфнее лист дерева. Подобная структурная зависимость в системе ствол — лист авторами сформулирована как “проекция строения стебля на строение листа” (с. 158).

На исходной концепции взаимного отражения (проекции) анатомического строения древесины и строения ассимилирующей поверхности (Александров, Тимофеев, 1923) основано исследование (Сенкевич, 1980) массы и поверхности листвы вяза мелколистного по некоторым дендрометрическим показателям ствола. В качестве одного из таких показателей принята площадь поперечного сечения сосудов в годичном слое текущего года, поскольку у ильмовых в проведении воды участвует только последний годичный слой, а сосуды предыдущих лет затиллованы (Раскатов, 1964).

Было взято четыре модельных дерева в возрасте 23—25 лет на почвах двух типов в глинистой полупустыне. Каждое дерево разделено на несколько уровней по высоте в зависимости от строения скелетной части (рис. 43). Для каждого уровня (сечения) определяли кумулятивную массу (P_{cum}) и поверхность ($S_{x,cum}$) листьев и брали выпилены из ствола, на которых с помощью микроскопа МБС-2 подсчитывали общее количество крупных сосудов в годичном слое текущего года и с помощью окулярного микрометра МОВ-1-15х измеряли диаметры сосудов, делая по 50—100 замеров на каждом образце. По средней площади сосуда и их

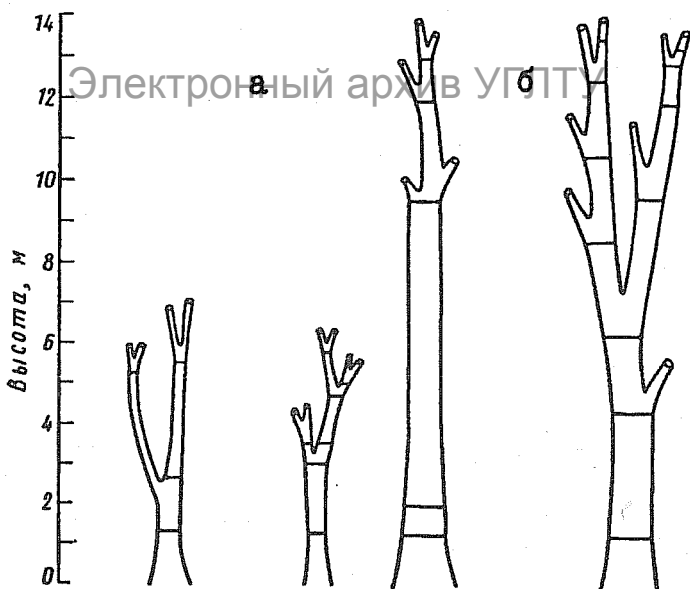


Рис. 43. Схема мест выпилов у модельных деревьев вяза мелколистного на мелиорированном солонцовом комплексе (а) и на темноцветных почвах (б) (Сенкевич, 1980)

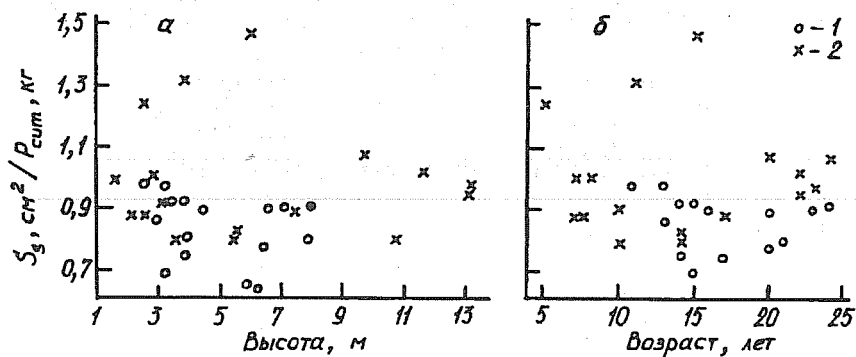


Рис. 44. Зависимость S_g/P_{cult} от высоты дерева (а) и возраста (б):
1 — мелиорированный солонцовый комплекс, 2 — темноцветные почвы (Сенкевич, 1980)

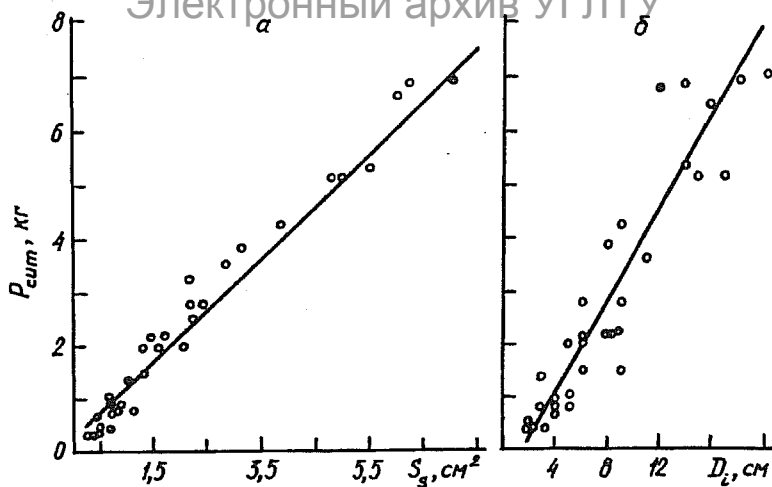


Рис. 45. Зависимость кумулятивной массы листьев в свежем состоянии от площади поперечного сечения сосудов (а) и диаметра выпи́ла ствола (б) (Сенкевич, 1980):

$$\text{Для а} - y = 0,36 + 0,99 x, R^2 = 0,98, \text{ для б} - y = -0,56 + 0,42 x, R^2 = 0,86$$

количеству определяли суммарную площадь всех сосудов в годичном слое (S_s). Для каждого сечения дерева рассчитано отношение площади всех сосудов (S_s) к массе свежих листьев (P_{cum}) и установлено, что динамика этого отношения не зависит от возраста, высоты дерева и условий произрастания (рис. 44). Иными словами, соотношение S_s/P_{cum} инвариантно. На этом основании выведено обобщенное уравнение линейной связи (рис. 45, а), хотя корреляция остатков и данные предыдущих разделов свидетельствуют в пользу аллометрической функции (2).

Тем не менее внутрикрановое варьирование массы листьев объясняется линейной связью с S_s с высокой степенью определенности. В разд. 1.3.1. внутрикрановое варьирование кумулятивной массы и поверхности хвои описывалось с помощью площади сечения ствола в пределах кроны (S). Н. Г. Сенкевич (1980) использовал наряду с S_s аналогичный показатель D_p , измеренный в сечениях ствола на разных уровнях (см. рис. 43). Однако он оказался менее информативным по сравнению с площадью сосудов в годичном слое текущего года (см. рис. 45, б).

Коэффициенты детерминации линейных уравнений, связывающих с показателями S_j и D_j сухую массу листьев и площадь их поверхности, оказались существенно ниже — соответственно 0,94—0,96 и 0,77—0,79. Полученные уравнения дают возможность реконструировать крону вяза во времени, т.е. по измерениям площади сосудов текущего года на разных уровнях кроны, соответствующих различным ее возрастам, имеется возможность проследить динамику развития листы в течение всей жизни дерева (Сенкевич, 1980).

Выводы.

Поскольку у кольцесосудистых лиственных транспорт воды в заболони ограничен годичным кольцом последнего года, ток воды к кроне и отложение ассимилятов в стволе функционально замыкаются в ширине последнего годичного кольца и опосредуются массой листы дерева. Это дает возможность установить более тесные взаимосвязи массы кроны с характеристиками годичного кольца у названных пород в сравнении с породами, у которых основная часть заболони несет функцию не столько транзита, сколько депонирования влаги.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ И МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЯ ФИТОМАССЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД УРАЛА

4.1. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены в сомкнутых древостоях пород-лесообразователей Урала — ели, пихты, сосны и березы, в которых по ОСТ 56-60-83 была заложена серия временных пробных площадей. Ельники изучены в пределах Предуральской предгорной провинции широколиственно-хвойных лесов (Красноуфимский лесхоз Свердловской обл.) и Среднеуральской низкогорной провинции среднетаежных лесов (Колесников и др., 1973) (Новолялинский лесхоз Свердловской обл.). Заложено 28 пробных площадей, на которых взято 182 модельных дерева, из них в Предуральской предгорной провинции широколиственно-хвойных лесов соответственно 15 и 117 и в Среднеуральской низкогорной — 13 и 65. Таксационная характеристика пробных площадей, запасы фитомассы и распределение их числа и числа модельных деревьев по типам леса, классам возраста и бонитета приведены в приложениях 1, 2.

Исследования биологической продуктивности сосновых лесов проведены в Зауральской холмисто-предгорной провинции в пределах средней (Карпинский лесхоз Свердловской обл.) и южной (Учебно-опытный лесхоз УГЛТА) подзон тайги (Колесников и др., 1973). Заложено 11 пробных площадей в Карпинском лесхозе и 33 — в Учебно-опытном лесхозе, где взято 250 модельных деревьев (см. приложения 2, 3).

Сомкнутые березовые древостои исследованы в пределах Зауральской холмисто-предгорной провинции в южной подзоне тайги (лесхозы Учебно-опытный УГЛТА и Березовский Сверд-

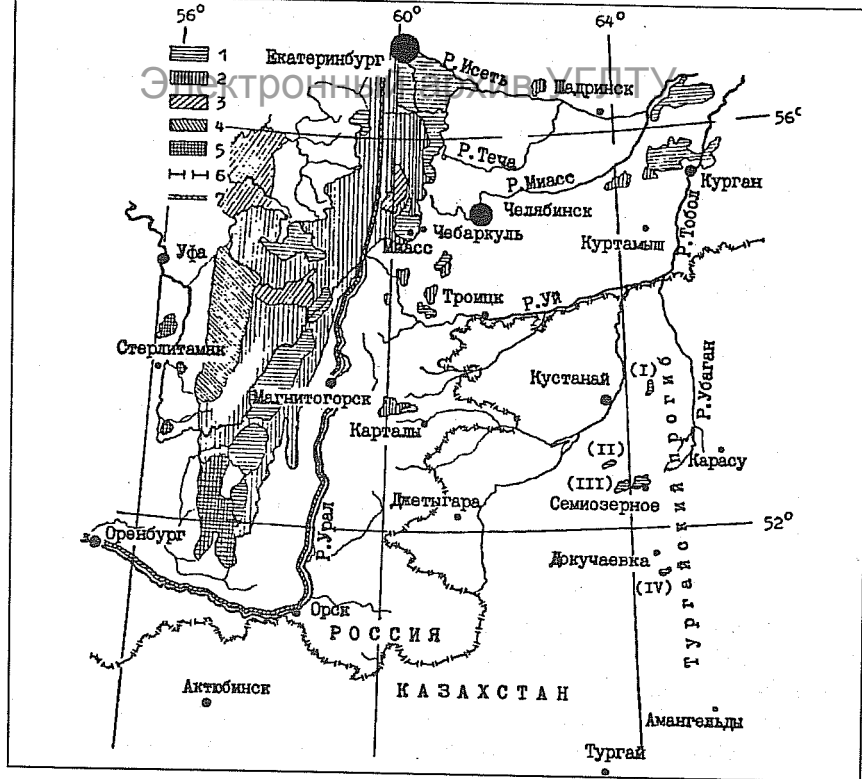


Рис. 46. Расположение реликтовых островных боров в Тургайском прогибе: (I) — Ара-Карагай, (II) — Казанбасы, (III) — Аман-Карагай, (IV) — Наурузум-Карагай (южная граница ареала сосны); 1 — сосна, 2 — береза, 3 — ель и пихта, 4 — клен, 5 — дуб; 6 — граница между Россией и Казахстаном, 7 — граница между Европой и Азией

ловской обл.) и Южноуральской провинции горных южнотаежных и смешанных лесов (Кусинский лесхоз Челябинской обл.). В Зауральской холмисто-предгорной провинции заложено 12 пробных площадей и взято 133 модельных дерева, в Южноуральской — соответственно 10 и 64 (см. приложения 2, 4).

Исследование биологической продуктивности пихты выполнено в пределах Среднеуральской низкогорной провинции южнотаежных лесов (Нижнесергинский лесхоз Свердловской обл.) в типах леса пихтарник травяно-зеленомошный и зеленомошно-

кисличный, в сомкнутых древостоях II—V классов бонитета, II—IV классов возраста, где взято 24 модельных дерева на пяти пробных площадях (см. приложение 2, данные С. В. Тепикина). Кроме того, была сплошь вырублена пробная площадь, заложённая в 49 квартале Уваловского лесничества Учебно-опытного лесхоза УГЛТА в разновозрастном сложном пихтарнике с полнотой 0,8 и составом 5ПЗЕ1С1Б. Второй ярус составлял 10 % запаса всего древостоя. На пробной площади было вырублено и обработано 139 деревьев (Петерсон, Чернов, 1979; Усольцев и др., 1994 а, данные Н. Н. Чернова).

Распределение массы корней сосны по их толщине и вертикальному профилю исследовано в бору Аман-Карагай (рис. 46). Островной бор Аман-Карагай занимает площадь 80 тыс. га в пределах Тургайского прогиба на территории Северного Казахстана (Кустанайская обл.), представляющего область относительного погружения между Уралом и Казахским мелкосопочником. Бор расположен на подземном выступе коренной породы, которая размыта и частично затянута песчаными отложениями, впоследствии переветренными ветром и частично закреплёнными древесной растительностью. В северо-восточной части бора их мощность достигает 2—5 м, а к юго-востоку уменьшается. Бор расположен в подзоне темно-каштановых почв. На покрытых лесом площадях преобладают интразональные дерново-боровые почвы, на обширных безлесных остепнённых пространствах — темно-каштановые песчаные (Маланьин, 1975). Климат резко континентальный. При годовом количестве осадков 250—260 мм испаряемость достигает 500—600 мм.

Архитектоника корней в сосняках Аман-Карагай определяется уровнем залегания грунтовых вод и механическим составом почвогрунта. На однородных песках, а также на двучленных песчаных почвах с уровнем грунтовых вод 4,5—6,0 м корни сосны достигают зоны капиллярного увлажнения и в засушливые периоды принимают активное участие в снабжении растений водой. Залегание на глубине 2,0—4,0 м подстилающие суглинки и глины способствуют формированию у сосны мощной и глубокой (4,5—5,3 м) корневой системы (Прохоров и др., 1985, 1986, 1987, 1988; Крепкий, 1987; Усольцев, Крепкий, 1994).

4.2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

У пихты на пробной площади сплошной рубки масса кроны и охвоенных побегов (древесной зелени — ДЗ) определена в свежесрубленном состоянии путем непосредственного взвешивания после валки дерева. По двухметровым отрезкам ствола определяли объем ствола в коре и без коры, радиальный на высоте груди и объемный годичные приросты за последние 10 лет, измеряли высоту дерева, диаметры на высоте груди и у основания кроны, по числу годичных колец на пне определяли возраст. Все экспериментальные данные по 139 модельным деревьям пихты опубликованы (Усольцев и др., 1994 а).

В остальных пихтарниках, а также в ельниках, сосняках и березняках модельные деревья на пробных площадях взяты по ступеням толщины, начиная со второй половины июля до сентября. Определяли длину ствола и его бессучковой части, диаметры ствола на высоте груди, у основания кроны и по середине каждой из одно- двухметровых секций. Радиальный прирост на высоте груди определяли в четырех направлениях за последние 5 и 10 лет. Возраст устанавливали по числу годичных колец на пне. Надземная фитомасса модельных деревьев делилась на фракции: ствол (в том числе кора), скелет кроны (в том числе кора), хвоя (листва) и отмершие ветви. Фитомасса стволов определялась непосредственным взвешиванием на платформенных весах с точностью до 50 г по отрезкам стволов, с торцов которых выпиливали диски для определения доли коры и содержания сухого вещества в фракциях термовесовым методом.

Для определения массы кроны последняя делилась на 3—6 одинаковых по толщине слоев вдоль ствола. После взвешивания каждой секции с точностью до 50 г секаторами отделяли охвоенные побеги (ДЗ) и взвешивали. От каждой секции брали навеску ДЗ (четвертую—шестую часть) для установления соотношения хвои и скелетных частей и для определения содержания сухого вещества — навески хвои (листвы) и скелета ветвей по трем грациям толщины, взвешивали с точностью 0,1 г и определяли соотношение древесины и коры.

Для расчета моделей и таблиц массы ветвей I порядка взято 255 модельных ветвей ели по секциям кроны у 51 модельного дерева различных возрастов, из разных лесорастительных условий и разного ценологического положения в пологе. Соотношение

массы хвои, древесины и коры определяли по навескам; всего было выполнено около 10 тыс. измерений. В сосняках для той же цели взято 414 ветвей I порядка у 69 модельных деревьев на 15 пробных площадях в древостоях разного возраста и лесорастительных условий. В березняках взято 548 модельных ветвей у 133 модельных деревьев на 16 пробных площадях. У каждой ветви измеряли возраст (по номеру мутовки у хвойных и по числу годичных колец у березы), диаметр у основания ветви, общую длину и массу хвои, листовы (определялась ошипыванием) и скелета ветви со взятием навесок для определения доли коры и для перевода в сухое состояние. У березы крону делили на шесть равных частей по вертикали и ветви относили к одной из них.

Для исследования распределения массы скелета кроны по толщине и вертикальному профилю крону делили на шесть (у сосны), три (у березы) или пять (у ели) равных секций и в пределах каждой скелетные части ветвей делили с градацией 2 мм, термовесовым методом переводили в абсолютно сухое состояние. В ельниках взято 2400 ветвей у 12 средних модельных деревьев в древостоях II—V классов бонитета, III—IX классов возраста; всего выполнено около 7 тыс. измерений. В сосняках расчленение ветвей по толщинам выполнено у 16 модельных деревьев в 10 насаждениях от разнотравного до осоково-болотного типов (I—V классы бонитета) в классах возраста с III по XV, отдельная характеристика которых была опубликована (Усольцев и др., 1994 б). В березняках аналогичная процедура осуществлена у 102 модельных деревьев на 15 пробных площадях в древостоях I—VII классов возраста и I—V классов бонитета (см. приложение 2).

Исследования закономерностей распределения массы корней в корнеобитаемом горизонте проведены на 11 пробных площадях, где раскопаны, фракционированы и отмыты корневые системы 29 модельных деревьев (см. приложения 5—7). Возраст древостоев — от 8 до 42 лет, лесорастительные условия — от свежих до сухих (Ia—IV классы бонитета) определяются главным образом уровнем грунтовых вод и мощностью песчаных отложений. Заложено семь пробных площадей в культурах (шесть — на темно-каштановых и одна — на дерново-боровых почвах) и четыре — в естественных сосняках (одна — на темно-каштановых и три — на дерново-боровых почвах) (Усольцев, Крепкий, 1986, 1994; Усольцев, 1988). Культуры были созданы с расстоянием между рядами 1,5—2,0 м, в ряду — через 0,5—0,7 м.

С учетом трудоемкости деструктивного метода оценки корневых систем путем раскопки и отмывки (Рахтеенко, Якушев, 1968) масса корней определена главным образом у среднего дерева, площадь роста которого рассчитана путем деления величины пробной площади на число деревьев. Полученную площадь отграничивали вокруг дерева в форме квадрата и раскапывали вручную по 10-сантиметровым слоям на глубину проникновения стержневого корня — до 5—6 м. При диаметре среднего дерева более 12 см раскапывали корневую систему на половине квадрата по одну сторону от ствола, а при диаметре менее 3—4 см — корневую систему биогруппы из 2—6 деревьев с разделением массы тонких корней пропорционально массе комля (припенной наиболее крупной фракции) каждого дерева в биогруппе. Корни отбирали в процессе просеивания почвогрунта на сите с размером ячеек 3 мм и сортировали по толщине. Фракцию толщиной менее 1 мм (тонкие корни) отмывали от просеянного почвогрунта на наборе сит с разным размером ячеек. Все корни высушивали до абсолютно сухого состояния при температуре 100 °С. Перед началом раскопки определяли общую массу корней простым недеструктивным электрометрическим методом (Якушев, 1972), обеспечивающим высокую точность. Расхождение показателей общей массы корней, полученной электрометрическим методом и путем полной раскопки и отмывки, оказалось несущественным, с ошибкой одного определения 4—5 % (Усольцев, Крепкий, 1984; Усольцев, 1985 а).

Для изучения распределения массы кроны по ее возрастным слоям использованы пробные площади и модельные деревья, на которых исследовали распределение скелета ветвей по градициям толщин. У сосны обмер и взвешивание фракций кроны выполняли по мутовкам (всего 614) (Усольцев и др., 1994 б): измеряли диаметр ствола у основания каждой мутовки и диаметры у основания всех ветвей I порядка данной мутовки. Массу хвои и скелета ветвей взвешивали по мутовкам и переводили в абсолютно сухое состояние по описанной выше методике. У березы крону делили на шесть равных секций и у основания каждой (всего 420 сечений) измеряли диаметр и число годовичных колец ствола, а также массу листвы и скелета ветвей каждой секции с переводом их в абсолютно сухое состояние по пробным навескам.

ЗАВИСИМОСТЬ МАССЫ ВЕТВЕЙ I ПОРЯДКА ОТ ИХ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У ОСНОВНЫХ ЛЕСОБРАЗУЮЩИХ ПОРОД УРАЛА

Выше было показано, что для оценки массы отдельной ветви I порядка необходимо учитывать не только линейные размеры ветви, но и положение ее в кроне, а также положение дерева в пологе древостоя.

Для ели Среднего Урала по всей совокупности модельных ветвей получены регрессионные модели для массы всей ветви (включая хвою)

$$\ln P_0 = -2,2060 - 2,4900 \ln d_0 + 1,6736 (\ln d_0)^2 + 1,4937 \ln L - 0,1779 (\ln d_0)^2 \ln L + 0,2624 \ln D_{1,3}; R^2 = 0,875 \quad (45)$$

и для скелета ветви

$$\ln P_c = -5,6693 - 1,8589 \ln d_0 + 1,4350 (\ln d_0)^2 + 1,9669 \ln L - 0,1537 (\ln d_0)^2 \ln L + 0,1378 \ln D_{1,3}; R^2 = 0,951, \quad (46)$$

где P_0 и P_c — соответственно общая масса и масса скелета ветви в абсолютно сухом состоянии, кг; d_0 — диаметр ветви I порядка у ее основания, мм; L — длина ветви, см. Все константы приводимых далее уравнений значимы на уровне t_{05} и выше.

У ели влияние положения ветви в кроне оказалось недостоверным, и оно косвенно опосредуется линейными размерами d_0 и L , которые увеличиваются в направлении от вершины к основанию кроны. Положение дерева в пологе учитывается величиной диаметра ствола $D_{1,3}$: чем больше $D_{1,3}$, тем больше масса ветви при одних и тех же линейных размерах. Результаты табулирования уравнений (45) и (46) приведены в приложении 8, где масса хвои получена по разности P_0 и P_c .

При расчете массы отдельных ветвей I порядка в сосняках Среднего Урала положение ветви в кроне дерева было учтено включением в структуру моделей (45) и (46) возраста ветви, который определялся порядковым номером мутовки в направлении от вершины к основанию кроны, включая отмершие мутовки нижней части кроны у спелых деревьев. Получены регрессионные модели:

$$\ln P_0 = -7,3889 + 0,1977 (\ln d_0)^2 + 0,4117 \ln d_0 \ln D_{1,3} + 3,0567 \ln D_{1,3} - 0,6933 (\ln D_{1,3})^2 - 0,5668 (\ln A_B)^2 + 0,4357 \ln A_B \ln D_{1,3}; R^2 = 0,872, \quad (47)$$

$$\ln P_x = -3,5411 + 1,2252 \ln d_0 - 0,8696 \ln A_B + 0,2898 \ln A_B \ln D_{1,3}; R^2 = 0,746, \quad (48)$$

где P_x — масса хвои ветви в абсолютно сухом состоянии, кг; A_B — возраст ветви, лет.

Тем не менее замена легко получаемого показателя возраста ветви (по номеру мутовки) более трудоемким (особенно у растущих деревьев) показателем длины ветви I порядка дала более точные уравнения с более высокими коэффициентами детерминации:

$$\ln P_0 = -6,0336 + 0,3369 \ln d_0 \ln D_{1,3} - 0,1939 (\ln d_0)^2 \ln L + 0,9853 \ln L + 2,1978 \ln D_{1,3} - 0,3177 (\ln D_{1,3})^2; R^2 = 0,906; \quad (49)$$

$$\ln P_x = -7,7544 + 0,4325 \ln d_0 \ln D_{1,3} - 0,2926 (\ln d_0)^2 \times \ln L + 0,3459 \ln L + 2,7660 \ln D_{1,3} - 0,4410 (\ln D_{1,3})^2; R^2 = 0,975. \quad (50)$$

Результаты табулирования уравнений (49) и (50) приведены в приложении 9, где масса скелета ветви получена по разности P_0 и P_x . Закономерности изменения массы ветви одного и того же диаметра с увеличением длины ветви — общие у ели и сосны Среднего Урала: происходит снижение массы хвои вследствие того, что более длинные ветви соответствуют нижней части кроны с худшим световым режимом в сравнении с верхней частью кроны, и увеличение массы скелета ветви вследствие повышения второго массообразующего линейного размера — длины ветви.

При оценке двух функционально различных фракций фитомассы — хвои и скелета ветвей — необходимо соблюдение принципа их гармонизации (Jacobs, Cupia, 1980), т.е. согласованности между собой, чтобы соотношения масс фракций в экспериментальных данных сохранялись на всех диапазонах варьирования определяющих переменных (факторов) после табулирования рассчитанных регрессионных моделей. В уравнениях (45) и (46) для ели и (49) и (50) для сосны Среднего Урала этот принцип в какой-то мере обеспечивался тем, что рассчитывались уравнения вначале для суммарной массы фракций, а затем — для одной из ее составляющих (т.е. хвои или скелета), а табличные значения второй составляющей получали последовательным вычитанием.

Обычно масса скелета ветви по сравнению с массой хвои в множественных регрессиях обеспечивается большими коэффициентами детерминации. Если исходить из аллометрического соотношения между массой хвои и скелета ветви, определяемого тем, что масса хвои пропорциональна массе скелета ветви, который эту хвою поддерживает (Attiwill, 1962), то в структуру уравнения для определения массы хвои наряду с d_0 , L и $D_{1,3}$ необходимо дополнительно ввести показатель массы скелета ветви P_c . Этот способ известен как реализация рекурсивного (рекуррентного) принципа, когда используется система (цепочка) уравнений, в которой зависимая переменная предыдущего уравнения входит в последующее в качестве одной из независимых переменных (Усольцев, 1988; Borders, 1989). В этом случае согласованность массы двух фракций обеспечивается более корректно.

По такому принципу рассчитаны регрессионные модели для ветвей I порядка в естественных березняках Среднего и Южного Урала, где дополнительно к названным факторам, определяющим массу ветвей ели и сосны, учтено положение ветви I порядка в кроне. Береза относится к симподиальному типу ветвления, и определение положения ветви I порядка в кроне по возрасту ветви — довольно трудоемкая процедура. Поэтому оно учитывалось путем отнесения ветви к одной из шести равных секций, на которые делили по вертикали крону каждого модельного дерева. Получены уравнения для массы скелета ветви

$$\ln P_c = -3,5036 + 1,9159 \ln d_0 + 0,4064 \ln L - 0,2934 \ln N + 0,3323 \ln D_{1,3}; R^2 = 0,851 \quad (51)$$

$$\ln P_s = -3,2980 + 1,1810 \ln d_0 + 0,2449 \ln L - 0,3748 \ln N + 0,2066 \ln P_c + 0,0479 \ln P_c \ln d_0; \\ R^2 = 0,761, \quad (52)$$

где N — порядковый номер секции от вершины к основанию кроны (1—6). При составлении таблицы (см. приложение 10) вначале табулируется уравнение (51) по задаваемым значениям d_0 , L , N (шесть секций объединены в три) и $D_{1,3}$, а затем по тем же значениям d_0 , L , N и $D_{1,3}$ и расчетным величинам P_c табулируется уравнение (52). В этом случае в пределах одной секции масса скелета ветви и листы повышается пропорционально увеличению двух массообразующих показателей — диаметра и длины ветви, но при одних и тех же размерах масса ветви (интенсивность ветвления и степень облиствения) снижается в направлении от верхней секции к нижней вследствие ухудшения светового режима. При изменении положения дерева в пологе, характеризуемого толщиной ствола, закономерности изменения массы ветви те же, что у ели и сосны.

Выводы.

Полученные регрессионные модели массы ветвей I порядка дают возможность ускоренного расчетного определения массы фракций кроны дерева, минуя трудоемкую операцию взвешивания массы крон с последующим переводом ее в абсолютно сухое состояние по многочисленным пробным навескам. Они полезны также при оценке массы крон на объектах постоянного наблюдения, где деструктивные (т.е. с рубкой деревьев) методы оценки исключаются, а также при ранней диагностике продуктивности деревьев в плане селекционного улучшения лесов на основе фенотипического отбора особей по фитомассе.

ОЦЕНКА МАССЫ КРОН В ДРЕВОСТОЯХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД УРАЛА НА ОСНОВЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫХ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ

Исходя из анализа взаимосвязей массы кроны с дендрометрическими показателями, опосредующими эффект как ксилемного, так и флоэмного транспорта дерева (см. главы 1—3), можно предположить, что существует идеальная физиологически обусловленная взаимосвязь массы кроны с неким таксационным показателем (одним или несколькими) дерева. В зависимости от выбора названного показателя можно проследить несколько уровней приближения к этому идеалу, или уровней точности оценки массы кроны.

6.1. РЕГРЕССИОННЫЕ МОДЕЛИ ПЕРВОГО УРОВНЯ ПРИБЛИЖЕНИЯ

Первое приближение — зависимость (53) массы кроны или ее компонента (кг) от диаметра ствола на высоте груди $D_{1,3}$ (см), опосредующего широкий диапазон различных аспектов: физиологического, прочностного, возрастного, ценотического и т.д.

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln D_{1,3}, \quad (53)$$

характеристика которой для различных пород Урала представлена в табл. 3, а графическая интерпретация — на рис. 476, 486, 496.

Сопоставление констант уравнения (53) для березы Среднего и Южного Урала с таковыми для березы островных боров Тургайского прогиба, а также для березы и осины Казахского мелкосопочника (Усольцев и др., 1994 в) показало, что между на-

Характеристика уравнений (53) и (58) для массы кроны и ее компонентов различных древесных пород Урала

Порода	Фракция фитомассы	Уравнение (53)			Уравнение (58)		
		Константа		R^2	Константа		R^2
		a_0	a_1		a_0	a_1	
Ель + пихта	P_x	-3,2088	1,9653	0,875	-3,9589	2,3225	0,966
	P_c	-3,7409	2,1526	0,877	-4,5640	2,5374	0,967
Сосна	P_x	-4,8460	2,1407	0,896	-3,8561	2,1660	0,935
	P_c	-5,2325	2,5419	0,930	-3,9830	2,5356	0,942
Береза + осина	P_x	-4,3637	1,8911	0,869	-4,0912	2,0650	0,924
	P_c	-4,4304	2,4645	0,940	-4,0592	2,6826	0,968
Пихта	$P_{кр}$	-2,7396	2,1307	0,869	-1,7442	2,0405	0,888
	$P_{др}$	-2,3760	1,9161	0,858	-1,6259	1,8613	0,898

Примечание: P_x и P_c — соответственно масса хвои (листвы) и скелета кроны (кг) в абсолютном сухом состоянии; $P_{кр}$ и $P_{др}$ — соответственно масса кроны и древесной зелени (кг) в свежем состоянии.

званными популяциями нет достоверных различий. В табл. 3 приведены константы уравнения (53), общие для березы и осины названных регионов. Не выявлено различий в константах уравнения (53) также между елью и пихтой Среднего Урала (Усольцев и др., 1996).

Диаметр ствола на высоте груди $D_{1,3}$ может быть использован для оценки массы кроны дерева, но с включением в уравнение (53) дополнительных таксационных показателей дерева и древостоя: для ели

$$P_x = 0,2291 D_{1,3}^{3,5217} \cdot D_{1,3}^{0,4552 \ln G} \cdot G^{-2,0325} \cdot G^{0,5317 \ln H_{100}} \times H_{100}^{-0,8512 \ln D_{1,3}} \cdot A^{-0,03877(\ln G)^2}; R^2 = 0,957, \quad (54)$$

$$P_c = 0,1636 D_{1,3}^{3,3804} \cdot D_{1,3}^{0,5698 \ln G} \cdot G^{-1,8390} \cdot G^{0,4158 \ln H_{100}} \times H_{100}^{-0,8179 \ln D_{1,3}} \cdot A^{-0,04232(\ln G)^2}; R^2 = 0,956 \quad (55)$$

и для сосны

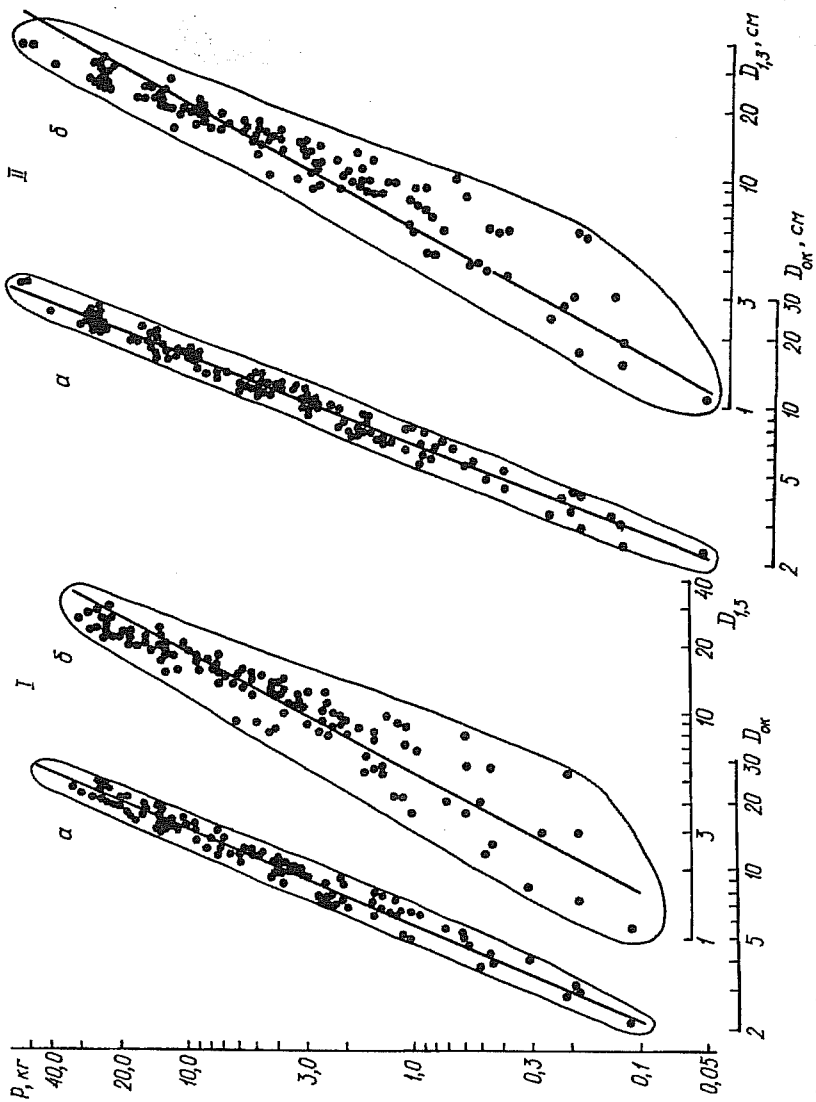


Рис. 47. Зависимость массы хвой (I) и скелета кроны (II) ели в абсолютно сухом состоянии от диаметра ствола у основания кроны (α) и на высоте груди (δ)

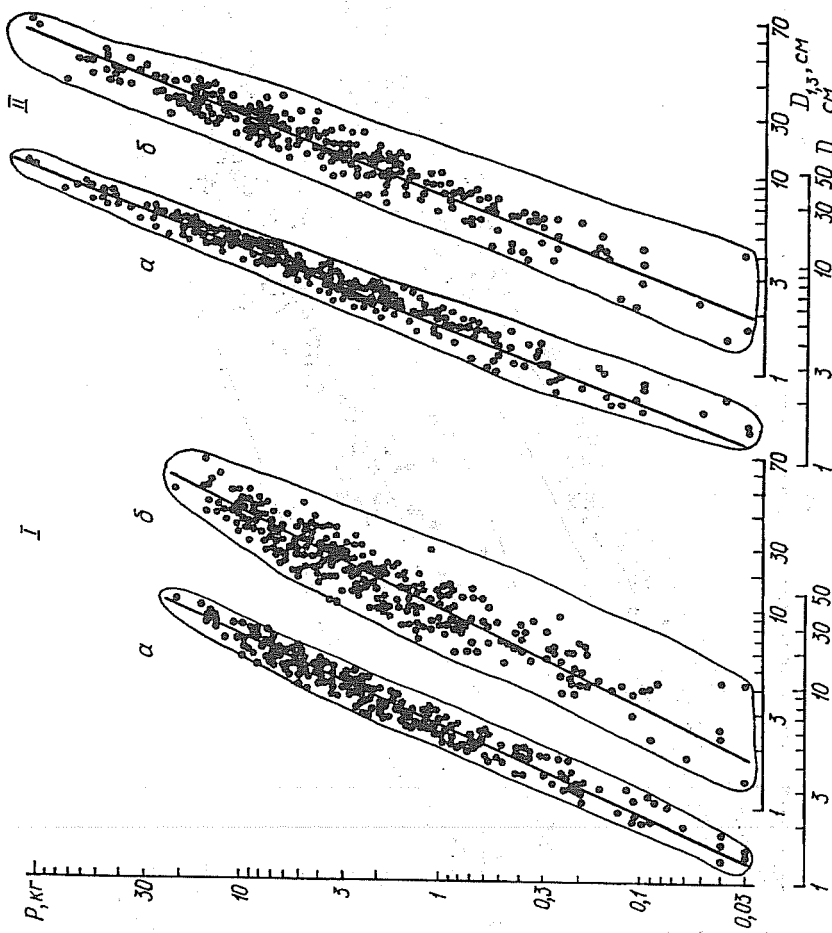


Рис. 48. Зависимость массы хвоя (I) и скелета кроны (II) сосны в абсолютно сухом состоянии от диаметра ствола у основания кроны (а) и на высоте груди (б)

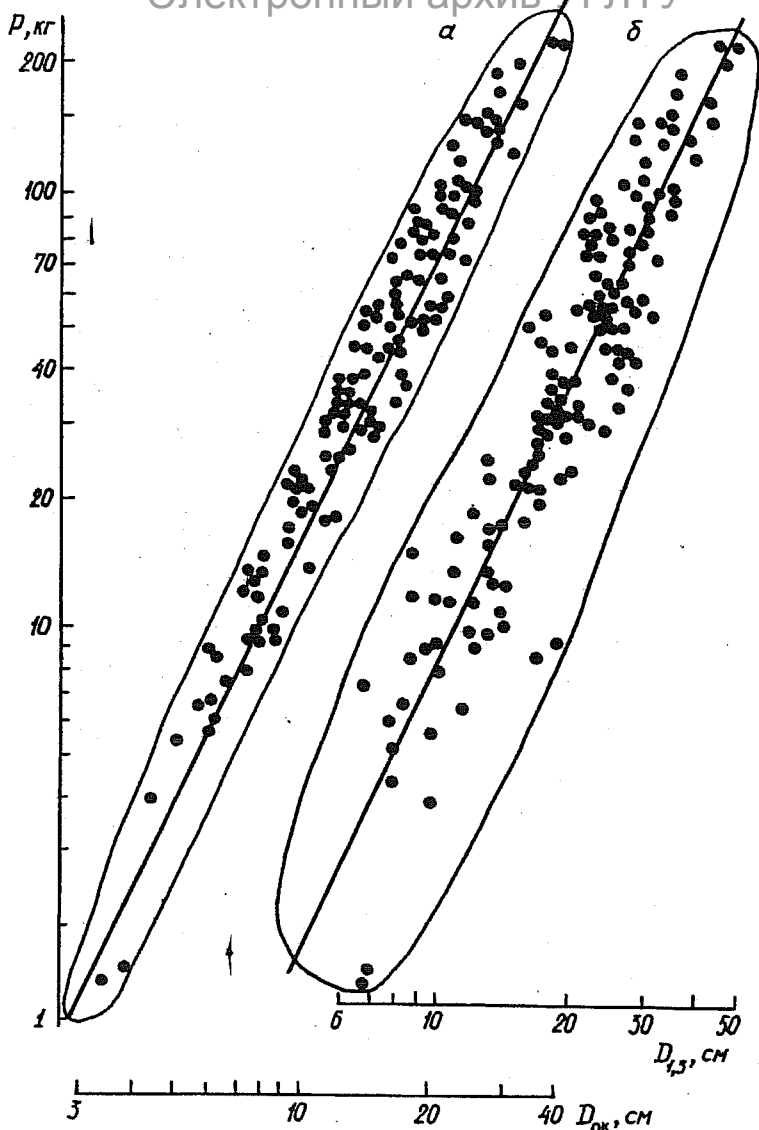


Рис. 49. Зависимость массы кроны пихты в свежем состоянии (P) от диаметра ствола у основания кроны ($D_{ок}$) (а) и на высоте груди ($D_{1,3}$) (б)

$$P_x = 67,8582 D_{1,3}^{1,5619} \cdot D_{1,3}^{0,5669 \ln G} \cdot G^{-1,9568} \cdot H_{100}^{-1,0614} \cdot A^{-0,2417 \ln D_{1,3}}; \quad (56)$$

$$P_c = 5,0621 D_{1,3}^{1,9532} \cdot D_{1,3}^{0,5012 \ln G} \cdot \ln G^{-1,8674} \cdot H_{100}^{-0,2884 \ln D_{1,3}} \cdot A^{-0,2526}; \quad (57)$$

где A — возраст дерева, лет; G — сумма площадей сечений древостоя, м²/га; H_{100} — класс бонитета, выраженный средней высотой древостоя (м) в базовом возрасте сто лет по бонитетной шкале М. М. Орлова.

Коэффициенты детерминации в уравнениях (54) — (57) существенно выше, чем таковые для соответствующих фракций в уравнении (53) (см. табл. 3), однако расчет (54) — (57) связан с необходимостью получения огромного массива экспериментальных данных фитомассы по всем определяющим факторам. При условии обеспечения ортогональности (отсутствия взаимной корреляции) определяющих факторов общее число модельных деревьев должно составлять n^j , где n — число градаций в пределах варьирования каждого фактора; j — число факторов. При $j = 4$ и минимальном значении $n = 5$ это составит 625 модельных деревьев. Подобный объем экспериментального материала был использован нами при составлении нормативов для таксации фитомассы сосняков Северного Казахстана (Усольцев, 1988). Обычно же исходный материал при составлении подобных нормативов имеет меньший объем, вследствие чего они составляются либо по ограниченному числу факторов и пробных площадей, заложенных по каждому из них, либо с нарушениями принципа ортогональности.

6.2. РЕГРЕССИОННЫЕ МОДЕЛИ ВТОРОГО УРОВНЯ ПРИБЛИЖЕНИЯ

Второе приближение опосредует один из физиологических аспектов структурно-функциональной организации — ксилемный либо флоэмный транспорт.

Взаимосвязь массы фракций кроны P_i (кг) с диаметром ствола у ее основания ($D_{ок}$, см)

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln D_{ок} \quad (58)$$

характеризуется лучшими показателями R^2 в сравнении с (53) (табл. 3; рис. 47а, 48а, 49а). Различие уравнений (58) для березы и осины разных регионов оказалось недостоверным (рис. 50), и в табл. 3 приведены константы уравнения (58), общие для березы и осины названных регионов. Не выявлено достоверных различий по массе хвои и скелета кроны в абсолютно сухом состоянии между елью и пихтой в пределах Среднего Урала по уравнению (58) (рис. 51), и рассчитаны общие для двух пород уравнения (см. табл. 3).

Несколько лучшим R^2 для массы ДЗ пихты характеризуется по сравнению с (53) и уравнение (59) (см. рис. 56, линия 1)

$$\ln P_{дз} = 2,1207 + 0,8288 \ln Z_v; R^2 = 0,904, \quad (59)$$

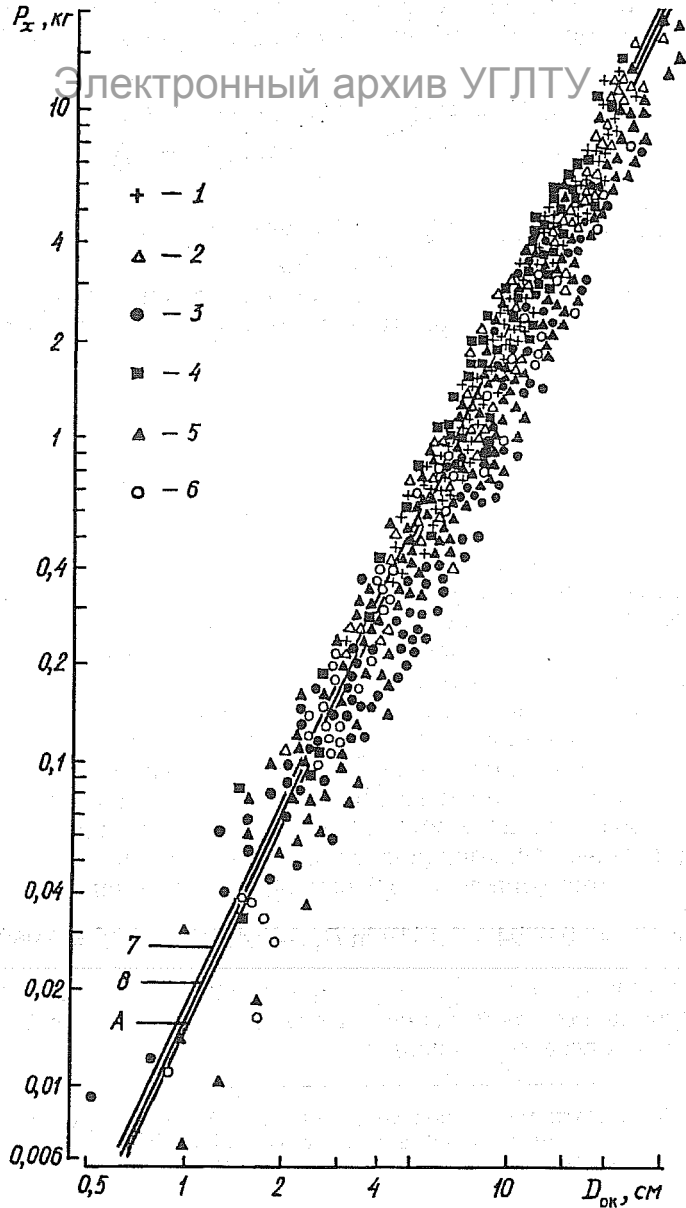
где Z_v — годичный объемный прирост ствола (дм³), средний за последние 10 лет. Уравнения (58) и (59) имеют физиологическую основу и близки по точности оценки массы кроны (R^2).

Использование псевдоинвариантных взаимосвязей (58) при оценке массы кроны обеспечивает снижение трудозатрат при составлении нормативов учета фитомассы древостоев. В этом случае нет необходимости получения экспериментальных данных фитомассы по всему диапазону возрастов и эколого-ценотических условий роста. Достаточно исследовать изменение констант соотношения $D_{ок} \sim D_{1,3}$ по названным определяющим факторам. На рис. 52 даны поля распределения экспериментальных данных ели и сосны для соотношения $D_{ок} \sim D_{1,3}$, варьирующего в связи с возрастом деревьев. Графики показывают, что в молодняках величина $D_{ок}$ превышает $D_{1,3}$ или равна ей, но по мере возрастного сдвига основания кроны вверх по стволу величина $D_{ок}$ все более уменьшается по сравнению с $D_{1,3}$. При одном и том же диаметре $D_{1,3}$ диаметр $D_{ок}$ тем меньше, чем выше возраст дерева. Соотношение $D_{ок} \sim D_{1,3}$ изменяется не только с возрастом, но и в зависимости от условий произрастания при фиксированном возрасте, а также в зависимости от полноты древостоя при фиксирован-

Рис. 50. Зависимость массы листвы дерева (P_x) от диаметра ствола у основания кроны ($D_{ок}$):

1 — береза Казахского мелкосопочника, 2 — Тургайского прогиба, 3 — Среднего Урала, 4 — Южного Урала; 5 — осина Казахского мелкосопочника; 6 — береза трех популяций Японии (Shinozaki et al., 1964); 7 — линия регрессии для осины Поволжья (Рождественский и др., 1991); 8 — линия регрессии для березы Поволжья (Рождественский и др., 1991); А — обобщающая регрессия

$$\ln P_x = -4,0912 + 2,0650 \ln D_{ок} \text{ (см. табл. 3)}$$



ных возрасте и условиях произрастания. Сказанное конкретизировано выводом обобщающих многофакторных уравнений для ели

$$D_{ок} = 0,2436 D_{1,3}^{1,4427} \cdot D_{1,3}^{0,1793 \ln G} \cdot G^{-0,0996 \ln H_{100}} \cdot H_{100}^{0,9807} \times H_{100}^{-0,3226 \ln D_{1,3}} \cdot A^{-0,06439 \ln G}; R^2 = 0,953 \quad (60)$$

и для сосны

$$D_{ок} = 14,1419 D_{1,3}^{0,8381} D_{1,3}^{0,2069 \ln G} G^{-0,8055} H_{100}^{-0,1484 \ln D_{1,3}} A^{-0,1441}; R^2 = 0,943. \quad (61)$$

Зависимости (60) и (61), совмещенные с основным уравнением (58), образуют рекуррентную регрессионную систему общего вида

$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P_i = f(D_{ок}) \\ \uparrow \\ \text{II. } D_{ок} = f(D_{1,3}, G, H_{100}, A) \end{array} \right\} \quad (62)$$

которая дает возможность расчетным путем (без натуральных работ) оценить фитомассу кроны на 1 га, если известны ряды распределения деревьев по ступеням толщины, составленные по каждому из трех факторов (A, G, H_{100}), включенных в качестве определяющих в уравнения (60) и (61).

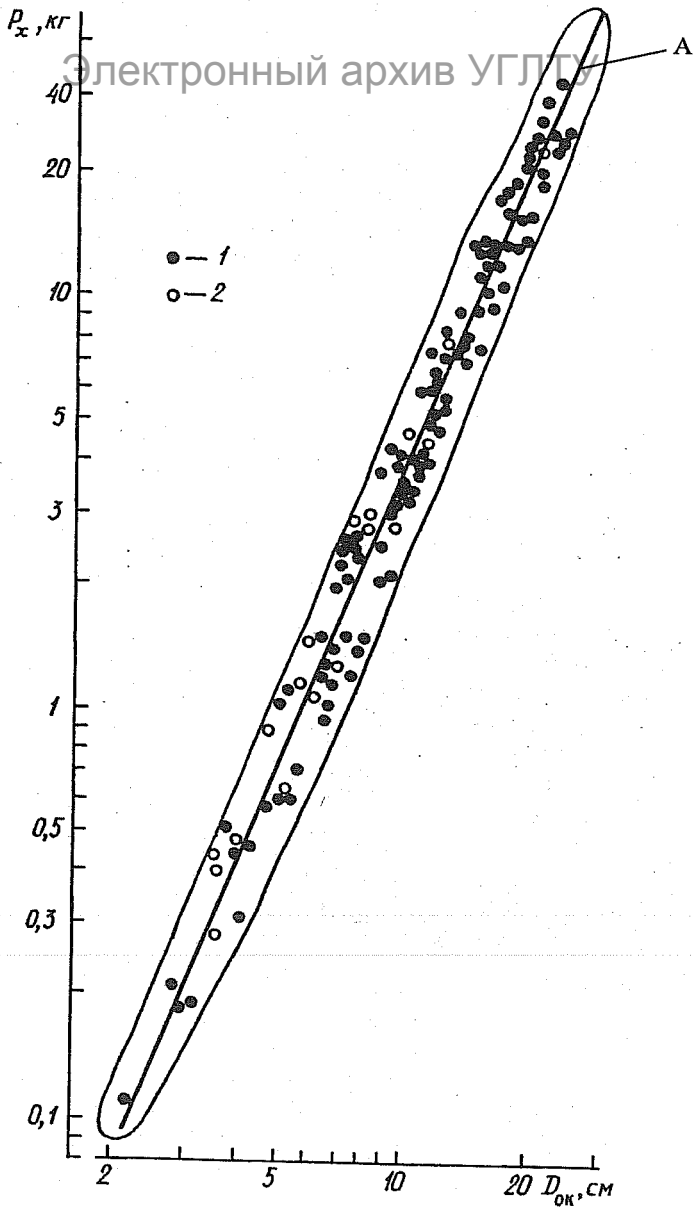
На рис. 53 показано поле распределения экспериментальных данных соотношения $D_{ок} \sim D_{1,3}$ для пихты, варьирующего в связи с расстоянием от основания кроны до основания ствола (h, m). Видно, что при одном и том же значении $D_{1,3}$ диаметр $D_{ок}$ тем меньше, чем больше величина h . Поскольку поле распределения в логарифмических координатах имеет линейный характер, рассчитано аллометрическое двухфакторное уравнение

$$\ln D_{ок} = -0,0394 + 1,1919 \ln D_{1,3} - 0,4025 \ln h; R^2 = 0,969. \quad (63)$$

Разность диаметров ($D_{1,3} - D_{ок}$) характеризует сбег бессучковой зоны ствола, который зависит от диаметра на высоте груди и величины h , согласно уравнению

Рис. 51. Зависимость массы хвои ели (1) и пихты (2) в абсолютно сухом состоянии от диаметра ствола у основания кроны:

A — обобщающая регрессия $\ln P_x = -3,9589 + 2,3225 \ln D_{ок}$ (см. табл. 3)



$$(D_{1,3} - D_{ок}) = -1,2412 + 0,4500 h + 0,01506 h D_{1,3}; R^2 = 0,894. (64)$$

Решая его относительно $D_{ок}$, получаем

$$D_{ок} = 1,2412 + D_{1,3} - 0,4500 h - 0,01506 h D_{1,3}. (65)$$

Если же величину абсолютного сбega ($D_{1,3} - D_{ок}$) разделить на расстояние между основанием кроны и высотой груди ($h - 1,3$), то получим относительный сбег η бессучковой части ствола, который связан с диаметром $D_{1,3}$ (рис. 54, I) уравнением

$$\eta = \frac{D_{1,3} - D_{ок}}{h - 1,3} = 0,3348 + 0,01847 D_{1,3}; R^2 = 0,650. (66)$$

Решая его относительно $D_{ок}$, получаем

$$D_{ок} = 0,4352 + 1,0240 D_{1,3} - 0,3348 h - 0,0185 h D_{1,3}. (67)$$

Выбрать из трех уравнений — (63), (65), (67) — лучшее по коэффициенту детерминации невозможно, поскольку R^2 в этих уравнениях характеризует несравнимые величины: соответственно логарифм диаметра, разность двух диаметров и отношение этой разности к величине ($h - 1,3$). Поэтому был выполнен расчет стандартной ошибки, характеризующей расхождение между фактическими и расчетными значениями диаметра $D_{ок}$, согласно уравнениям (63), (65) и (67). Полученные значения ошибки составили соответственно 7,3; 5,1 и 5,1 %. Уравнения (65) и (67), а также результаты их табулирования (табл. 4) можно использовать для расчета диаметра $D_{ок}$ по измеренным $D_{1,3}$ и h .

У березы зависимость относительного сбega бессучковой части ствола от диаметра ствола на высоте груди отсутствует (см. рис. 54, II), но есть связь $D_{ок}$ с $D_{1,3}$, величиной h и возрастом дерева A , и регрессионная модель имеет вид

$$\ln D_{ок} = -0,02915 + 1,0172 \ln D_{1,3} - 0,3354 \ln h + 0,0239 \ln D_{1,3} \ln A; R^2 = 0,972. (68)$$

С учетом вывода О. С. Ватковского (1968) о большей информативности показателя $\Sigma S_{ов}$ в сравнении с $D_{ок}$ при оценке массы кроны, а также опыта исследований С. Г. Рождественского с соавторами (1991) и Т. А. Гульбе с соавторами (1991), по совокуп-

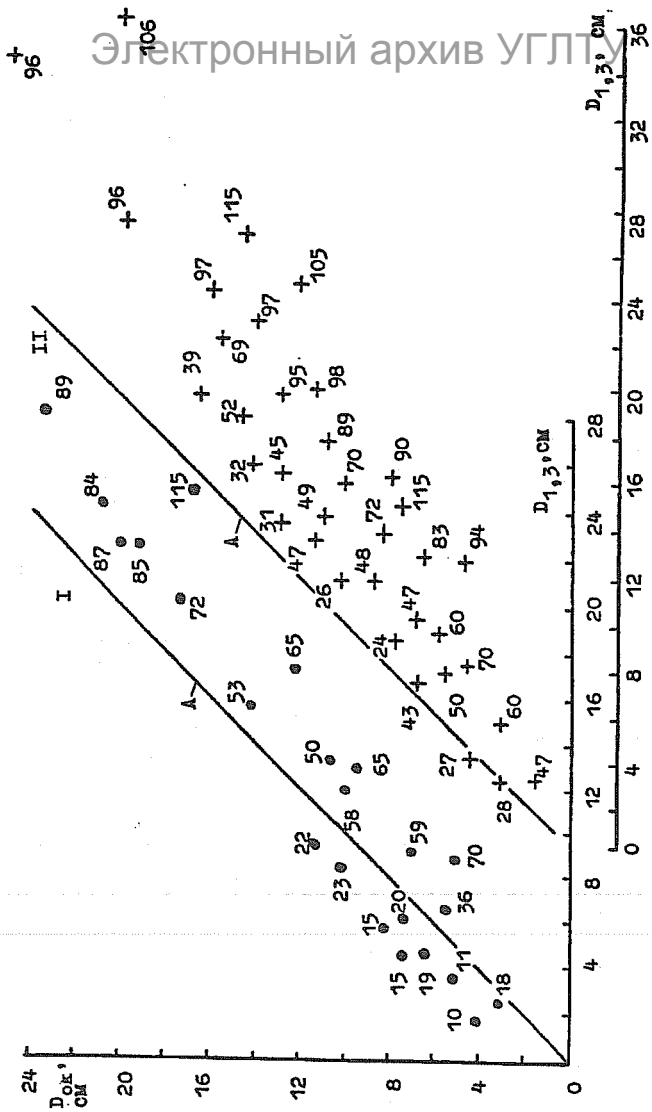


Рис. 52. Зависимость диаметра ствола у основания кроны ($D_{ок}$) или (I) и сосны (II) от диаметра ствола на высоте груди ($D_{г}$):
 $D_{ок}$ и $D_{г}$; цифрами обозначен возраст деревьев в годах

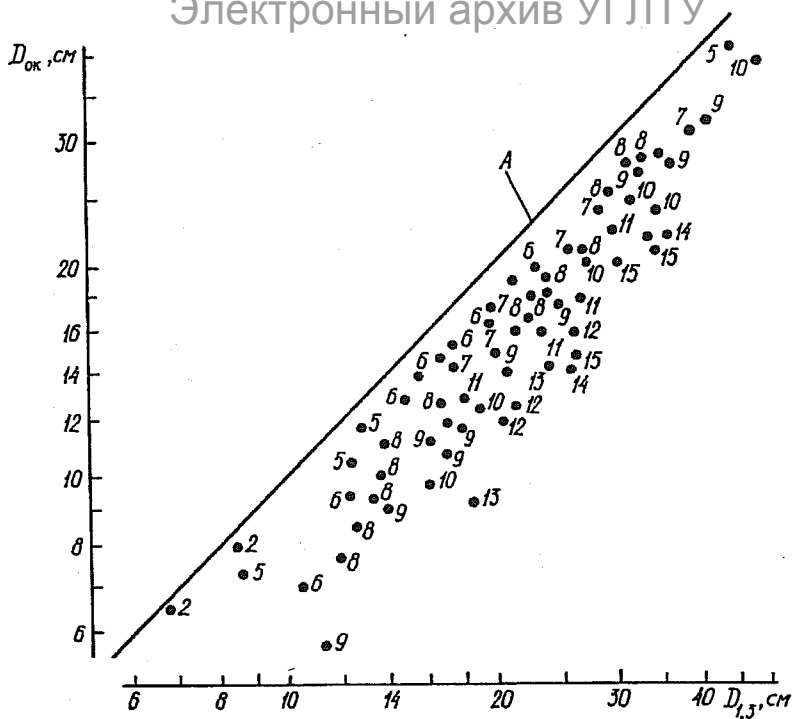


Рис. 53. Зависимость диаметра ствола у основания кроны пихты от диаметра ствола на высоте груди и расстояния h :
 А — линия равенства диаметров $D_{ок}$ и $D_{г}$; цифры обозначено расстояние h (м) от основания кроны до основания ствола

ности 16 модельных деревьев (614 мутовок) нами рассчитаны псевдоинвариантные связи второго вида

для ели

$$P_x = 0,02392 \Sigma S_{об}^{1,1182}; R^2 = 0,988, \quad (69)$$

$$P_c = 0,02672 \Sigma S_{об}^{1,1064}; R^2 = 0,972 \quad (70)$$

и для сосны

$$P_x = 0,02039 \Sigma S_{об}^{1,0159}; R^2 = 0,924, \quad (71)$$

$$P_c = 0,00660 \Sigma S_{об}^{1,4208}; R^2 = 0,983, \quad (72)$$

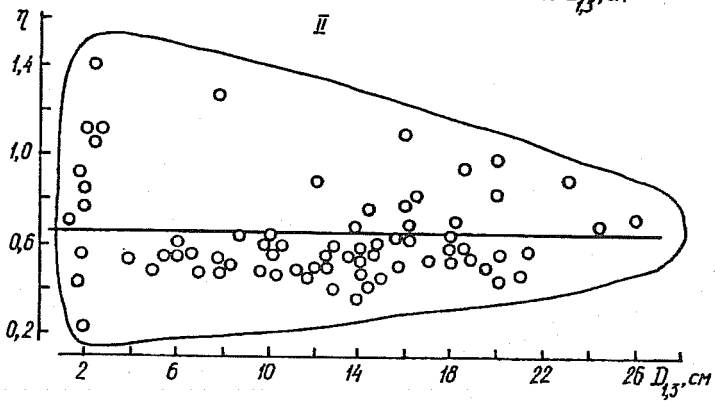
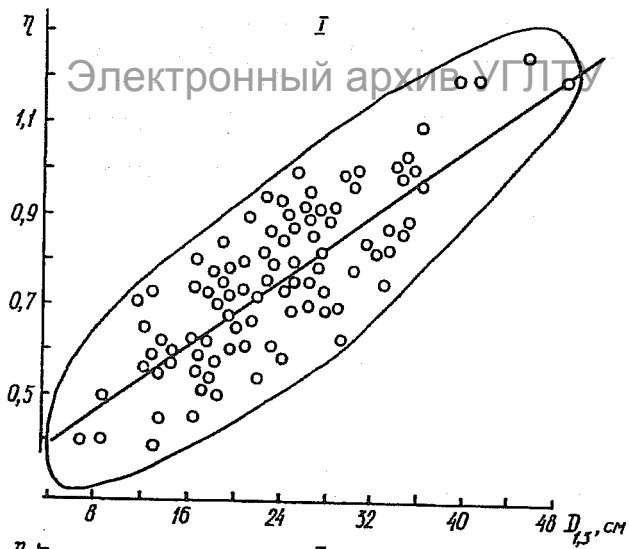


Рис. 54. Зависимость относительного сбега η бессучковой части ствола пихты (I) и березы (II) от диаметра ствола на высоте груди $D_{1.3}$

Таблица для определения диаметра ствола у основания кроны ($D_{ок}$) по измеренным диаметру на высоте груди ($D_{1,3}$) и расстоянию от основания ствола до основания кроны (h) у пихты Среднего Урала

h, м	$D_{1,3}$, см								
	8	12	16	20	24	28	36	44	52
2	7,6	—	—	—	—	—	—	—	—
3	7,2	—	—	—	—	—	—	—	—
4	6,7	10,5	—	—	—	—	—	—	—
5	6,2	9,9	13,7	—	—	—	—	—	—
6	—	9,4	13,0	16,7	20,3	24,0	—	—	—
8	—	8,3	11,8	15,3	18,8	22,3	29,3	36,3	43,3
10	—	—	10,5	13,9	17,2	20,6	27,3	34,0	40,7
12	—	—	—	12,5	15,7	18,9	25,3	31,7	38,1
14	—	—	—	11,0	14,1	17,2	23,3	29,4	35,5
16	—	—	—	—	—	15,5	21,3	27,1	32,9

где $\Sigma S_{об}$ — суммарная площадь сечений у основания ветвей I порядка, см². Попарное сравнение уравнений (58) в табл. 3 и (69) — (72) показывает, что суммарная площадь сечений ветвей и $D_{ок}$ в качестве независимой переменной дают оценки массы крон, близкие между собой по точности. Однако нужно иметь в виду, что показатель $\Sigma S_{об}$ является расчетным, его получение более трудоемко и менее технологично в сравнении с $D_{ок}$. В целях упрощения применения уравнений (69) — (72) для оценки массы крон вслед за С. Г. Рождественским с соавторами (1991) мы рассчитали вспомогательные псевдоинвариантные зависимости для ели

$$\Sigma S_{об} = 0,8288 D_{ок}^{2,0690}; R^2 = 0,962 \quad (73)$$

и для сосны

$$\Sigma S_{об} = 1,8637 D_{ок}^{1,7912}; R^2 = 0,954. \quad (74)$$

В этом случае двухэтапную рекуррентную систему (62) можно заменить трехэтапной

Сравнение результатов табулирования псевдоинвариантных уравнений двух видов

Электронный архив УГЛТУ

Показатель	Ступень диаметра ствола у основания кроны, см									№ уравнения
	4	6	8	10	12	14	16	18	20	

Ель

P_x , кг	0,5	1,2	2,3	4,0	6,1	9,0	12,3	16,3	21,0	(58)
P_c , кг	0,3	0,9	1,9	3,4	5,6	8,5	12,1	16,7	22,2	(58)
$\Sigma S_{об}$, см ²	15	34	61	97	142	195	257	328	408	(73)
P_x , кг	0,5	1,2	2,4	4,0	6,1	8,7	11,8	15,6	19,8	(69)
P_c , кг	0,5	1,3	2,5	4,2	6,4	9,1	12,4	16,2	20,6	(70)

Сосна

P_x , кг	0,4	1,0	1,9	3,1	4,6	6,4	8,6	11,1	13,9	(58)
P_c , кг	0,6	1,7	3,6	6,4	10,1	14,9	20,9	28,2	36,8	(58)
$\Sigma S_{об}$, см ²	23	50	84	125	174	230	293	363	439	(74)
P_x , кг	0,5	1,2	2,1	3,2	4,7	6,4	8,3	10,5	12,9	(71)
P_c , кг	0,6	1,6	3,3	5,9	9,3	13,8	19,5	26,3	34,4	(72)

$$\left. \begin{array}{l}
 \text{I.} \quad P_i = f(\Sigma S_{об}) \\
 \uparrow \\
 \text{II.} \quad \Sigma S_{об} = f(D_{ок}) \\
 \uparrow \\
 \text{III.} \quad D_{ок} = f(D_{1,3}, A, G, H_{100})
 \end{array} \right\} (75)$$

Сравнение псевдоинвариантных уравнений вида $P_i \sim D_{ок}$ и $P_i \sim \Sigma S_{об}$ по показателям детерминации, а также сравнение результатов их табулирования (табл. 5) показывает, что расхождения между ними незначительны и находятся в пределах доверитель-

Средние значения ошибок (числитель) и пределы их варьирования по 10 повторностям (знаменатель) в зависимости от числа модельных деревьев, взятых для расчета уравнения (58)

Фракции фитомассы	Значения ошибок, %			Исходный массив
	5 экз.	10 экз.	20 экз.	
Ель				
Хвоя	$\frac{4,4}{(3,9-5,3)}$	$\frac{4,6}{(3,9-5,1)}$	$\frac{3,9}{(3,9-4,1)}$	3,9
Скелет кроны	$\frac{5,7}{(5,1-6,8)}$	$\frac{5,4}{(5,1-5,9)}$	$\frac{5,3}{(5,1-5,7)}$	5,1
Сосна				
Хвоя	$\frac{20,9}{(16,0-27,2)}$	$\frac{17,6}{(14,9-28,6)}$	$\frac{15,9}{(14,9-17,5)}$	15,4
Скелет кроны	$\frac{10,3}{(6,6-20,8)}$	$\frac{7,9}{(7,3-9,4)}$	$\frac{7,7}{(7,3-7,9)}$	7,7

ных диапазонов регрессий. Результаты сравнения позволяют сделать вывод, что не только зависимости $P_i \sim D_{ок}$ и $P_i \sim \Sigma S_{ов}$, но и соответствующие им рекуррентные системы (62) и (75) могут использоваться для оценки массы кроны на равных основаниях. Поскольку при усреднении результатов, полученных по двум разным регрессионным системам, ошибки взаимно нейтрализуются (Гульбе и др., 1991), то для повышения точности можно рекомендовать одновременное применение регрессионных систем (62) и (75).

Трудоемкость составления нормативов учета фитомассы древостоев и создания баз данных о ней (Усольцев, 1993а, 1994, 1995 а, б) может быть существенно снижена также путем сокращения массива экспериментальных данных, по которому рассчитывается псевдоинвариантная взаимосвязь. В целях оптимизации объема экспериментальных данных из исходных массивов (110 деревьев ели и 250 сосны) посредством генератора случайных чисел были набраны в десятикратных повторностях для каждой породы три выборки данных в объеме m (5, 10 и 20 дере-

вьев соответственно). По каждой выборке рассчитаны аллометрические зависимости (58) для массы хвои и скелета кроны и затем аппроксимированы по фактическим значениям исходных массивов. Полученные значения P_x и P_c сопоставлены с соответствующими фактическими значениями в исходных массивах путем расчета стандартных ошибок. Результаты расчета (табл. 6) показывают, что при увеличении объема выборки с 5 до 20 деревьев ошибки уравнений регрессии несколько снижаются, при этом объем выборки, равный 20, и исходный объем данных дают фактически одинаковые ошибки.

В березняках при увеличении выборки (общий массив 270 деревьев) с 5 до 40 деревьев ошибка определения массы листвы дерева снижается с 7,3 до 4,7 % и массы скелета кроны — с 4,2 до 2,5 %, а при использовании уравнений, выведенных по всему исходному массиву из 270 деревьев, ошибки составляют для массы листвы 4,5 % и для массы скелета кроны 2,4 %, т.е. точность уравнений (58), рассчитанных по 40 и 270 деревьям, фактически одна и та же.

Из сказанного следует, что для получения надежной зависимости (58) нет необходимости рубить и взвешивать 180—270 деревьев, как это было выполнено в нашей работе. Для этой цели достаточно взять в диапазоне ступеней толщины от 1 до 50 см и в максимально возможных диапазонах возраста и эколого-ценологических условий методом случайной или систематической выборки 20—40 деревьев.

6.3. РЕГРЕССИОННЫЕ МОДЕЛИ ТРЕТЬЕГО УРОВНЯ ПРИБЛИЖЕНИЯ

Третье приближение связано с переходом к многофакторной модели на основе совмещенного эффекта ксилемного и флоэмного транспорта. Парная зависимость для массы кроны и ДЗ пихты в свежем состоянии

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln Z \quad (76)$$

характеризуется довольно низкими показателями R^2 (соответственно 0,401 и 0,302), где Z — радиальный прирост ствола на высоте груди (мм), средний за последние десять лет. Однако, будучи включенным в (53), радиальный прирост Z существенно повышает точность модели

$$\ln P_{кр} = -1,7009 + 1,8634 \ln D_{1,3} + 0,4261 \ln Z; \\ R^2 = 0,913 \quad (77)$$

и для массы ДЗ

$$\ln P_{дз} = -1,8106 + 1,7752 \ln D_{1,3} + 0,1173 \ln D_{1,3} \ln Z; \\ R^2 = 0,914 \quad (78)$$

в сравнении с (53): соответственно $0,913 > 0,869$ и $0,914 > 0,858$. Факторы $D_{1,3}$ и Z в совокупности образуют прирост площади сечения ствола $Z_g \approx \pi D_{1,3} Z$, однако каждый из них изменяется с возрастом и условиями произрастания практически независимо один от другого (Усольцев, 1993 б). Ранее было показано, что в пределах исследуемого региона, например в сосняках Аман-Карагайского бора (Усольцев, 1988) или Среднего Урала (Усольцев и др., 1993 а, б), они дают устойчивые оценки массы кроны. Объединение их в интегральный показатель снижает точность оценок. Это видно при сравнении уравнений (59) и (78): казалось бы, связь $P_i \sim Z_v$ должна быть теснее, чем $P_i \sim Z_g \approx \pi D_{1,3} Z$, поскольку Z_v в отличие от Z_g учитывает еще и прирост ствола в высоту. Однако фактически оказалось наоборот.

В качестве другого варианта третьего приближения, описывающего совмещенный эффект ксилемного и флоэмного транспорта, может быть рассмотрено уравнение

$$\ln P_{дз} = 0,2213 + 0,8964 \ln D_{ок} + 0,4867 \ln Z_v; R^2 = 0,940. \quad (79)$$

На рис. 55, а дана графическая интерпретация этой взаимосвязи, где показано, что при одном и том же значении $D_{ок}$ масса ДЗ изменяется пропорционально величине Z_v . Иная интерпретация уравнения (79) приведена на рис. 56, где показаны общие поля распределения экспериментальных данных массы кроны и ДЗ по величине прироста Z_v , соответствующие уравнению (59), и стратификации этих полей посредством введения в уравнения (59) дополнительного фактора $D_{ок}$. Снижение остаточного варьирования показателей фитомассы относительно линий регрессии во втором случае очевидно.

Целесообразность расчленения прироста Z_g на две составляющие $D_{1,3}$ и Z и замены соотношения $P_x \sim Z_v$ более информатив-

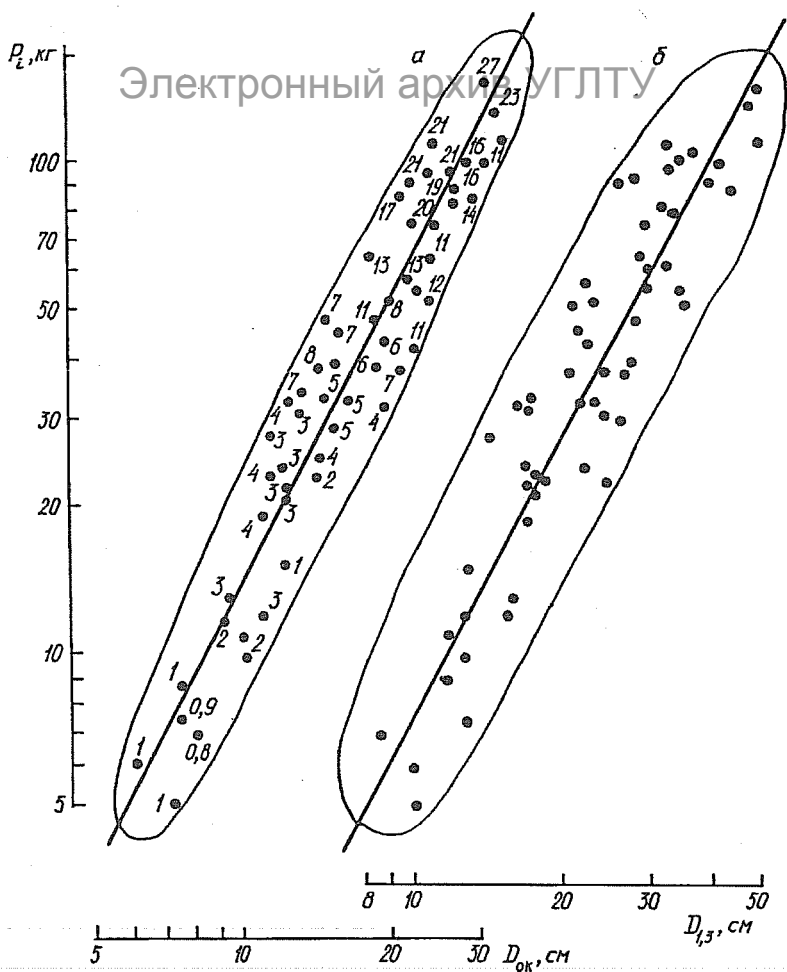


Рис. 55. Зависимость массы древесной зелени пихты в свежем состоянии от диаметра ствола дерева у основания кроны ($D_{ок}$) (а) и диаметра на высоте груди ($D_{1,3}$) (б); цифрами обозначен объемный прирост ($дм^3$), средний за последние 10 лет

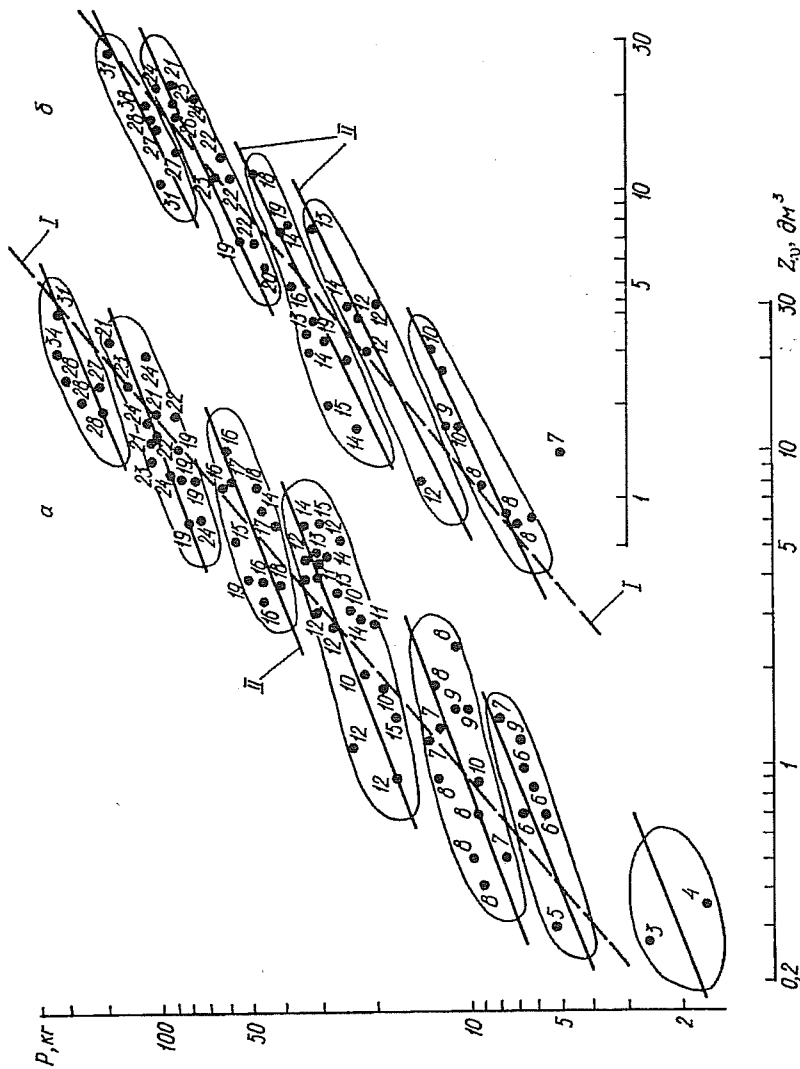


Рис. 56. Зависимость массы кроны (а) и древесной зелени (б) пихты в свежем состоянии от объема прироста ($Z_{\text{ст}}$) и диаметра ствола у основания кроны ($D_{\text{кр}}^3$):
 I — линии регрессии (59), II — линии регрессии (79), цифрами обозначен $D_{\text{кр}}, \text{см}$

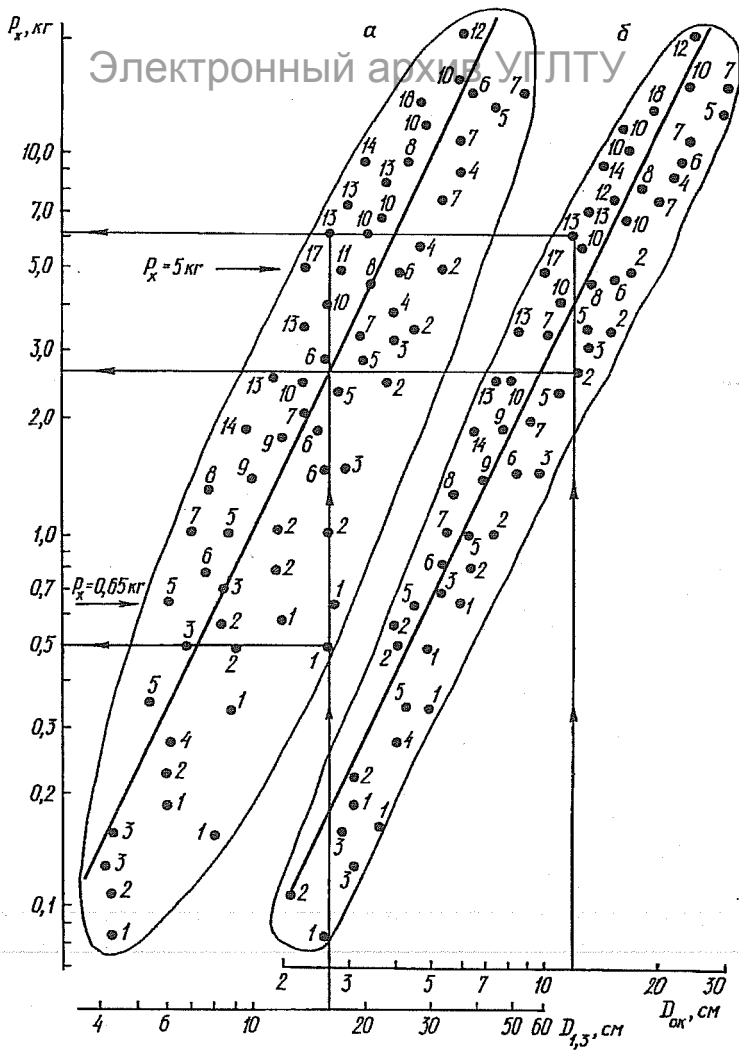


Рис. 57. Зависимость массы хвои дерева сосны в абсолютно сухом состоянии:

a — от диаметра ствола на высоте груди ($D_{1,3}$) по уравнению $\ln P_x = -4,8460 + 2,1407 \ln D_{1,3}$; *b* — от диаметра ствола у основания кроны ($D_{ок}$) по уравнению $\ln P_x = -3,8561 + 2,1660 \ln D_{ок}$; цифрами обозначен радиальный прирост (Z) в десятых долях миллиметра

ным выражением $P_x = f(D_{1,3}, Z)$ можно показать также на примере сосны. Из рис. 57, а видно, что одна и та же масса хвой — ($P_x = 0,65$ кг) — относится к деревьям разного диаметра — 6 и 16 см, но первое имеет прирост $Z = 0,05$ см, а второе — 0,01 см. Расчет прироста площади сечения по формуле $Z \approx \pi D_{1,3} Z$ показывает, что он составляет в первом случае 1 см^2 , а во втором — $0,5 \text{ см}^2$. Аналогичным расчетом показателей Z_g для деревьев с массой хвой 5 кг установлено, что они составляют соответственно 7,5 и 2,0 см^2 . Иными словами, одной и той же массе хвой соответствуют разные значения Z_g , и наоборот — одному и тому же значению Z_g соответствуют разные значения массы хвой.

Однако при одном и том же значении $D_{1,3}$ масса хвой пропорциональна величине Z (см. рис. 57, а). Например, для $D_{1,3} = 16$ см перепад предельных показателей массы хвой и приростов Z примерно одинаковый — тринадцатикратный. Если же экспериментальные данные массы хвой связать с диаметром ствола у основания кроны $D_{ок}$, то перепад предельных показателей массы хвой для тех же деревьев снижается и становится примерно двукратным (см. рис. 57, б). Однако разброс данных массы хвой и в этом случае явно связан с величиной радиального прироста Z . Это подтверждает вывод А. И. Иванова и А. И. Дубинина (1992), что, хотя в сечении ствола под кроной доля ранней древесины заболони намного больше и устойчивее, чем на уровне груди, тем не менее влагообеспеченность хвой сосны, ее функционирование и развитие определяются зоной транзита влаги, включающей последние три-пять годичных слоев вдоль по стволу и тесно связанной с текущим радиальным приростом и приростом площади сечения ствола.

Ограничиться измерением показателей $D_{ок}$ и Z и оценкой массы хвой двухфакторной зависимостью $P_x = f(D_{ок}, Z)$ было бы неправомерно. На рис. 58 представлено соотношение $P_x \sim Z$ для четырех экспериментальных значений $D_{ок}$ (2, 6, 12 и 24 см), расчлененное соответственно на четыре блока. В пределах каждого блока зависимость $P_x \sim Z$ четко дифференцируется в связи с $D_{1,3}$ (показан цифрами): при одном и том же значении $D_{ок}$ и Z масса хвой возрастает пропорционально $D_{1,3}$ (Usoltsev et al., 1993).

После содержательного анализа массивов экспериментальных данных рассчитаны регрессионные модели для ели и пихты (различие по двум породам недостоверно) в абсолютно сухом состоянии:

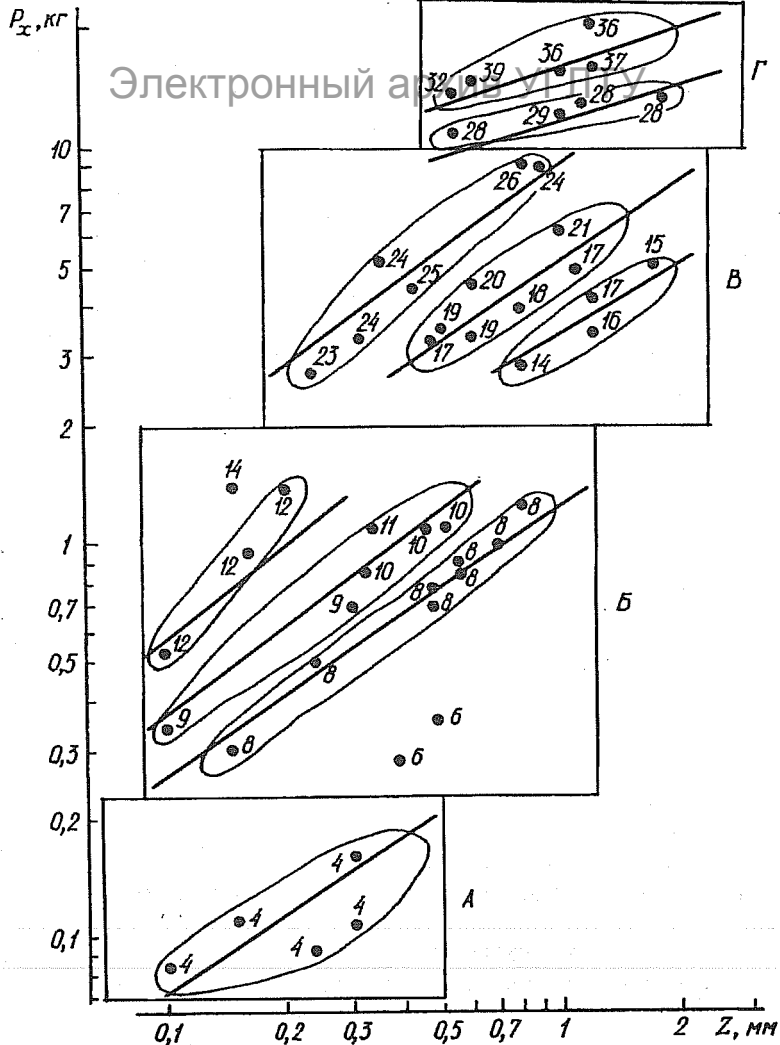


Рис. 58. Зависимость массы хвои (P_x) сосны в абсолютно сухом состоянии от радиального прироста (Z) для значений $D_{ок}$, равных соответственно 2 см (А), 6 (Б), 12 (В) и 24 см (Г); цифрами обозначен диаметр на высоте груди ($D_{1,3}$, см); линии регрессии получены табулированием уравнения (82) по вынесенным на рисунок экспериментальным данным

Электронный архив УГЛТУ

$$\ln P_x = -4,6513 + 2,2019 \ln D_{ок} + 0,7374 \ln D_{1,3} - 0,1422 \ln D_{ок} \ln D_{1,3} + 0,0449 \ln D_{1,3} \ln Z; R^2 = 0,967; \quad (80)$$

$$\ln P_c = -4,7034 + 2,1030 \ln D_{ок} + 0,4574 \ln D_{1,3}; R^2 = 0,968, \quad (81)$$

для сосны в абсолютно сухом состоянии

$$\ln P_x = -4,2315 + 2,9847 \ln D_{1,3} + 0,5525 \ln Z + 1,4289 \ln D_{ок} - 0,6623 \ln D_{1,3} \ln D_{ок} + 0,1559 (\ln D_{ок})^2 \ln Z - 0,05516 (\ln D_{ок})^3 \ln Z; R^2 = 0,953; \quad (82)$$

$$\ln P_c = -4,7929 + 1,5708 \ln D_{1,3} + 1,2422 \ln D_{ок} + 0,08667 (\ln D_{ок})^2 \ln Z - 0,0180 (\ln D_{ок})^3 \ln Z; R^2 = 0,974; \quad (83)$$

для пихты в свежем состоянии

$$\ln P_{кр} = -1,3854 + 1,9348 \ln D_{ок} - 0,9210 \ln D_{ок} \ln Z + 0,9214 \ln D_{1,3} \ln Z + 0,6733 (\ln D_{ок})^2 \ln Z - 0,6115 \ln D_{ок} \ln D_{1,3} \ln Z; R^2 = 0,946; \quad (84)$$

$$\ln P_{дз} = -5,2601 + 2,2680 \ln D_{ок} + 2,0373 \ln D_{1,3} - 0,4240 \ln D_{ок} \ln D_{1,3} + 0,03004 \ln D_{ок} \ln D_{1,3} \ln Z; R^2 = 0,935. \quad (85)$$

У березы с осинкой включение в модель (58) дополнительно $D_{1,3}$ и Z не повысило ее точности, возможно, потому, что у мелколиственных рассеянно-сосудистых пород вода проводится по всему сечению ствола как ранней, так и поздней древесиной (Раскатов, 1964).

Результаты табулирования уравнений (80), (82) — (85) (см. приложения 11—13) дают представление о степени зависимости массы кроны от каждого из физиологически обусловленных дендрометрических показателей и могут применяться при оценке массы кроны деревьев на пробных площадях. Уравнения (80) — (85), определяющие третий, более точный в сравнении с (58), уровень приближения при оценке массы кроны, могут быть использованы, как и (58), совместно с вспомогательными уравнениями (60), (61) и (67) для ускоренного получения эксперимен-

главных показателей фитомассы древостоев и для создания региональных баз данных о ней.

Можно попытаться интерпретировать модели (80) — (85) исходя из особенностей функционирования зоны транзита влаги у кольцесосудистых пород (Иванов, Дубинин, 1992). Ксилемный и флоэмный транспорты дерева функционально взаимосвязаны и образуют единую гидродинамическую систему (Водный обмен..., 1989), замкнутую на массу хвои. На уровне древостоя общие закономерности возрастного изменения площади сечения зоны транзита влаги и годичного прироста площади сечения ствола имеют синхронный характер (Иванов, Дубинин, 1992). Однако на уровне отдельного дерева снижение прироста и отпад одних деревьев сопровождается увеличением прироста соседних. В более сухие периоды либо в жестких условиях произрастания при одной и той же площади сечения заболони под кроной, но при пониженном соотношении зон транзита и депонирования влаги в ней снижается приток ассимилятов по флоэме и соответственно прирост площади сечения ствола.

Последнее явление может обусловить скачкообразный характер отмирания нижних мутовок. В результате при постоянном значении $D_{ок}$ масса хвои может быть тесно сопряжена с радиальным приростом за последние годы. Напротив, при стабильном радиальном приросте и интенсивном отмирании нижних мутовок масса хвои будет связана с диаметром $D_{ок}$ вследствие сдвига последнего вверх по стволу. При постоянных значениях $D_{ок}$ и Z масса хвои увеличивается пропорционально второй составляющей прироста Z_g — величине диаметра $D_{1,3}$. Соответственно возрастает камбиальная поверхность, служащая для ассимилятов важной аттрагирующей зоной.

Ортогональность трех определяющих факторов ($D_{1,3}$, Z и $D_{ок}$) может быть показана и с иной позиции. Факторы $D_{1,3}$ и Z варьируют без какой-либо взаимной связи, определяя в совокупности величину прироста Z_g и связанную с ним массу хвои. При постоянных значениях $D_{1,3}$ и Z масса кроны зависит от площади сечения заболони под кроной и уменьшается с увеличением расстояния до начала кроны (перепада между диаметрами $D_{1,3}$ и $D_{ок}$), но повышается с увеличением $D_{ок}$.

Выводы.

1. Паип-модель (см. рис. 55, а и 57, б) занижает массу хвои у деревьев высокой жизнеспособности (повышенный прирост

ствола) и завывает — у деревьев низкой жизнеспособности (пониженный прирост): при одной и той же влагообеспеченности хвои дерева (или величине $D_{ок}$) ее масса в значительной степени связана с интенсивностью отложения ассимилятов в виде прироста ствола. По-видимому, пайп-модель отражает лишь потенциальную влагообеспеченность хвои, а фактическое влагопотребление определяется соотношением зон транзита и депонирования влаги в сечении ствола под кроной. В таком случае чем выше названное соотношение, тем интенсивнее идут процессы фотосинтеза и отложения ассимилятов в виде прироста ствола, и при одной и той же величине $D_{ок}$ большая ассимилирующая масса и масса кроны в целом обеспечивают повышенный прирост ствола.

2. У хвойных повышение точности и уровня приближения оценки массы кроны к идеалу связано со все возрастающим отходом от принципа инвариантности и переходом к многофакторному анализу. Благодаря сравнительно детальной изученности зоны транзита влаги (Иванов, Дубинин, 1992), такая закономерность у хвойных имеет определенное физиологическое обоснование. У мелколиственных рассеянно-сосудистых пород, проводящих воду ранней и поздней древесиной по всему сечению ствола, выявленные на основе пайп-модели закономерности инвариантны.

3. Выполненный на феноменологическом уровне анализ зависимости массы хвои и скелета кроны деревьев от физиологически обусловленных дендрометрических показателей и полученные уравнения позволяют многократно снизить объем полевых работ по взвешиванию и сушке фракций фитомассы. Это обеспечивается приближенной инвариантностью названных уравнений относительно возраста древостоев и эколого-ценотических условий их роста. Поскольку последние факторы определяют массу крон на 1 га, то при составлении нормативов для оценки фитомассы и при разработке банков данных о ней сбор экспериментального материала осуществляется по названным факторам на 600—700 модельных деревьях, но ограничивается традиционным определением линейных размеров деревьев по ступеням толщины — без взвешивания массы крон. Совмещение названных показателей с псевдоинвариантными уравнениями для оценки фитомассы осуществляется посредством рекуррентных регрессионных систем. Объем экспериментальных данных

о фитомассе крон, используемых для расчета псевдоинвариантных зависимостей (58), (80) — (85), может быть сокращен до 20—40 модельных деревьев, взятых в максимально широком диапазоне толщины стволов, а также возраста и эколого-ценотических условий.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНО-ФРАКЦИОННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МАССЫ КРОН ДЕРЕВЬЕВ

7.1. ВЕРТИКАЛЬНО-ФРАКЦИОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОМАССЫ ДРЕВОСТОЯ КАК ХАРАКТЕРИСТИКА ЕГО СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Вертикально-фракционное распределение фитомассы в специальной литературе рассматривается как один из основных способов изучения структурно-функциональной организации биогеоценозов (Дылис, 1974; Уткин, 1986 б; Карманова и др., 1987). Его данные являются необходимой количественной основой при моделировании различных закономерностей и процессов, происходящих в лесу.

Лесной биогеоценоз, как и любая функционирующая система, характеризуется определенной пространственной структурой. Она проявляется в закономерном размещении материальных тел по отношению друг к другу и определяет характер обмена веществ и энергии между компонентами биогеоценоза и окружающей средой. Д. В. Шимвелл (Карманова и др., 1987) различает три компонента пространственной структуры: 1) горизонтальную структуру, характеризующуюся распределением особей или их группировок по территории; 2) вертикальную структуру, выражающуюся в ярусности; 3) обилие видов, их покрытия и массы на единице площади.

Изучение горизонтальной структуры ценоза шло по пути выявления типов размещения растений (Грейг-Смит, 1967), выделения биогрупп (Лесков, 1956), микрогруппировок и биогеоценологических парцелл (Дылис, 1969). Выявленные на этой основе закономерности горизонтального сложения позволили вскрыть

природу леса в ее подлинном разнообразии и сложности. Они находят применение при решении классификационной проблемы в лесной типологии, при направленном ведении лесного хозяйства в целях выращивания высокопродуктивных древостоев, автоматизации процессов дешифрирования аэроснимков, организации научных работ в лесу.

Не меньшее значение и в теоретическом, и в практическом отношении имеет изучение вертикальной структуры ценозов. Известно, что толща лесного полога характеризуется значительной неоднородностью как по составу и состоянию ее структурных частей, так и по условиям и результатам физиологической работы (Дылис, 1969). Распределение света, тепла, кислорода, влаги и углекислоты в воздухе в значительной степени определяется высотой от поверхности земли. Такая градиентность в распределении микроклиматических факторов сочетается с дифференциацией фракционного состава фитомассы, с разной интенсивностью фотосинтеза и дыхания (Дылис, 1974; Уткин, 1974). Для отражения пестроты и мозаичности биогеоценотических компонентов по вертикали исследователями были предложены различные структурные единицы: ярусы, элементы леса (Третьяков, 1927; Морозов, 1928; Третьяков и др., 1952), биогеоценотические горизонты и слои (Бяллович, 1960; Дылис, 1969).

Фитомасса каждого растительного яруса не однородна и по ряду свойств может быть расчленена на определенное количество слоев. В исследованиях физиологов и лесных метеорологов для учета гетерогенности фитосреды, морфоструктуры и функциональной деятельности ассимиляционного аппарата лесной полог, как правило, механически расслаивался на три части (Уткин, 1986 в). Однако для получения более глубоких знаний о продукционном процессе и в целях моделирования структурно-функциональной организации фитоценозов такое деление оказалось явно недостаточным. В этой связи Ю. П. Бяллович (1960) предложил понятие "биогеоценотические горизонты". Под ними понимаются слои кронового пространства, характеризующиеся специфическим составом входящих в них компонентов и специфическим обменом и превращениями вещества и энергии в них. По мнению этого ученого, биогеогоризонты являются элементарными и по вертикали далее не расчленимыми структурами биогеоценоза.

В связи с тем, что расслоение растительности в вертикаль-

ном направлении всегда сопровождается соответствующей дифференциацией микроклиматических факторов, границы биогеоценотических горизонтов могут быть определены по особенностям последних. Однако более объективно они выявляются по различиям в вертикальной структуре растительности. Выделение биогеогоризонтов — операция непростая, поскольку между ними нет резких границ. Здесь хорошие результаты может дать выбор признаков, связанных с функционированием биогеогоризонтов (например, распределение световых и теневых листьев, годичного прироста, генеративных органов, ветвей, отмерших сучьев и т.д.). В этом случае выделенные биогеогоризонты представляют не просто пространственные образования, а действительно специфические рабочие органы ценоза. Как отмечает Н. В. Дылис (1974), они позволяют вскрыть сложность вертикального размещения и взаимодействия масс живых и косных тел; закономерности вертикального строения и фракционного состава фитомассы и ее связей с режимами света, тепла, влажности; особенности изменения интенсивности физиологических процессов на разных высотных уровнях; место и роль отдельных слоев кронового пространства в обменных процессах и др. Следует отметить также неодинаковое значение отдельных биогеогоризонтов в распространении лесных верховых пожаров.

Объективная стратификация толщи фитоценоза и обоснованное выделение вертикальных биогеоценотических структур (биогеогоризонтов, слоев и т.п.), по мнению многих исследователей (Дылис, 1969, 1974; Уткин, 1974, 1986 б; Иванов, 1982; Карманова и др., 1987; и др.), возможны лишь на основе детального изучения вертикально-фракционного распределения запаса и годичного прироста фитомассы, ее поверхности и объема. Другие признаки (характер распределения микроклиматических факторов, физиологические особенности фотосинтезирующего аппарата) могут быть использованы для уточнения границ выделенных горизонтов и их характеристики. А. И. Уткин (1974) такое положение объясняет следующим: 1) фитомасса разнокачественна по своему фракционному составу, который к тому же меняется в вертикальном направлении; 2) по соотношению ассимилирующих и неассимилирующих компонентов фитомассы можно судить об участии отдельных горизонтов в физиологических процессах и косвенно — о микроклиматических факторах в этих горизонтах; 3) возрастные различия ветвей в кронах деревьев

определяют разную интенсивность их затмирания и тем самым обуславливают формирование разных группировок беспозвоночных животных; 4) плотность заполнения отдельных слоев полога разными фракциями фитомассы позволяет судить об их экранирующих свойствах.

Исследования вертикально-фракционного распределения фитомассы в основном проводились для решения специальных задач — изучения светового режима леса (Алексеев, 1975), выделения вертикальных биогеоценотических структур (Уткин, Дылис, 1966; Карманова и др., 1987), проведения анализа минерального питания в лесных биогеоценозах (Беручашвили, 1972), определения характеристики продуцирования, накопления, пространственной трансформации фитомассы (Рождественский, 1984; Арутюнян, Уткин, 1986; Гульбе и др., 1986; Уткин и др., 1986).

В настоящее время разворачиваются работы по выявлению собственно вертикально-фракционной структуры фитоценозов (Кибзун, Ле Чонг Кук, 1979; Гульбе, 1986; Каплина, 1986, 1989; Рождественский, 1986; и др.). По мнению А. И. Уткина (1986 б), такие исследования важны для решения многих лесоводственно-таксационных задач, а именно — обоснования оптимальной структуры древостоев, выбора типов смешения лесных культур, рекомендации способов и интенсивности рубок ухода и т.д.

7.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАССЫ ХВОИ И СКЕЛЕТА ВЕТВЕЙ ПО ВОЗРАСТНЫМ СЛОЯМ КРОНЫ

Исследование структурной и гидравлической архитектуры дерева на уровне вертикального распределения фитомассы как элемента структурно-функциональной организации лесных фитоценозов — предмет экологической морфологии, физиологии древесных растений, лесной метеорологии, а также моделирования биопродукционного процесса лесных фитоценозов.

Теория пайп-модели обеспечивает один из подходов к весовой стратификации кроны дерева, или к внутрикрановому распределению ее фитомассы P_i (см. разд. 1.3.1), связанной с диаметром ствола на i -м уровне кроны, т.е. с абсолютным сбегом ствола в пределах кроны. Казалось бы, сочетание пайп-модели и гипотезы единства формы ствола (Захаров, 1955) обеспечивает ин-

вариантность внутрикоронового распределения фитомассы благодаря наличию рекуррентной цепочки простых устойчивых взаимосвязей: $D_i = f(D_{0,1}) \rightarrow P_i = f(D_i)$, где D_i и $D_{0,1}$ — диаметры ствола соответственно в i -м сечении кроны и на 0,1 высоты дерева. Однако на сегодня инвариантность формы ствола уже неоднократно подвергнута сомнению, а теория пайп-модели нуждается в корректировке, поскольку от инвариантной взаимосвязи, описывающей внутрикороновое распределение фитомассы, в результате ее последовательного развития и трансформации исследователи пришли к традиционной многофакторной регрессии. В этом случае площадь заболони как основной фактор, определяющий массу кроны на i -м ее уровне, теряет свои преимущества перед диаметром ствола на том же уровне (Baldwin, 1989).

Альтернативный пайп-модели вариант предложили Н. Г. Балыков с соавторами (1989), исследовав распределение фитомассы не по диаметру ствола в пределах кроны, а по возрасту мутовок. По данным 22 модельных деревьев в 30-летнем сосняке лишайниковом, применив простое соотношение относительной высоты мутовки и ее возраста, описанное однопараметрической экспоненциальной функцией, общей для всех деревьев, они вывели вертикальное распределение фитомассы кроны по метровым слоям полого древостоя. Однако их исследование ограничено одним древостоем и имеет локальный характер.

Объединив элементы двух последних альтернативных подходов и применив многомерный регрессионный анализ, мы предприняли попытку исследования внутрикоронового интегрального (кумулятивного) распределения фитомассы хвои и скелета кроны деревьев в широком возрастном и эколого-ценотическом диапазоне древостоев на основе измерения возраста мутовки (или i -й части кроны) и диаметра ствола у ее основания. Многомерное регрессионное моделирование предполагает вычленение основных определяющих факторов воздействия и количественную оценку их совокупного эффекта на результирующий признак. При регрессионном анализе конкретизируется воздействие каждого фактора и создается база для экспериментирования с моделями в целях получения ответов на вопросы типа “Что будет, если...?” (Четыркин, 1977; Лица, 1980). Регрессионная модель, описывающая зависимость кумулятивных значений фитомассы кроны от определяющих параметров дерева, может быть прак-

тической использована только в том случае, если известны значения этих параметров дерева в древостое с известными или задаваемыми таксационными и эколого-ценотическими характеристиками. Тем самым исследование внутрикروнового распределения фитомассы сводится к параметрическому прогнозированию (Лиёпа, 1980), т.е. сначала предсказываются (рассчитываются, задаются) некоторые параметры дерева, а по ним на основе регрессионной модели прогнозируется распределение фитомассы. Этот принцип, реализованный в рекуррентной системе регрессий (Усольцев, 1988; Usoltsev, 1989, 1990), использован при выполнении нашей задачи.

7.2.1. СОСНА СРЕДНЕГО УРАЛА

При исследовании внутрикронового распределения фитомассы в качестве базовой принята пайп-модель, представленная аллометрической зависимостью

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln D_i, \quad (86)$$

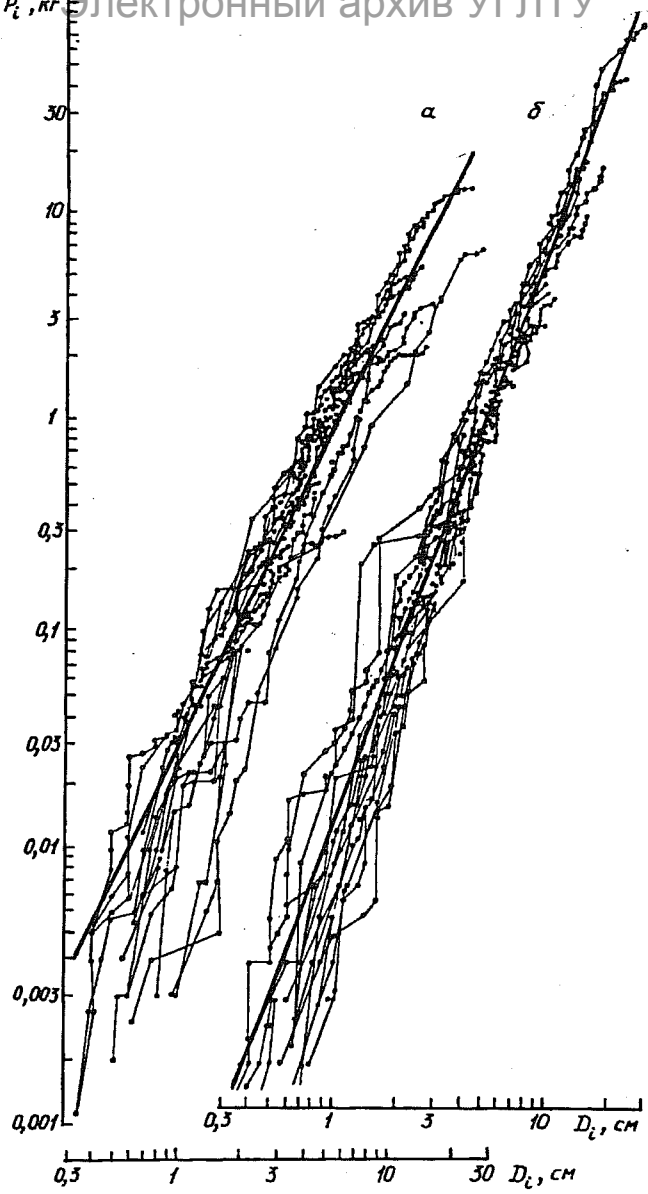
где P_i — стратифицированная по мутовкам кумулятивная масса хвои или скелета кроны, кг; D_i — диаметр ствола в коре у основания мутовки, см. По всей совокупности 614 наблюдений получены уравнения для массы хвои (рис. 59, а)

$$\ln P_{xi} = -3,5488 + 2,0482 \ln D_i; R^2 = 0,934 \quad (87)$$

и для массы скелета кроны (см. рис. 59, б)

$$\ln P_{ci} = -4,2247 + 2,7076 \ln D_i; R^2 = 0,946. \quad (88)$$

Несмотря на довольно высокие показатели детерминации уравнений (87) и (88), закономерности являются лишь приближенно инвариантными, и положение экспериментальных кривых кумулятивной массы хвои и скелета кроны смещено относительно линии регрессии вниз и вверх. Это смещение имеет закономерный характер, и для его иллюстрации на рис. 60 представлен фрагмент рис. 59, а для нижней части кроны пяти выборочных модельных деревьев из древостоев трех классов возраста. V класс (А) представлен тремя деревьями с диаметрами ($D_{1,3}$), равными 16, 24 и 32 см, VII класс (Б) — деревом с $D_{1,3} = 16$ см и XV класс (В) — деревом с $D_{1,3} = 32$ см. Линии регрессии вида (86), ап-



Характеристика уравнений (90)

Фракция фитомассы	Константы (числитель) и уровень их значимости по Стьюденту (знаменатель)						R^2
	c_0	c_1	c_2	c_3	c_4	c_5	
Хвоя	-6,4919	<u>4,8237</u>	<u>0,5345</u>	<u>0,1507</u>	<u>-0,4379</u>	<u>-0,2110</u>	0,966
		29,0	7,6	5,3	12,5	2,0	
Скелет кроны	-7,2024	<u>3,5306</u>	<u>0,3545</u>	<u>0,6512</u>	<u>-0,2135</u>	<u>-0,0739</u>	0,978
		19,3	3,9	19,5	4,6	5,3	

проксимирующие экспериментальные значения кумулятивной массы хвои для каждого класса возраста (соответственно A' , B' и B''), смещены относительно оси ординат, поскольку проводимость ксилемы ствола с возрастом снижается. Это смещение можно представить зависимостью константы a_0 от возраста дерева A (лет), т.е. $a_0 = f(A)$. Линии регрессии имеют разные угловые коэффициенты, характеризующиеся величиной константы a_1 . Закономерность изменения угла наклона с возрастом можно представить зависимостью $a_1 = f(A)$. После подстановки зависимостей $a_0 = f(A)$ и $a_1 = f(A)$ в исходное уравнение (86) получаем структуру двухфакторной регрессионной модели

$$\ln P_i = b_0 + b_1 \ln D_i + b_2 \ln A + b_3 \ln D_i \ln A. \quad (89)$$

Однако анализ экспериментальных кривых для деревьев V класса возраста (см. рис. 60, A) показывает, что на величину массы хвои при фиксированных значениях диаметра D_i определенное влияние оказывает также возраст мутовки A_i (лет). Так, при значении $D_i = 12$ см кумулятивная масса хвои при возрасте мутовок 40 и 30 лет равна соответственно 8,3 и 5,2 кг; при значении $D_i = 5,8$ см при возрасте мутовок 26 и 18 лет — 1,7 и 1,4 кг. Иными словами, при постоянных значениях A и D_i кумулятивная масса хвои тем больше, чем выше возраст мутовки. Введя в структуру регрессионной модели (89) третий фактор A_i , получаем трехфакторную модель

Рис. 59. Зависимость кумулятивной массы кроны сосны (P_i) по мутовкам дерева в абсолютно сухом состоянии от диаметра ствола у основания мутовки (D_i):
 a — масса хвои, уравнение (87); b — масса скелета кроны, уравнение (88)

$$\ln P_i = c_0 + c_1 \ln D_i + c_2 \ln A + c_3 \ln A_i + c_4 \ln D_i \ln A + c_5 \ln D_i \ln A_i \quad (90)$$

Константы уравнения (90) рассчитаны методом шагового регрессионного анализа по всему массиву 614 наблюдений (табл. 7).

Регрессионная модель (90) действительна для всего исследованного диапазона возрастов и экологических условий роста сосны в среднеуральском регионе. Она может быть реализована на любом растущем дереве. Зная его возраст и задавая возраст мутовки, можно получить распределение фитомассы по мутовкам или их совокупностям (возрастным слоям кроны), если известны диаметры ствола у основания соответствующих мутовок.

Содержательный анализ данных показал, что диаметр D_i определяется несколькими факторами, в том числе возрастом мутовки A_i . Казалось бы, наличие связи между двумя определяющими факторами D_i и A_i свидетельствует об отсутствии их ортогональности и, следовательно, о невозможности надежного описания закономерности регрессионной моделью (90). Это может быть верно по отношению к одному дереву, но когда мы имеем совокупность деревьев, взятых в каком-то возрастном и экологическом диапазонах древостоев, картина принципиально меняется. На рис. 61 представлены фрагменты зависимости $D_i = f(A_i)$ для деревьев, взятых из древостоев от III (верхняя кривая I) до XV классов возраста (нижняя кривая I). Экспериментальные данные по остальным деревьям, взятым в этом возрастном интервале, находятся между двумя названными кривыми, образуя единое поле рассеяния. Коэффициент корреляции между D_i и A_i в этом поле рассеяния в логарифмических координатах составляет 0,74. В то же время из теории статистически известно, что два фактора могут быть включены в регрессионную модель по условию мультиколлинеарности, если коэффициент корреляции между ними не превышает 0,80.

Графический анализ экспериментальных данных (см. рис. 61) показывает, что зависимость $D_i = f(A_i)$ в логарифмических координатах, линейная у молодых деревьев, по мере перехода к перестойным деревьям приобретает все более криволинейный вид вследствие возрастающего выпадения мутовок, с одной стороны, и снижения прироста в высоту по мере увеличения возраста дерева, с другой.

С применением процедуры последовательного сокращения

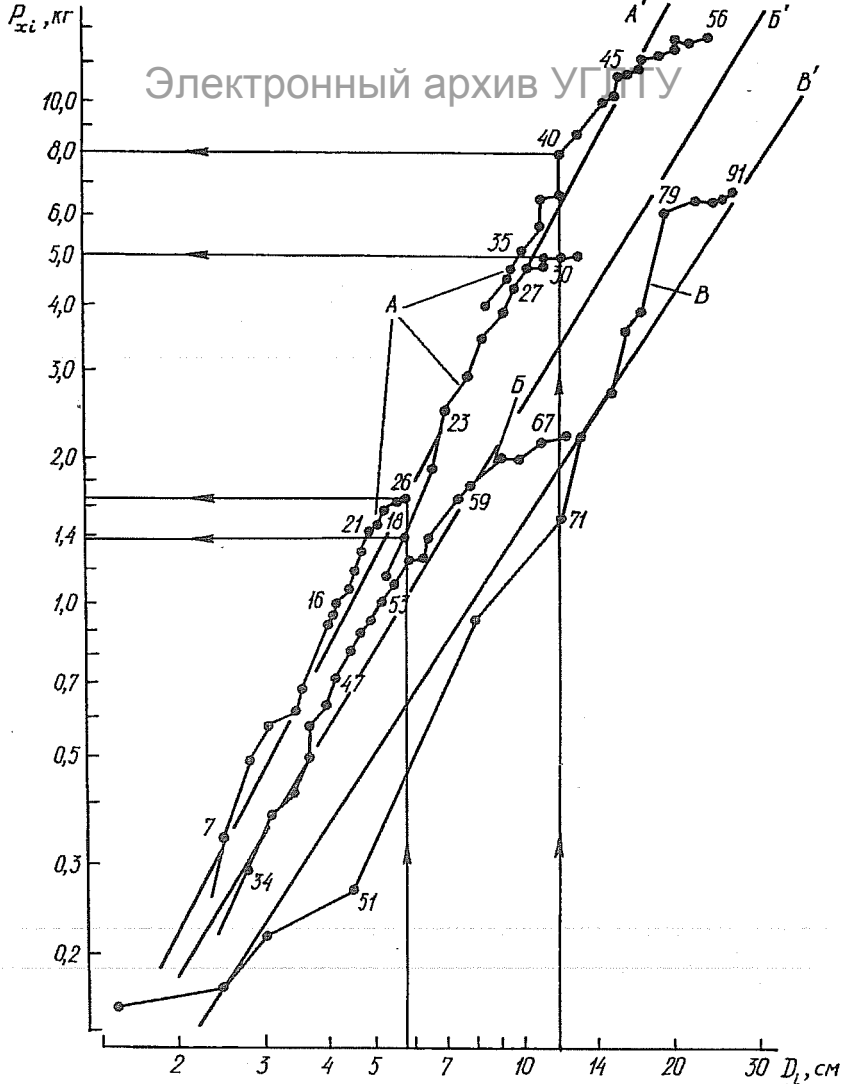


Рис. 60. Фрагмент зависимости кумулятивной массы хвои (P_{xi}) от диаметра (D_i) (см. рис. 59, а) для нижней части крон четырех выборочных модельных деревьев из древостоев:

A — V класс возраста; диаметры равны соответственно 10, 18 и 32 см; *B* — VII класс возраста; *B'* — XV класс возраста; цифрами обозначен возраст мутовок

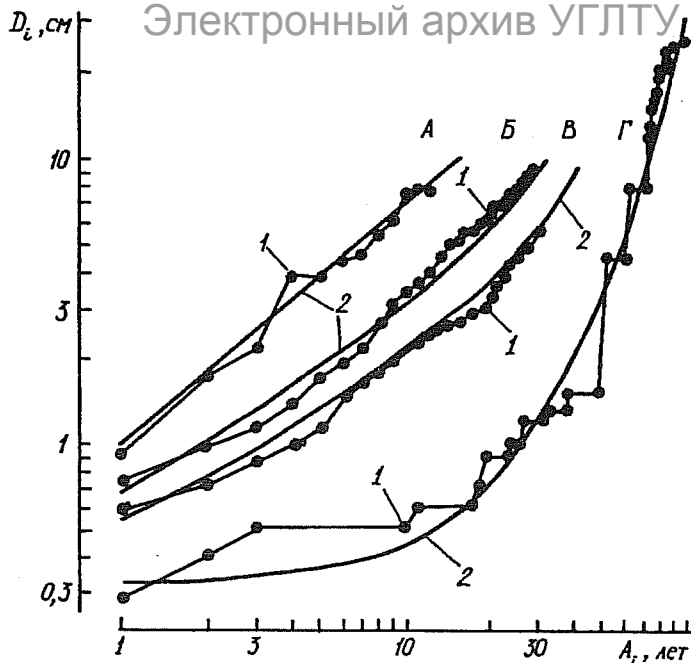


Рис. 61. Зависимость диаметра ствола у основания мутовки сосны от возраста мутовки по четырем выборочным модельным деревьям из древостоев: А — III класс возраста, III класс бонитета, $D_{1,3} = 8$ см; Б — V класс возраста, V класс бонитета, $D_{1,3} = 16$ см; В — то же, $D_{1,3} = 10$ см; Г — XV класс возраста, V класс бонитета, $D_{1,3} = 32$ см; 1 — фактические значения, 2 — расчетные значения по уравнению (91); горизонтальные участки экспериментальных кривых соответствуют отмершим мутовкам

размерности массива данных (Усольцев, 1985а; West, Wells, 1990) по аналогии с уравнением (90) подобрана структура многофакторного уравнения, описывающего зависимость диаметра ствола у основания мутовки D_i от пяти определяющих факторов, в том числе высоты дерева H_i (м) и класса бонитета H_{100} (м), для расчетного определения которого в конкретном древостое нами аппроксимирована бонитетная шкала М. М. Орлова двухфакторным уравнением с коэффициентом детерминации 0,998 (Усольцев, 1988). Затем по 614 наблюдениям методом шагового регрессионного анализа с отбрасыванием малозначимых переменных получено уравнение

$$\begin{aligned} \ln D_i = & 5,296 + 3,1701 \ln A_i - 0,1447 (\ln A_i)^2 + 0,0118 (\ln A_i)^3 + \\ & + 0,0183 \ln A - 0,3704 (\ln A)^2 - 0,0302 \ln D_{1,3} + 2,3815 \ln H - \\ & - 2,0635 \ln H_{100} - 0,6329 \ln A \ln A + 0,0243 (\ln A_i)^3 \ln A + \\ & + 0,1282 \ln A_i \ln D_{1,3}; R^2 = 0,914, \end{aligned} \quad (91)$$

действительное в пределах исследованного возрастного и экологического диапазона сосняков. Уравнения (90) и (91) образуют рекуррентную систему

$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P_i = f(A, A_i, D_i) \\ \uparrow \\ \text{II. } D_i = f(A, A_i, D_{1,3}, H, H_{100}) \end{array} \right\} \quad (92)$$

в которой зависимая переменная второго входит в первое в качестве одной из независимых переменных. Уравнения I в системе (92) — основное и имеет более общий характер, чем уравнение II, играющее вспомогательную роль. Уравнения II могут быть получены на локальном материале, отличном от экспериментальных данных, на которых построена основная модель I. Поскольку одному уравнению I может соответствовать несколько уравнений II, то рекуррентная система всегда многовариантна (Усольцев, 1988).

Значение D_i может быть получено принципиально иным, не регрессионным методом на базе динамических ростовых моделей, имитирующих закономерности формирования ствола (Kilkki, Varmola, 1981) и кроны (Mitchell, 1975) отдельного дерева в различных эколого-ценотических условиях. Однако для получения распределения фитомассы по возрастным слоям полог для древостоя в целом эмпирические регрессионные модели вида (91) на сегодня проще реализуемы.

Многомерное пространство факторов как в имитационных, так и в регрессионных моделях отличается недостаточной наглядностью и сложностью восприятия. Поэтому в качестве иллюстрации влияния каждого фактора на результирующий признак в последовательной цепочке уравнений мы рассмотрим пример практической реализации рекуррентной системы (92).

В модели (91) три определяющих фактора — возраст A , класс бонитета древостоя H_{100} и степень толщины дерева $D_{1,3}$, — кото-

рые могут быть заданы с любой степенью дробности и в любых сочетаниях. Из остальных факторов высота дерева H задается на вероятностном уровне, т.е. рассчитывается наиболее вероятное значение H в сомкнутом древостое заданного возраста и класса бонитета, соответствующее ступени толщины $D_{1,3}$. Для этого необходимо получить своеобразную “развернутую” по ступеням толщины деревьев бонитетную шкалу, в которой вместо значения средней высоты для данного возраста и класса бонитета введена зависимость высоты дерева от диаметра ствола (график высот) (Усольцев, 1985 а). Эта зависимость рассчитана по совокупности 250 модельных деревьев сосны Среднего Урала (см. приложение 2):

$$H = -26,7463 + 17,6110 \ln A - 2,6405 (\ln A)^2 + 3,1383 \ln A \ln D_{1,3} - 18,2791 \ln D_{1,3} + 3,5788 \ln D_{1,3} \ln H_{100};$$

$$R^2 = 0,915. \tag{93}$$

Значения последнего (пятого) определяющего фактора модели (91) — возраста мутовки (A_k) — также задаются с требуемой степенью дробности. Однако при табулировании названной модели кумулята распределения фитомассы кроны дерева с заданными параметрами ограничивается предельным возрастом нижней живой мутовки дерева, или возрастом кроны. Исследование зависимости возраста кроны от определяющих факторов имеет непосредственное отношение к закономерности распределения фитомассы кроны по возрастным слоям: чем больше возраст кроны при одной и той же фитомассе, тем более будет растянут ряд распределения. Аналогичная закономерность намечается у деревьев при одном и том же возрасте кроны по мере снижения ее общей фитомассы.

Возраст кроны A_k (лет) определяется теми же факторами, что и высота дерева, согласно уравнению

$$\ln A_k = -1,9914 + 0,7510 \ln A + 0,2935 \ln D_{1,3} + 0,4847 \ln H_{100};$$

$$R^2 = 0,914. \tag{94}$$

Из уравнений (93) и (94) следует, что высота дерева и возраст его кроны имеют сходные закономерности динамики и положительно связаны с каждым из определяющих факторов при фиксированных двух остальных. В целом процедура расчета внутри-

коронового распределения фитомассы может быть представлена следующей трехэтапной рекуррентной системой уравнений (90), (91), (93) и (94).

$$\left. \begin{array}{l}
 \text{I.} \quad P_i = f(A, A_i, D_i) \\
 \uparrow \\
 \text{II.} \quad D_i = f(A, A_i, D_{1,3}, H, H_{100}) \\
 \uparrow \\
 \text{III.} \quad \left\{ \begin{array}{l}
 \text{а) } A_k = f(A, H_{100}, D_{1,3}) \\
 \text{б) } H = f(A, H_{100}, D_{1,3})
 \end{array} \right.
 \end{array} \right\} \quad (95)$$

Система (95) может быть применена для расчета не только внутрикоронового распределения фитомассы. Рассчитав по заданным значениям A , H_{100} и $D_{1,3}$ возраст кроны дерева A_k (уравнение III, а) и подставив его в уравнение II вместо A_i , получаем значение диаметра ствола у основания кроны ($D_{ок}$). Заменяв в уравнении I параметры A_i и D_i соответствующими значениями A_k и $D_{ок}$, получаем показатели массы хвои и скелета кроны для всего дерева.

В разд. I было показано, что суммарная площадь сечений ветвей I порядка ($\Sigma S_{об}$) дает более точную регрессионную оценку массы кроны, чем диаметр или площадь сечения ствола под кроной. В нашем случае различие информативности двух названных факторов должно проявиться в большей степени, поскольку взят максимальный возрастной диапазон — от 40 до 290 лет и у перестойных деревьев значительная часть ветвей I порядка отмерла вследствие естественного изреживания кроны. Поэтому мы применили дублирующий вариант рекуррентной системы (95), заменив в последней уравнение I и введя дополнительную промежуточную зависимость кумулятивной суммарной площади сечений ветвей I порядка (по мутовкам) $\Sigma S_{об}$ (см²) от диаметра у основания мутовки и других определяющих факторов — A , A_i и H_{100} .

В итоге система регрессий принимает общий вид

$$\left. \begin{array}{l}
 \text{I. } P_i = f(\Sigma S_{\text{ов}}, A, A_i) \\
 \uparrow \\
 \text{II. } \Sigma S_{\text{ов}} = f(D_i, A, A_i, H_{100}) \\
 \uparrow \\
 \text{III. } D_i = f(A, A_i, D_{1,3}, H, H_{100}) \\
 \uparrow \\
 \text{IV. } \begin{cases} A_k = f(A, H_{100}, D_{1,3}) \\ H = f(A, H_{100}, D_{1,3}) \end{cases}
 \end{array} \right\} \cdot \quad (96)$$

Структура модели I в системе (96) подобрана по аналогии с уравнением (90):

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln (\Sigma S_{\text{ов}}) + a_2 \ln A + a_3 \ln A_i + a_4 \ln (\Sigma S_{\text{ов}}) \ln A. (97)$$

Уравнения (97) рассчитаны по всему массиву 614 наблюдений (табл. 8) и отличаются большими значениями R^2 в сравнении с (90) ($0,981 > 0,966$ и $0,988 > 0,978$).

Уравнения парной связи, рассчитанные по аналогии с (87) и (88), дали несколько сниженные коэффициенты детерминации в сравнении с (97) для массы хвои

$$\ln P_i = -3,9231 + 1,0388 \ln (\Sigma S_{\text{ов}}); R^2 = 0,971, \quad (98)$$

и для массы скелета кроны

Таблица 8

Характеристика уравнений (97)

Фракция фитомассы	Константы (числитель) и уровень их значимости по Стьюденту (знаменатель)					R^2
	a_0	a_1	a_2	a_3	a_4	
Хвоя	-6,2949	$\frac{2,0524}{34,1}$	$\frac{0,5203}{10,4}$	$\frac{-0,0854}{3,1}$	$\frac{-0,2042}{17,3}$	0,981
Скелет кроны	-6,6614	$\frac{1,2034}{97,9}$	$\frac{0,2492}{6,7}$	$\frac{0,4423}{16,1}$	—	0,988

$$\ln P_i = -4,6940 + 1,3642 \ln (\Sigma S_{об}); R^2 = 0,971, \quad (99)$$

однако названные коэффициенты оказались значительно выше, чем в уравнениях (87) и (88), описывающих парную связь кумулятивной массы хвои и скелета кроны с диаметром ствола у основания мутовки ($0,971 > 0,934$ и $0,971 > 0,946$).

Аллометрическая зависимость ($\Sigma S_{об} = f(D_i)$) характеризуется довольно высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0,972$), однако дает существенное завышение для верхней части кроны всех деревьев и для средней части кроны перестойных деревьев на болоте (рис. 62). Поэтому по массиву 614 наблюдений рассчитана вспомогательная регрессия

$$\begin{aligned} \ln (\Sigma S_{об}) = & 0,4437 + 2,8013 \ln D_i + 0,2047 \ln A_i - \\ & - 0,1201 \ln A \ln D_i - 0,1056 \ln A_i \ln D_i - 0,1939 \ln H_{100}; \\ & R^2 = 0,981. \end{aligned} \quad (100)$$

Остальные вспомогательные уравнения являются общими для рекуррентных регрессионных систем (95) и (96).

Табулирование рекуррентных систем (95) и (96) выполняется в последовательности, показанной стрелками. Вначале по классам бонитета и в пределах каждого — по классам возраста рассчитываются значения H (см. приложение 14, колонка 3) и A_k для заданных ступеней толщины $D_{1,3}$. Затем по тем же значениям H_{100} , A , $D_{1,3}$, соответствующему им значению H и задаваемому возрасту мутовки A_i табулируется уравнение (91) и полученные значения заносятся в колонку 5 (см. приложение 14). Последний этап табулирования системы (95) — расчет кумулятивных показателей массы хвои и скелета кроны по уравнению (90). В системе (96) аналогичную завершающую процедуру предваряет расчет кумулятивной площади сечений $\Sigma S_{об}$ по уравнению (100), значения которой приведены в колонке 8 (см. приложение 14). В конечном итоге представлены дублирующие друг друга кумулятивные значения массы хвои и скелета кроны (см. приложение 14). Вся таблица чрезвычайно громоздка, поэтому даны лишь ее фрагменты для I и V классов бонитета, некоторых классов возраста и ступеней толщины деревьев, подобранных так, чтобы можно было наглядно продемонстрировать влияние основных определяющих факторов на названные кумулятивные показатели фитомассы. Последние приведены (см. приложение 14) по 10-

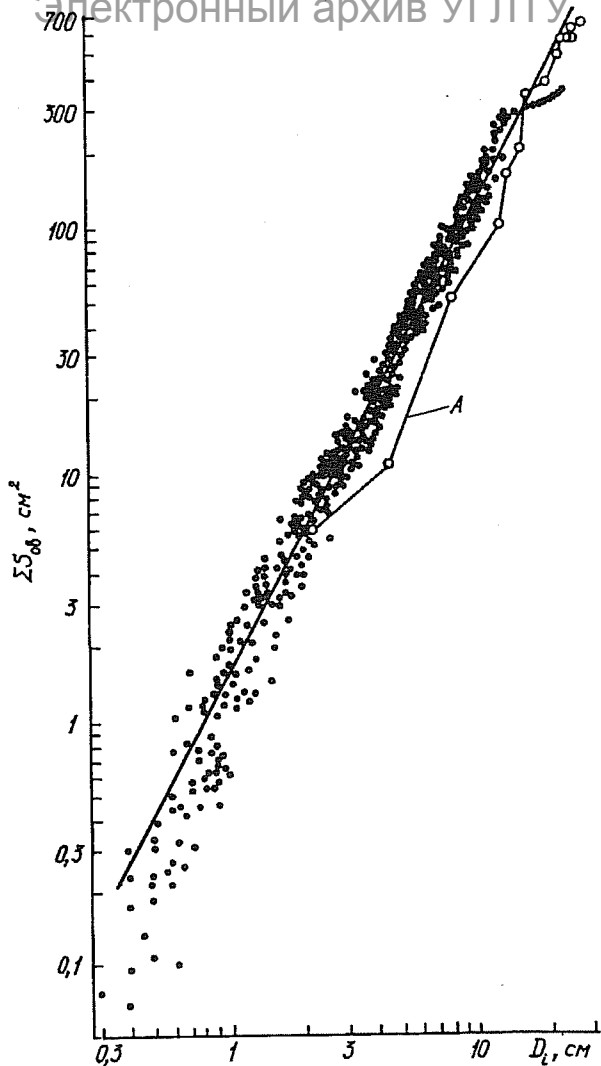


Рис. 62. Зависимость кумулятивных значений площади сечений ветвей I порядка сосны от диаметра ствола у основания мутовки по уравнению:

$$\ln(\Sigma S_{об}) = 0,3476 + 1,9817 \ln D_b; R^2 = 0,972; A — \text{данные для дерева XV класса}$$

возраста на болоте, V класс бонитета; $D_{1,3} = 32$ см

или 20-летиям (в зависимости от общего возраста кроны). Для каждого дерева дана также общая масса хвои и скелета кроны, соответствующая максимальному значению возраста мутовки (т.е. возрасту кроны A_k), рассчитанному по уравнению (94).

Сравнение результатов табулирования двух рекуррентных систем уравнений (95) и (96) показывает (см. приложение 14), что в основном (за редкими исключениями) значения массы кроны, полученные двумя способами, довольно близки. Т. А. Гульбе с соавторами (1991), используя связь массы фракций кроны с сечением ствола под кроной и с суммарным сечением ветвей I порядка, также получили близкие результаты. Поскольку при совместном применении обоих уравнений ошибки взаимно нейтрализуются, авторы рекомендуют применять оба уравнения и усреднять результаты их табулирования. В последующем анализе (см. приложение 14) мы оперируем значениями фитомассы, усредненными по двум вариантам.

Таблица (см. приложение 14) показывает, в какой мере определяющие факторы (входы в таблицу) объясняют изменчивость массы кроны как между деревьями, так и в пределах кроны по ее возрастным слоям. Анализ закономерности для кроны в целом подтверждает известное снижение массы кроны у равновеликих по диаметру деревьев с возрастом: в древостоях I класса бонитета (сосняк разнотравный) у деревьев диаметром 20 см в возрасте 100 лет масса хвои и скелета кроны меньше, чем у деревьев в возрасте 60 лет, соответственно в 7 и 4 раза. В сосняках V класса бонитета (осоково-болотный тип) это различие выражено в еще большей степени: деревья диаметром 12 см в тех же возрастах различаются по массе названных фракций соответственно в 10 и 6 раз. Если от 60 до 100 лет масса хвои равновеликих стволов в сосняке V класса бонитета снижается в 10 раз, то в течение последующих 140 лет (от 100 до 240) вследствие затухания процесса естественного изреживания тот же показатель ступени толщины (20 см) снижается всего вдвое.

Предложенные регрессионные модели позволяют вскрыть различия в характере распределения фитомассы по возрастным слоям кроны у деревьев разных возрастов и эколого-ценотического положения. Эти различия оказались неожиданно высокими: в 100-летнем возрасте сосна в древостоях I и V классов бонитета при диаметре ствола 20 см имеет практически одинаковые показатели массы хвои — соответственно 3,8 и 3,6 кг. Если же

разбить названные показатели по десятилетиям в пределах возраста крон, то оказывается, что в каждом из последних четырех десятилетий масса хвой дерева в худших условиях произрастания по отношению к лучшим выше втрое. Равенство же общей массы хвой равновеликих деревьев обеспечивается тем, что в лучших условиях в сравнении с худшими крона старше на 15 лет. Известно, что сомкнутые древостои одного и того же возраста в худших условиях произрастания всегда имеют бóльшую густоту и, следовательно, лучшую очищенность от сучьев и меньшую относительную длину кроны, вследствие чего в худших условиях одна и та же масса кроны концентрируется в более узком возрастном интервале ветвей I порядка, а в лучших — “растягивается” вдоль по стволу на большее число лет.

Различия в распределении массы хвой по слоям кроны разного возраста оказываются еще более значительными у деревьев той же толщины (20 см) в древостоях одного (V) класса бонитета, но в разных возрастах — 100 и 240 лет. Если общая масса хвой в первом из них вдвое выше, чем во втором (3,6 и 1,8 кг), то при стратификации ее по возрастным слоям в каждом из последних четырех десятилетий у более молодых деревьев по отношению к перестойным масса хвой выше в 25 раз. Иными словами, в названных возрастах различие показателей массы хвой, расчлененной по десятилетиям кроны, по отношению к таковым в общей массе хвой дерева на порядок выше. Причина подобного несоответствия в том, что в связи с затуханием естественного изреживания у 240-летнего дерева по отношению к 100-летнему крона имеет возраст вдвое старший (72 и 37 лет) и ее фитомасса распределена на большем количестве возрастных слоев.

7.2.2. БЕРЕЗА СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО УРАЛА

При исследовании закономерностей внутрикоронового (по возрастным слоям) распределения массы листьев и скелета кроны березы в качестве базовой принята модель (86). Как было показано, фитонасыщенность кроны на i -м уровне определяется не только диаметром ствола на i -м уровне кроны D_i , но и возрастом дерева A и возрастом кроны на i -м уровне A_i , а фитонасыщенность кроны дерева в целом зависит также от ценогического положения дерева в пологе (т.е. от диаметра $D_{1,3}$) (Усольцев, 1985

а), поэтому структура модели (90) дополнена фактором $D_{1,3}$ и по совокупности 420 сечений крон рассчитана регрессионная модель

Электронный архив УГЛТУ

$$\begin{aligned} \ln P_{ci} = & 0,293 + 0,655 (\ln A_i)^2 - 0,287 (\ln A_i)^2 \ln D_i + \\ & + 0,215 \ln A_i (\ln D_i)^2 - 0,405 \ln A_i \ln A + 0,824 \ln D_i \ln A - \\ & - 0,568 \ln D_i \ln D_{1,3} - 1,119 \ln D_{1,3} - 1,629 \ln A + 0,822 \ln D_{1,3} \ln A; \\ & R^2 = 0,917. \end{aligned} \quad (101)$$

Для согласования между собой двух фракций фитомассы крон в модель (102) для листвы дополнительно включена в качестве независимой переменной масса скелета кроны P_{ci} :

$$\begin{aligned} \ln P_{xi} = & 2,541 - 1,487 \ln A_i + 0,618 \ln A_i \ln D_{1,3} + 0,762 (\ln D_i)^2 - \\ & - 1,177 \ln D_i \ln D_{1,3} + 0,896 \ln D_i \ln A - 0,237 (\ln D_i)^2 \ln A - \\ & - 1,743 \ln A + 0,200 \ln D_{1,3} \ln A + 0,288 \ln P_{ci} \ln D_{1,3}; \\ & R^2 = 0,868. \end{aligned} \quad (102)$$

В уравнениях (101) и (102) P_{ci} и P_{xi} — соответственно кумулятивная масса скелета кроны и листвы (кг) в направлении от вершины к основанию кроны. Для табулирования (101) и (102) рассчитаны два вспомогательных уравнения:

$$\begin{aligned} \ln A_k = & -1,091 + 1,819 \ln A - 0,308 (\ln A)^2 + 0,180 \ln D_{1,3} \ln A; \\ & R^2 = 0,870; \end{aligned} \quad (103)$$

$$\begin{aligned} \ln D_i = & 3,510 + 0,990 \ln A_i - 2,871 \ln A + 0,357 (\ln A)^2 + \\ & + 0,456 \ln D_{1,3}; R^2 = 0,898, \end{aligned} \quad (104)$$

где A_k — возраст кроны (лет), определенный подсчетом числа годовичных колец ствола у основания кроны. Путем последовательного табулирования (103), (104) и затем (101) и (102) составлена таблица (см. приложение 15). Ее анализ показывает, что в пределах одного возрастного слоя кроны ее масса у деревьев одного диаметра $D_{1,3}$, но разного возраста увеличивается с возрастом дерева. Аналогично у деревьев одного возраста: чем больше $D_{1,3}$, тем больше масса кроны в пределах одного возрастного слоя. По классам бонитета различий в распределении массы крон березы по возрастным слоям не выявлено (класс бонитета в (103) и (104) статистически незначим).

Выводы. Электронный архив УГЛТУ

1. Несмотря на теоретическую возможность инвариантной оценки внутрикоронового кумулятивного распределения массы кроны, основанной на принципе сбалансированности системы водного транспорта дерева, фактически названное распределение определяется тремя факторами — диаметром ствола в данном сечении кроны (альтернативный фактор — кумулятивная площадь сечений ветвей I порядка), возрастом кроны в том же сечении, возрастом дерева, а у березы также диаметром $D_{1,3}$, характеризующим центогическое положение дерева в пологе. Возрасты дерева в целом и любой части его кроны могут быть заданы произвольно, а для расчетного определения соответствующих диаметров ствола (кумулятивной площади сечений ветвей I порядка) предложены рекуррентные системы многофакторных уравнений.

2. Совокупность предложенных регрессионных моделей дает возможность проанализировать распределение фитомассы по возрастным слоям полога для сомкнутых сосновых и березовых древостоев Урала различного возраста в разных лесорастительных условиях, если известны ряды распределения деревьев по ступеням толщины.

3. Предложенный метод расчета и анализа регрессионных моделей внутрикоронового распределения листвы и скелета кроны может быть использован при исследовании структурно-функциональной организации лесных фитоценозов в разных лесорастительных условиях и в условиях атмосферного загрязнения различной степени.

7.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАССЫ ВЕТВЕЙ КРОНЫ ПО ИХ ТОЛЩИНАМ: МОДЕЛИРОВАНИЕ И СОСТАВЛЕНИЕ ТАБЛИЦ

В целях предупреждения глобального потепления климата вследствие парникового эффекта мировое сообщество приступило к реализации программ по консервации углерода в его глобальном круговороте (Winjum et al., 1993; Hoen, Solberg, 1994; Nilsson, Schopfhauser, 1995). В надземной фитомассе растительного покрова на углерод лесных экосистем приходится около 66 и в подземной — около 45 % (Global..., 1990). Для реализации

программ необходима информация о пространственном распределении (архитектонике) надземной и подземной фитомассы лесов. На сегодня таких данных совершенно недостаточно, особенно скудна информация по корневым системам.

Первые данные о фитомассе крон деревьев, появившиеся в конце прошлого века в работах Ф. Флури (Flury, 1892) и позднее в работах М. К. Турского и М. М. Орлова, имели целью оценить ресурсы топливной древесины. Потребительная стоимость ветвей различной толщины разная, и неслучайно первые таблицы включают массу ветвей не тоньше некоторого коммерческого диаметра и предельно простые по форме: масса ветвей выражена в процентах к стволу древесине по классам возраста или высоты древостоев (Flury, 1892) либо по ступеням толщины деревьев (Тюрин и др., 1945). По мере развития техники и технологии деревообрабатывающих производств появлялось осознание необходимости более детальной оценки массы крон деревьев, которую вначале делили лишь на хвою (или веточный корм) и ветви.

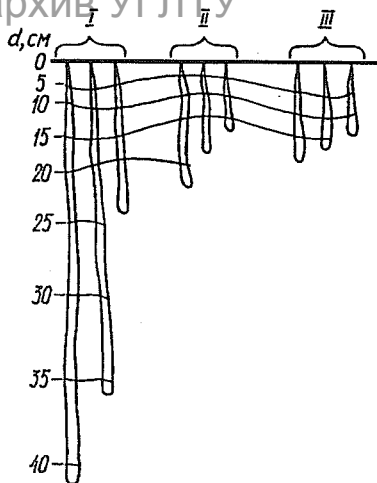
Одна из первых попыток разделить массу ветвей деревьев на фракции различной толщины, по-видимому, принадлежит И. К. Иевиню и Э. О. Дикельсону (1962). Они расчленили массу крон ели, березы и осины на древесную зелень и ветви. Последние подразделены по группам толщин 0,6—3,0; 3,1—6,0; 6,1—8,0; >8,1 см и разнесены по ступеням толщины деревьев. Позднее А. Ф. Ильющенко (1970) распределил массу крон березы на листья и ветви. Расчленение последних по толщинам было уже иным: 0 — 1, 1 — 3, >3 см, что делало такие данные несравнимыми с предыдущими.

По мере развертывания исследований в этом направлении несравнимость приводимых данных все более усугублялась. И. В. Каменецкая (1970) делит ветви на побеги текущего года и ветви прочих лет, В. В. Смирнов (1971) и В. Н. Габеев (1976) — на две иные градации: тонкие (менее 1 см) и толстые (более 1 см), А. А. Молчанов (1974) — на три градации: мелкие, средние и крупные, без указания предельных толщин каждой.

С. Бойс (Bouse, 1975) ввел понятие “биологический потенциал” древесной продукции, определяемое совокупностью кумулятивных фракций первичной нетто-продукции насаждения. Названный потенциал он выразил в виде матрицы первичных единиц измерения, или первичной матрицы, представляющей набор

Рис. 63. Схема расчленения стволов и ветвей деревьев, подлеска и кустарника по 5-сантиметровым градациям диаметра (d):

I — стволы деревьев, II — ветви, III — подлесок и кустарники; значения объема, поверхности и длины суммируются по каждой градации диаметра и образуют первичную матрицу (Воусс, 1975)



значений объемов, поверхностей и длин, которые соответствуют верхним диаметрам отрезков ветвей и стволов. Каждый из трех показателей последовательно суммируется по ступеням названных диаметров, кратным, например, 5 см (рис. 63). При этом фракции систематизируются для насаждения в целом и исключительно по признаку толщины, так что в ячейке матрицы с интервалом толщин, например, от 5 до 10 см, могут оказаться отрезки и ветвей, и стволов из всех ярусов насаждения, включая подрост и подлесок. Для каждой градации толщин путем натуральных измерений определяется суммарное значение каждого из названных трех показателей.

Возможно, что показатель массы предпочтительнее набора трех размерностей, поскольку менее трудоемок в определении и функционально связан через базисную (условную) плотность с объемом, а последний при заданной толщине фракции — с поверхностью и длиной отрезка ветви, ствола или корня. Однако и в этом случае изменение градации толщины ветвей влечет за собой изменение закономерности распределения массы ветвей по толщинам. Необходимость унификации методик, приведения экспериментальных данных фитомассы фракций разной толщины к сравнимому виду очевидна.

Выход, казалось бы, элементарный, виделся в аналитическом описании зависимости массы каждой фракции от ее толщины. Речь идет об аппроксимации рядов распределения по толщине ветвей или корней, в которых вместо частот (численностей) введены показатели массы. Однако обнаружилось, что параметры получаемого уравнения зависят от величины градации толщины фракций. На рис. 64 представлены фактические распреде-

ления массы ветвей, равной 9,9 кг в абсолютно сухом состоянии, у сосны диаметром 14,1 см, высотой 9,8 м в возрасте 22 года по градациям толщин с различным шагом (Усольцев, Крепкий, 1990). Схема разделения скелета ветви и кроны в целом по фракциям показана на рис. 65. При числе градаций толщин, близком к 10, кривая распределения представляет обычно двухвершинную ломаную линию. При увеличении шага, т.е. при сокращении числа градаций, она переходит в одновершинную кривую. Одновременно возрастают абсолютные значения массы каждой фракции ветвей (см. рис. 64).

Столкнувшись с аналогичной ситуацией при описании вертикального распределения массы ветвей в пределах кроны, Р. Кинерсон и К. Хиггинботэм (Kinerson, Higginbotham, 1973) выразили распределение фитомассы в виде кумуляты, имеющей форму сигмоидной кривой и представляющей интеграл фактического распределения массы ветвей по вертикальному профилю дерева. Кумулятивные значения массы ветвей для каждой секции кроны нормированы относительно общей массы ветвей в интервале от нуля до единицы. Рассчитана их зависимость от нормированной высоты секции в пределах живой кроны в том же диапазоне, т.е. от нуля до единицы, по уравнению

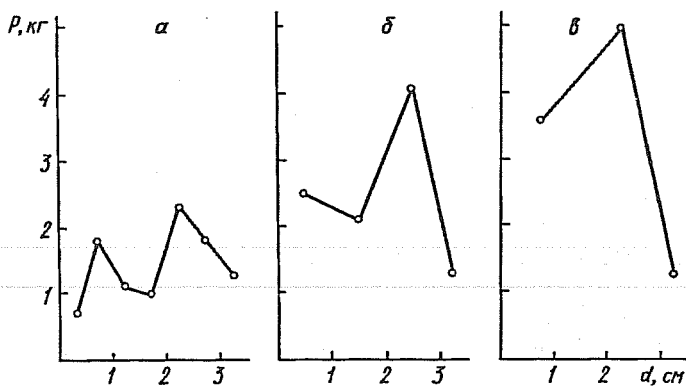


Рис. 64. Распределение массы скелета кроны в абсолютно сухом состоянии у сосны диаметром 14,1 см, высотой 9,8 м в возрасте 22 года по градациям толщин d :

а — 0 — 0,5; 0,5 — 1,0; 1,0 — 1,5; 1,5 — 2,0; 2,0 — 2,5; 2,5 — 3,0 см и более; б — 0—1,0; 1,0—2,0; 2,0—3,0 см и более; в — 0—1,5; 1,5—3,0 см и более

а

б

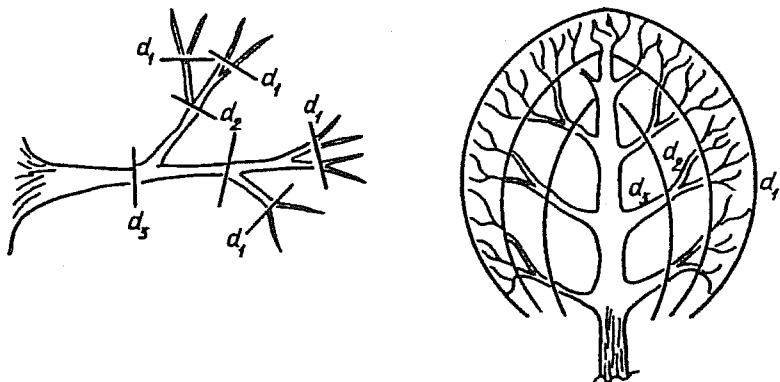


Рис. 65. Схема расчленения ветви I порядка (а) и скелета кроны дерева (б) по градациям толщин d : $d_1 < d_2 < d_3 < d_{\max}$

$$Y = \frac{1}{1 + e^{2,812 - 8,581X}}, \quad (105)$$

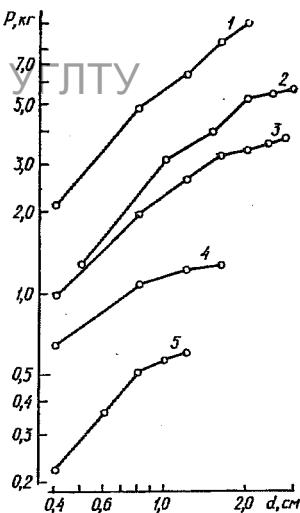
где Y — нормированная кумулятивная масса ветвей; X — нормированное положение в кроне. Для получения вертикального распределения ветвей для всего полога предусмотрена процедура перевода безразмерной зависимости (105) в метрические единицы.

Для расчета вертикального распределения массы ветвей (листвы, стволов) в стратифицированной толще полога С. Г. Рождественский с соавторами (1986) на примере нескольких древесных пород применили метод изоплет, т.е. графического выравнивания доли массы ветвей (листвы, стволов) каждого страта в отдельности, выраженной в процентах к общей массе ветвей дерева, в зависимости от диаметра ствола на высоте груди. Полученные данные с использованием рядов распределения деревьев по диаметру переводились на уровень древостоя. Я. И. Гульбе (1986) для проверки этого метода использовал в сероольшаниках метод кумулянт.

С целью исключить влияние количества градаций на характер названных распределений и на их аналитическое выражение

Рис. 66. Интегральные кривые распределения экспериментальных данных массы скелета кроны (P) по градициям диаметра среза ветвей (d) для деревьев различного диаметра на высоте груди:

$D_{1,3}$, см: 1 — 20,5, 2 — 12,3, 3 — 11,4, 4 — 7,3, 5 — 3,0



распределения, изображенные на рис. 64, были представлены для сосны в виде кривых-кумулят (рис. 66) (Усольцев и др., 1991). Это зависимости накопленных значений массы фракций от диаметров нижнего среза (d) с задаваемым интервалом. Переменные, подобные таким диаметрам, называют “фиктивными” (Дрейпер, Смит, 1973; Jacobs, Cunia, 1980). На рис. 66 по оси абсцисс отложены значения толщины каждой фракции, а по оси ординат — кумулятивные значения ее массы. Получаемая зависимость нарастающей массы скелета ветвей от их диаметра нижнего среза

$$\ln P = f(\ln d) \quad (106)$$

описывается логарифмическим полиномом II порядка и изменяется в связи с диаметром ствола ($D_{1,3}$) (см. рис. 66) и с возрастом дерева (A). Совокупности кумулят описаны регрессией (Усольцев, Крепкий, 1990)

$$\ln P = -4,2541 + 1,7351 \ln D_{1,3} + 0,5357 \ln A \ln d - 0,2738 \ln D_{1,3} (\ln d)^2; R^2 = 0,960, \quad (107)$$

где d — диаметр нижнего среза ветвей, см; P — масса скелета кроны дерева в абсолютно сухом состоянии, кг; A — возраст дерева, лет.

Уравнение (107) дает основу для составления таблицы массы скелета кроны с тремя входами. При табулировании возникает вопрос: какое значение d принимать предельным у дерева с диаметром ствола $D_{1,3}$? Рис. 66 дает некоторое представление о характере взаимосвязи максимальных диаметров ветвей (d_{\max} , см),

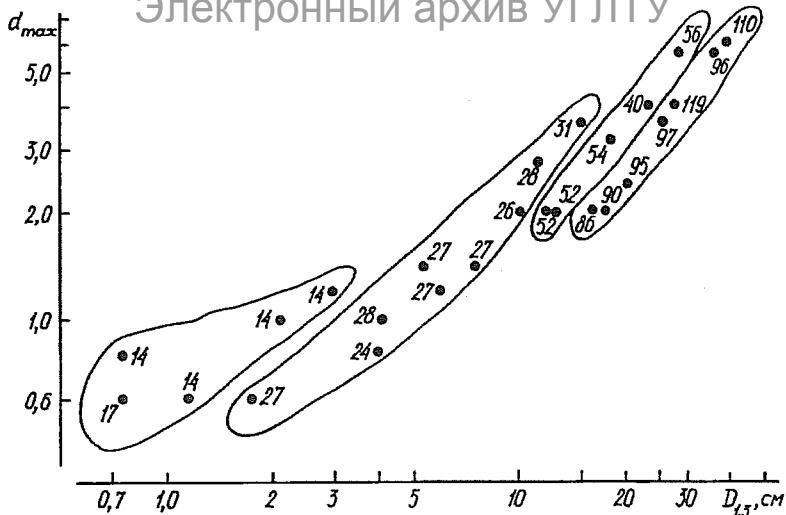


Рис. 67. Зависимость максимальной толщины ветвей в кроне (d_{max}) от диаметра ствола на высоте груди ($D_{1,3}$) и возраста дерева (обозначен цифрами)

которым соответствует общая масса названных фракций (крайние правые точки экспериментальных кривых-кумулят) с диаметром $D_{1,3}$. Если у нормированного ряда предельное значение всегда равно единице, то в нашем случае максимальная толщина ветвей дерева (d_{max}) варьирует. На рис. 67 нанесены экспериментальные значения d_{max} на график зависимости их от диаметра ствола $D_{1,3}$. Полученное поле распределения свидетельствует о довольно тесной связи d_{max} с толщиной ствола. После нанесения на экспериментальные точки графика значений возраста дерева было обнаружено, что это поле можно разбить на несколько более узких полей точек, близких по возрасту. Включив в структуру регрессионной модели оба фактора ($D_{1,3}$ и A), получили

$$\ln d_{max} = 3,6973 + 0,2102 \ln A \ln D_{1,3} - 0,6834 \ln A; R^2 = 0,900. \quad (108)$$

Уравнения (107) и (108) образуют рекуррентную систему

$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P = f(A, D_{1,3}, d) \\ \uparrow \\ \text{II. } d_{\max} = f(A, D_{1,3}) \end{array} \right\} \quad (109)$$

Электронный архив УГЛТУ

Последовательным табулированием уравнения II по заданным A и $D_{1,3}$, а затем уравнения I по тем же значениям A и $D_{1,3}$ и задаваемым значениям d получена трехходовая таблица. Последовательный ряд значений d с задаваемым интервалом завершается значением d_{\max} , полученным табулированием уравнения II в пределах каждой градации A и $D_{1,3}$. Путем последовательного вычитания значений массы ветвей в ряду градаций толщин получена окончательная таблица (табл. 9), каждая ячейка которой характеризуется определенным значением фитомассы, а соответствующая ей фракция обладает специфичными свойствами: интенсивностью деструкции в опаде и вовлечения в круговорот веществ, химическим составом, горимостью, потребительной стоимостью древесины и т.д.

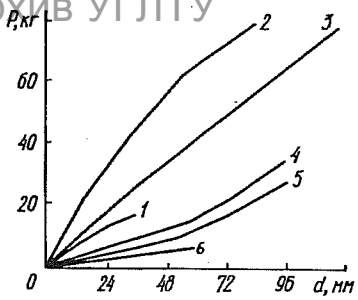
Рекуррентная система (109) и табл. 9 характеризуют распределение массы скелета крон сосны только по градациям диаметра среза ветвей, но не по вертикальному профилю кроны. В целом можно констатировать, что при исследовании вертикально-

Таблица 9

Распределение массы скелета крон сосны в абсолютно сухом состоянии по определяющим факторам

$D_{1,3}$, см	d_{\max} , см	Масса ветвей по градациям их толщины, кг						Итого
		0—0,5 см	0,5—1,0 см	1,0—1,5 см	1,5—2,0 см	2,0—2,5 см	2,5—3,0 см	
$A = 20$ лет								
4	1,6	0,04	0,11	0,13	0,02	—	—	0,30
8	2,5	0,13	0,39	0,39	0,30	0,21	—	1,42
12	3,4	0,25	0,81	0,76	0,51	0,28	0,12	2,73
$A = 40$ лет								
8	1,8	0,10	0,42	0,54	0,31	—	—	1,37
12	2,4	0,19	0,86	1,05	0,90	0,51	—	3,51
16	2,9	0,31	1,44	1,69	1,33	0,87	0,41	6,05

Рис. 68. Кумулятивные кривые массы ветвей по секциям (1—6) кроны сосны у дерева диаметром 44,5 см; цифрами обозначены номера секций



фракционного распределения массы кроны обычно применяются одномерные распределения — либо по толщинам ветвей без стратификации полого, либо по вертикальному профилю без выделения градаций толщины ветвей. Для более полной и детальной характеристики вертикально-фракционного распределения массы ветвей необходимо проанализировать и описать двумерное распределение по двум названным факторам одновременно.

Для этого крону дерева делили на 5 (у ели), 6 (у сосны) или 3 (у березы) равновеликих секции, для каждой из них строили кумуляту и аппроксимировали ее уравнением (106). Деление кроны на постоянное число секций обусловлено тем, что в достаточно широком возрастном диапазоне деревьев невозможно сохранить постоянное количество равновеликих секций: либо оно составит 1—2 в молодняке, что исключает возможность аналитического описания вертикально-фракционного распределения, либо будет чрезмерно большим в спелом возрасте. Если увеличивать размер секции с возрастом (например с 0,5 до 2,0 м), то, как уже отмечалось, это также исключает возможность формализации распределений.

Зависимость (106) изменяется по вертикальному профилю от секции к секции, т.е. дополняется относительной высотой h , или порядковым номером секции в направлении от вершины к основанию, и уравнение имеет общий вид

$$P = f(d, h). \tag{110}$$

Экспериментальные данные кумулятивных значений скелета кроны в зависимости от диаметра среза ветвей (d) для каждой из 6 секций кроны сосны с диаметром ствола 44,5 см показывают (рис. 68), что названные значения при одних и тех же величинах d минимальны в верхней и нижней и максимальны — в средних секциях, что соответствует известным закономерностям распределения массы листвы и интенсивности ветвления в различных

вертикальных слоев кроны (Усольцев, Данченко, 1981). Константы двумерной полукумуляты (110) изменяются в зависимости от диаметра ствола на высоте груди ($D_{1,3}$, см) и возраста (A , лет), и итоговые уравнения имеют вид:

$$\begin{aligned} \ln P = & -5,8802 + 3,4067 \ln h + 1,5298 (\ln h)^2 - 1,2287 (\ln h)^3 - \\ & - 0,5973 \ln h \ln A + 0,2159 \ln d \ln A + 1,2577 \ln D_{1,3} + \\ & + 0,04198 (\ln D_{1,3})^2 \ln A; R^2 = 0,902, \end{aligned} \quad (111)$$

для сосны

$$\begin{aligned} \ln P = & -23,9635 + 0,7729 \ln h + 1,6015 (\ln h)^2 - 1,0388 (\ln h)^3 + \\ & + 1,4554 \ln d + 3,0271 \ln A + 8,5571 \ln D_{1,3} + 0,2275 (\ln h)^3 \ln A - \\ & - 0,4195 (\ln h)^2 \ln D_{1,3} - 1,2063 \ln A \ln D_{1,3} - 0,1887 \ln D_{1,3} \ln d; \\ & R^2 = 0,885, \end{aligned} \quad (112)$$

и для березы

$$\begin{aligned} \ln P = & -3,826 + 2,175 \ln h - 1,686 (\ln h)^2 + 1,251 \ln d - \\ & - 0,381 \ln h \ln D_{1,3} + 1,859 \ln D_{1,3} - 0,446 \ln A; \\ & R^2 = 0,871. \end{aligned} \quad (113)$$

Максимальная толщина фракции (d_{\max} , см), ограничивающая кумуляту в пределах каждой секции, определяется положением секции в кроне, диаметром ствола и возрастом дерева:

для ели

$$\begin{aligned} \ln d_{\max} = & -0,9747 + 0,4992 \ln h - 0,2857 (\ln h)^2 + \\ & + 0,0578 (\ln h)^2 \ln D_{1,3} + 0,0932 \ln D_{1,3} \ln A; R^2 = 0,747, \end{aligned} \quad (114)$$

для сосны

$$\begin{aligned} \ln d_{\max} = & 7,1887 + 0,9659 (\ln h)^2 - 0,4788 (\ln h)^3 - \\ & - 2,0104 \ln D_{1,3} + 0,6652 \ln D_{1,3} \ln A - 2,1111 \ln A; \\ & R^2 = 0,884, \end{aligned} \quad (115)$$

и для березы

$$\begin{aligned} \ln d_{\max} = & -1,0830 + 0,2908 \ln h + 0,8247 \ln D_{1,3}; \\ & R^2 = 0,821. \end{aligned} \quad (116)$$

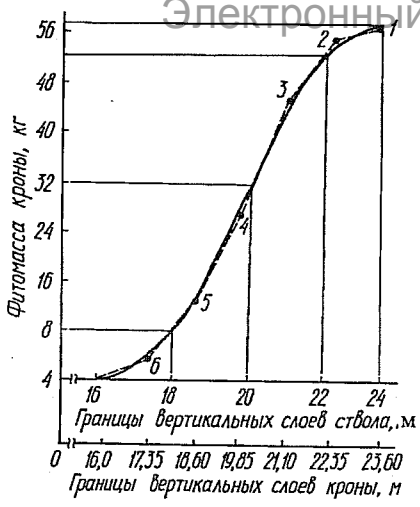


Рис. 69. Иллюстрация графического метода совмещения распределения массы ветвей по вертикальным сечениям кроны (1—6) с распределением массы ствола по его вертикальным сечениям у 120-летнего дерева сосны

Последовательно протабулированы уравнения (114) — (116) по заданным значениям h , A и $D_{1,3}$, а затем — (111) — (113) по тем же значениям h , A , и $D_{1,3}$ и заданным градациям d , ряд значений которых завершается показателем d_{\max} , рассчитанным по (114) — (116). В результате получены

четырёхходовые таблицы накопленных по градациям d значений фитомассы. Таблицы в окончательном виде (см. приложения 16—18) получены путем последовательного вычитания значений фитомассы в ряду градаций толщин с указанием диапазонов толщин каждой фракции.

Предложенные модели и таблицы могут быть использованы для расчета вертикально-фракционного распределения ветвей и стволов на уровне древостоя. Для этого необходимо совместить безразмерные сечения кроны с метрическими высотными уровнями массы кроны и соответствующими высотными уровнями массы стволов (по отрезкам). С этой целью строятся кумуляты фитомассы выделенных секций в направлении от основания кроны к вершине (рис. 69). На графиках фиксируются высоты (м) каждой секции кроны и совмещаются с высотными уровнями одно- или двухметровых отрезков ствола (Усольцев, Нагимов, 1989).

Выводы.

1. Применение метода кумулят позволило избежать зависимости констант аппроксимирующего уравнения от величины градации диаметра среза ветвей и привести к сравнимому виду экспериментальные данные массы скелета кроны, стратифицированные разными авторами по различным градациям толщин ветвей.

2. Регрессионные модели вертикально-фракционного распределения массы скелета кроны, в отличие от моделей динамики фитомассы кроны дерева в целом, дают более детальную характеристику первичной нетто-продукции дерева и древостоя.

3. Уравнения (111) — (116) могут быть совмещены с динамическими моделями — хода роста древостоев, круговорота веществ и энергии; лесных пожаров; прогноза динамики популяций лесной фауны, — а также использованы при разработке систем дистанционного зондирования лесного полога в широком диапазоне звуковых и электромагнитных волн, в том числе на основе лазерной техники (Усольцев, 1996), методов стереологии и голографии.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНО-ФРАКЦИОННОГО РАС-
ПРЕДЕЛЕНИЯ МАССЫ КОРНЕЙ
(НА ПРИМЕРЕ СОСНЫ АМАН-КАРАГАЙСКОГО БОРА)

Для построения глобальных и локальных имитационных моделей необходимы подмодели распределения массы и продукции корней лесных фитоценозов по их толщинам и вертикальному профилю ризосферы. Однако в литературе обычно приводятся лишь фактические распределения массы корней либо по первому, либо по второму из названных показателей (Орлов, 1967; Родин и др., 1968; Каменецкая, 1970; Зябченко, Иванчиков, 1978; Носова и др., 1979; Аткин, 1984; Harris et al., 1973; Grier et al., 1981; Benčat, 1989) без каких-либо попыток их обобщения и формализации. Двумерные вертикально-фракционные распределения экспериментальных значений массы корней, т.е. распределения по горизонтам ризосферы и в пределах каждого — по толщине корней, публикуются очень редко (Верзунов, 1980; Крепкий, 1987; Jenik, 1971; Vyskot, 1973, 1982, 1983; Haland, Brække, 1989) и не лишены недостатков. Во-первых, не ограничивается верхний предел толщины корней и зачастую не учитывается масса пней. Во-вторых, такие результаты приемлемы лишь для данного местообитания со специфическим фоном неучтенных факторов воздействия и непригодны для других, пусть близких, но уже с иным сочетанием неучтенных воздействий. И наконец, в-третьих, публикуемые данные несравнимы как в силу упомянутого локального их значения и применения, так и в силу разнообразия в градациях расчленения фитомассы по толщинам, мм:

<5, 5—10, 10—20 и >20 (Harris et al., 1973);

<3, 3—7, 7—10, 10—20 и >20 (Аткин, 1984);

<2, 2—5, 5—10 и >10 (Jenik, 1971; Grier et al., 1981);

<1, 1—2, 2—5, 5—10 и >10 (Верзунов, 1980; Крепкий, 1987);

<1, 1—5, 6—10, 11—20, 21—50, 51—100 и >100 (Vyskot, 1983; Benčat, 1989);

<1, 1—10 и ≥ 10 (Haland, Brække, 1989), УГЛТУ

а также по вертикальному профилю, м: через 0,2 (Верзунов, 1980; Vyskot, 1973, 1976; Benčat, 1989), через 0,5 (Крепкий, 1987) и с переменной градацией — от 0,05 до 0,1 (Jenik, 1971) и от 0,1 до 0,2 (Haland, Brække, 1989).

Нами предпринята попытка комплексного учета факторов, определяющих многомерный характер вертикально-фракционного распределения массы корней сосновых молодняков Аман-Карагайского бора, и аналитического описания выявленных многомерных зависимостей, что могло бы обеспечить методическую основу сопряжения последних с локальными и глобальными экомоделями и приведения разнообразных экспериментальных данных фитомассы корней к сравнительному виду.

Характер распределения массы корней как по толщинам, так и по вертикальному профилю определяется прежде всего величиной градации того или иного показателя (Усольцев, Крепкий, 1990; Usoltsev, 1989), которая специфична у каждого исследователя. В целях унификации методических подходов и приведения экспериментальных данных массы фракций дерева к сравнительному виду мы трансформировали распределения фитомассы к виду интегральных кривых-кумулят, представляющих аллометрическую зависимость накопленных значений фитомассы (нарастающим итогом от самой тонкой к прикорневой фракции) от толщины корней по задаваемым градациям (Усольцев, Крепкий, 1989, 1990, 1994; Усольцев и др., 1990; Usoltsev, 1989). Например, у дерева с $D_{1,3} = 7,6$ см значению диаметра среза ветви $d_i = 0,1$ см соответствует масса корней толщиной от нуля до 0,1 см, равная 2,3 кг; значению $d_i = 0,2$ см — масса корней толщиной от нуля до 0,2 см, равная 2,4 кг, и т.д. Наконец, значению $d_i = 10,5$ см, или диаметру шейки корня, соответствует вся масса корневой системы вместе с пнем, равная 3,7 кг (рис. 70).

Кумуляты для массы скелета кроны (см. рис. 66), описываемые уравнением общего вида (106), представляют в логарифмических координатах кривую-параболу II порядка. Нелинейный характер зависимости (106) в логарифмических координатах объясняется тем, что из ветвящейся структуры дерева была изъята масса ствола, в результате чего при больших значениях диа-

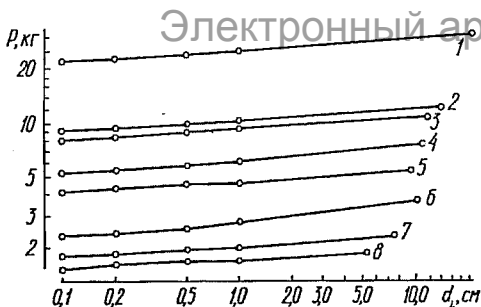


Рис. 70. Кривые-кумуляты зависимости массы корней сосны в абсолютно сухом состоянии от диаметра среза (d_i) для деревьев различного диаметра на высоте груди ($D_{1,3}$) (Усолдцев, Крепкий, 1990):

$D_{1,3}$, см: 1 — 15,5; 2 — 10,5; 3 — 9,0; 4 — 8,3; 5 — 8,0; 6 — 7,6; 7 — 4,5; 8 — 3,0

метра среза ветвей зависимость (106) (см. рис. 66) все более отклонялась от линейной. Корневая система в наших данных представляет собой полную ветвящуюся структуру подземной части дерева, включая пень, и поэтому кумуляты в логарифмических координатах имеют линейный вид (см. рис. 70).

Монотонно убывающий характер зависимости массы корней данной градации толщины от глубины исследуемого слоя почвогрунта (табл. 10) дает возможность представить матрицу распределения фитомассы корней для каждого дерева в виде двумерной кумуляты (для массы скелета кроны была применена двумерная полукумулята): вначале суммируются нарастающим итогом от минимальных к максимальным толщинам значения массы корней для каждого слоя почвогрунта, т.е. по строкам, а затем полученные значения суммируются нарастающим итогом повторно, но уже не по строкам, а по столбцам в направлении сверху вниз, т.е. для каждой градации толщин в направлении от верхнего слоя почвогрунта к нижнему. Подобный подход (построение двумерной кумуляты) при моделировании вертикально-фракционного распределения скелета кроны был невозможен, поскольку максимальная масса кроны приходится не на нижнюю, а на среднюю ее часть (см. приложение 17, деревья диаметром 16, 24 и 40 см в возрастах соответственно 30, 70 и 110 лет).

Для каждого слоя почвогрунта выведены аллометрические зависимости

$$P_i = a_0 d_i^{a_1}, \quad (117)$$

где P_i — кумулятивное (интегральное) значение массы фракций корней в абсолютно сухом состоянии, кг; d_i — верхнее значение толщины корней в пределах i -й градации, см (например, $d_i = 0,1$

Исходные (экспериментальные) и расчетные, согласно модели (121),
данные распределения массы корней в абсолютно сухом состоянии
модельного дерева № 1 на п.п. 7

Глубина слоя почвогрунта, м	Масса корней по градациям толщины, кг					
	0—0,1 см	0,1—0,2 см	0,2—0,5 см	0,5—1,0 см	1,0—4,6 см	Итого
Исходные данные						
0—0,5	0,876	0,027	0,025	0,021	0,146	1,095
0,5—1,0	0,112	0,007	0,009	0,010	0,001	0,139
1,0—1,5	0,056	0,006	0,008	0,004	—	0,074
1,5—2,0	0,091	0,002	0,001	—	—	0,094
2,0—2,5	0,046	0,001	—	—	—	0,047
2,5—2,6	0,003	—	—	—	—	0,003
Итого	1,184	0,043	0,043	0,035	0,147	1,452
Исходные данные после суммирования по строкам (одномерная кумюлята)						
0—0,5	0,876	0,903	0,928	0,949	1,095	—
0,5—1,0	0,112	0,119	0,128	0,138	0,139	—
1,0—1,5	0,056	0,062	0,070	0,074	—	—
1,5—2,0	0,091	0,093	0,094	—	—	—
2,0—2,5	0,046	0,047	—	—	—	—
2,5—2,6	0,003	—	—	—	—	—
Исходные данные после суммирования одномерной кумуляты по столбцам (двумерная кумюлята)						
0—0,5	0,876	0,903	0,928	0,949	1,095	—
0,5—1,0	0,988	1,022	1,056	1,087	1,234	—
1,0—1,5	1,044	1,084	1,126	1,161	—	—
1,5—2,0	1,135	1,177	1,220	—	—	—
2,0—2,5	1,181	1,224	—	—	—	—
2,5—2,6	1,184	—	—	—	—	—
Расчетные данные						
0—0,5	0,718	0,038	0,054	0,043	0,103	0,956
0,5—1,0	0,115	0,006	0,008	0,007	0,004	0,140
1,0—1,5	0,075	0,004	0,006	0,004	—	0,089
1,5—2,0	0,057	0,004	0,003	—	—	0,064
2,0—2,5	0,048	0,002	—	—	—	0,050
2,5—2,6	0,008	—	—	—	—	0,008
Итого	1,021	0,054	0,071	0,054	0,107	1,307

Примечание. Естественный сосняк в возрасте 20 лет, почвы дерново-боровые, уровень грунтовых вод 2,7 м, глубина проникновения корней 2,6 м, диаметр на высоте груди 3,5 см, высота дерева 3,6 м, диаметр корневой шейки 4,6 см; п.п. — пробная площадь.

для градации 0—0,1, $d_i = 0,2$ для градации 0,1—0,2 и т.д.). Константы a_0 и a_1 в уравнениях (117) изменяются от слоя к слою почвогрунта, и для корневой системы дерева в целом выведена двумерная аллометрическая зависимость

$$P_i = a_0 d_i^{a_1} h_j^{a_2}, \quad (118)$$

где h_j — наибольшее расстояние j -го слоя почвогрунта от поверхности почвы, м (например, $h_j = 0,5$ для слоя 0—0,5 м, $h_j = 1,0$ для слоя 0,5—1,0 м и т.д.).

Общая масса корней дерева и масса их тонкой фракции (<1 мм) достаточно хорошо аппроксимируются аллометрической зависимостью лишь от одного показателя — диаметра ствола на высоте груди с коэффициентами детерминации R^2 соответственно 0,956 и 0,933 (Усольцев и др., 1985; Усольцев, 1988). С учетом известных закономерностей изменения отношения надземной фитомассы к подземной с возрастом (П. М. Ермоленко, Л. Г. Ермоленко, 1981) и с условиями произрастания (Оськина, 1982) названная парная связь была дополнена факторами возраста и высоты дерева, характеризующей при одном и том же возрасте и диаметре дерева добротность местообитания. В итоге были получены трехфакторные аллометрические уравнения

$$P_i = a_0 A^{a_1} D_{1,3}^{a_2} H^{a_3}, \quad (119)$$

с коэффициентами детерминации соответственно 0,982 и 0,980 (Усольцев и др., 1985; Усольцев, 1988). Влияние фиктивных переменных происхождения древостоя (естественные сосняки и культуры) и типа почв (темно-каштановые и дерново-боровые), введенных в уравнение (119) (Дрейпер, Смит, 1973), оказалось статистически недостоверным, так как значимость их констант составила соответственно 0,57 и 0,06 для общей массы и 0,94 и 0,28 — для тонкой фракции, что значительно меньше стандартного t_{05} (Usoltsev, Vanclay, 1995).

Исходя из сказанного, есть основания предполагать, что все константы уравнения (118), описывающего архитектуру массы корневой системы отдельного дерева, коррелированы с тремя факторами уравнения (119): онтогенетическим (A), ценотическим ($D_{1,3}$) и косвенным эдафическим (H), определяющими величину общей фитомассы и тонкой фракции корней дерева. Однако для адекватного аналитического описания архитектуры

массы корней одного лишь косвенного эдафического фактора, как оказалось, недостаточно, и был введен второй эдафический фактор — максимальная глубина проникновения корней (H_{\max} , м). В конечном итоге для описания всего разнообразия архитектуры фитомассы раскопанных корневых систем апробирована шестифакторная регрессионная модель общего вида

$$P_i = f(A, D_{1,3}, H, H_{\max}, d_i, h_j). \quad (120)$$

Структура регрессионной модели (120) построена исходя из многомерных корреляционных связей констант a_0 , a_1 и a_2 уравнения (118) с первыми четырьмя факторами уравнения (120) (Усольцев, 1985 а), и по всей совокупности экспериментальных данных (806 наблюдений) методом шагового регрессионного анализа рассчитаны константы уравнения

$$P_i = \exp(-3,0986 + 1,1913 \ln A + 0,4059 \ln D_{1,3} + 0,4709 \ln H - 1,0674 \ln A \ln H_{\max} + 1,2030 \ln D_{1,3} \ln H_{\max} + 0,1203 \ln h_j + 0,0729 \ln h_j \ln H + 0,0781 \ln d_i \ln H_{\max});$$

$$R^2 = 0,974. \quad (121)$$

Уравнение (121) служит основой для составления таблицы вертикально-фракционного распределения массы корней по шести входам. При табулировании необходимо знать, какое значение d_i принимать предельным (d_{\max}) для каждого слоя почвогрунта h_j или какое расстояние слоя почвогрунта h_j принимать предельным (H_j) для каждой градации толщин d_i . Задача сводится к выводу уравнения огибающей кривой для матрицы вертикально-фракционного распределения массы корней (см. табл. 10) в виде аллометрической функции

$$H_j = b_0 d_i^{b_1}, \quad (122)$$

где H_j — предельное значение h_j для i -й градации толщины корней.

Анализ экспериментальных данных (см. приложение 5) показал, что положение относительно оси ординат и крутизна наклона линии регрессии (122), т.е. величины констант b_0 и b_1 , определяются всей совокупностью первых четырех факторов, приведенных в модели (120). Тогда уравнение (122), дополненное названными четырьмя факторами, приобретает общий вид (Usoltsev, Krepki, 1993)

$$H_j = f(A, D_{1,3}, H, H_{\max}, d_i). \quad (123)$$

Обработка общей совокупности данных (133 наблюдения) по пяти факторам уравнения (123) дала в итоге регрессионную модель

$$H_j = \exp(-1,4816 + 1,5730 \ln A - 0,6736 \ln D_{1,3} - 0,6985 \ln A \ln H + 0,4659 \ln D_{1,3} \ln H - 2,0150 \ln H_{\max} + 1,3922 \ln H_{\max} \ln H - 0,4397 \ln d_i + 0,2651 \ln d_i \ln D_{1,3} - 0,3076 \ln d_i \ln H_{\max}); R^2 = 0,794. \quad (124)$$

Огибающие $H_j = f(d_i)$ подеревных матриц вертикально-фракционного распределения массы корней имеют точки пересечения с осями координат лишь в некоторых частных случаях. Обычно масса корней наиболее крупной фракции распределена не только в верхнем слое почвогрунта, но и в одном-двух нижележащих (см. табл. 10: например, в слоях 0—0,5 и 0,5—1,0), точно так же, как на предельной глубине распространения корневой системы встречаются не только тонкие корни (0—0,1 см), но и более крупные фракции. Поэтому при табулировании уравнения (124) при заданных значениях A , $D_{1,3}$, H и H_{\max} получаемой в итоге кривой $H_j = f(d_i)$ обычно придается усеченный вид (табл. 11), т.е. должно выполняться условие

$$H_j \leq H_{\max}; d_i \leq d_{\max} \quad (125)$$

где d_{\max} — предельная толщина корней дерева (диаметр пня), см.

Например, подставив в уравнение (124) значения A , $D_{1,3}$, H и H_{\max} (см. табл. 10), получаем уравнение огибающей для модельного дерева № 1, представленного в этой таблице:

$$H_j = 1,2619 d_i^{-0,4015}. \quad (126)$$

Протабулировав уравнение (126) по грациям d_i , равным 0,1; 0,2; 0,5; 1,0 и 4,6 (см. табл. 10), получаем расчетные, или теоретические, значения H_j , равные соответственно 3,2; 2,4; 1,7; 1,3; 0,7. Согласно условию (125), в ряду теоретических значений H_j вместо 3,2 вводим 2,6 м. Остальные округляем до 0,5 м (толщина слоя почвогрунта) и получаем полное совпадение округленных теоретических значений H_j с принятой 0,5-метровой кратностью ряда значений h_i : 2,5; 2,0; 1,5 и 1,0. Конечно, подобное совпадение экспериментальных и расчетных данных H_j имеет место не у всех деревьев ($R^2 = 0,794$), поскольку вероятность нахождения ничтожно малой фракции массы корней в данной ячейке, на пределе экспериментальной матрицы данных (вблизи огибаю-

Таблица 11

Выборочные результаты табулирования уравнения (124), скорректированные с учетом H_{\max} и d_{\max} и округленные с кратностью 0,5 м

A, лет	$D_{1,3}$, см	d_{\max} , см	H, м	$H_{гв}$, м	H_{\max} , м	d_i , см	Значения H_j , м	
							Теоретические	Скорректированные
15	4	5,5	4,3	2,0	1,6	0,1	1,71	1,6
						0,2	1,47	1,5
						0,5	1,21	1,0
						1,0	1,04	1,0
						5,5	0,72	0,5
35	8	10,6	10,3	6,0	4,8	0,1	7,13	4,8
						0,2	5,52	4,8
						0,5	3,93	4,0
						1,0	3,04	3,0
						10,6	1,27	1,0
						10,6	1,27	0,5

щей), очень мала, и такие расхождения огибающих, как показано ниже, практически не отражаются на точности модели (121).

При табулировании уравнения (126) значение d_{\max} равно 4,6, является предельным и действительным не только для слоя 0,5—1,0 м, но и для верхнего слоя — 0—0,5 м. Предельная толщина корней дерева — это диаметр шейки корня, или диаметра пня, который тесно связан с диаметром на высоте груди (рис. 71, а), что описывается уравнением

$$d_{\max} = 0,4745 + 1,2687 D_{1,3}; R^2 = 0,986, \quad (127)$$

которое используется при табулировании моделей (124) и (121).

Наибольшую трудность при пользовании уравнениями (124) и (121) представляет определение максимальной глубины проникновения корневой системы H_{\max} . Нами установлено, что для темно-каштановых и дерново-боровых почв на песках, супесях и суглинках без карбонатных прослоев H_{\max} находится в тесной связи с уровнем грунтовых вод $H_{гв}$ (рис. 72) с ограничениями: при уровне грунтовых вод $H_{гв} \geq 2$ м максимальная глубина проникновения корней $H_{\max} \geq 1,5$ м, а при $H_{гв} > 6$ м $H_{\max} \leq 6$ м. При таких ограничениях для определения H_{\max} достаточно иметь почвенный бур и уравнение

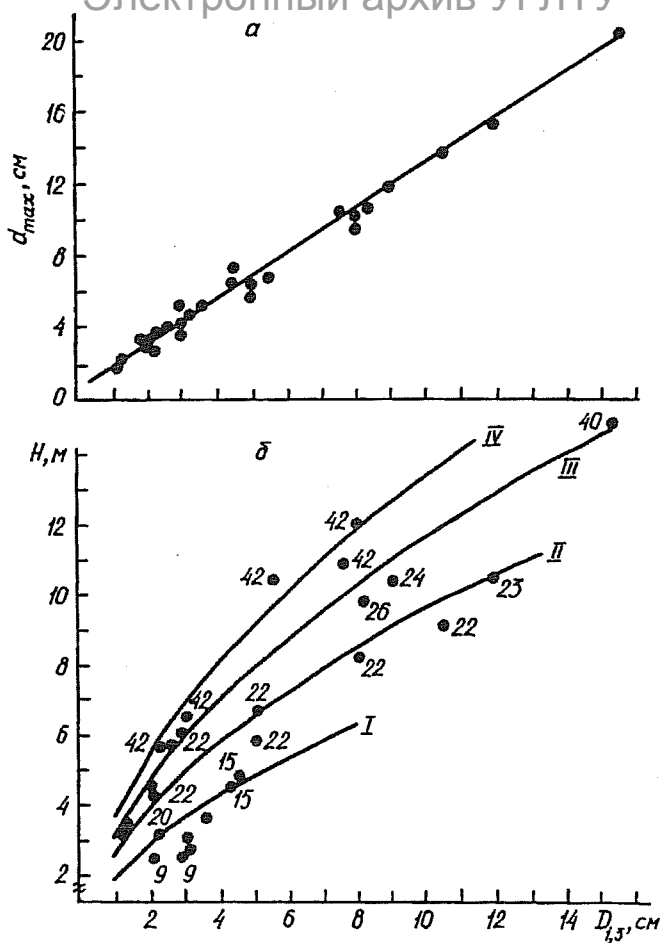
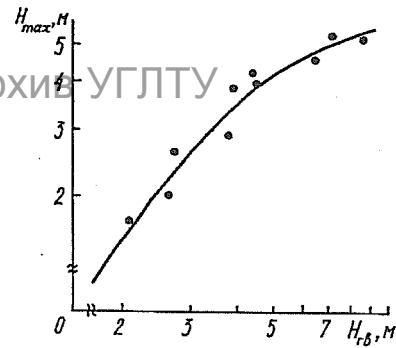


Рис. 71. Зависимость диаметра корневой шейки (а) и высоты дерева (б) от диаметра ствола на высоте груди:
 I—IV — линии регрессии (129) для возрастов соответственно 15, 25, 35 и 45 лет;
 цифры у экспериментальных точек означают возраст дерева

Рис. 72. Зависимость максимальной глубины проникновения корней (H_{\max}) от уровня грунтовых вод ($H_{\text{гв}}$) на песках, супесях и суглинках без карбонатных и глинистых прослоев



$$\ln H_{\max} = -0,8270 + 2,1385 \ln H_{\text{гв}} - 0,4503 (\ln H_{\text{гв}})^2; R^2 = 0,924. \quad (128)$$

За пределы ограничений выйдут сосняки с почвенно-гидрологическими условиями, отличающимися от перечисленных, а именно: при наличии карбонатных или глинистых прослоев на тех же почвах, но с уровнем грунтовых вод ниже 4,5 м и мощностью песчаных отложений на водоупорах менее 2,0 м, а также с уровнем грунтовых вод ниже 6,0 м и мощностью песчаных отложений на водоупорах более 4,0 м. В таких условиях для определения H_{\max} необходимы иные косвенные методы или механизированная выкопка траншеи на глубину проникновения корней.

Высота дерева H связана с диаметром $D_{1,3}$ и возрастом A (см. рис. 71 б) уравнением

$$H = 0,4084 A^{0,5820} D_{1,3}^{0,5576}; R^2 = 0,869, \quad (129)$$

по которому при табулировании (124) и (121) находятся расчетные значения H .

Зависимости (121), (124) (127) — (129) составляют рекуррентную систему (130), которая табулируется в последовательности, показанной стрелками:

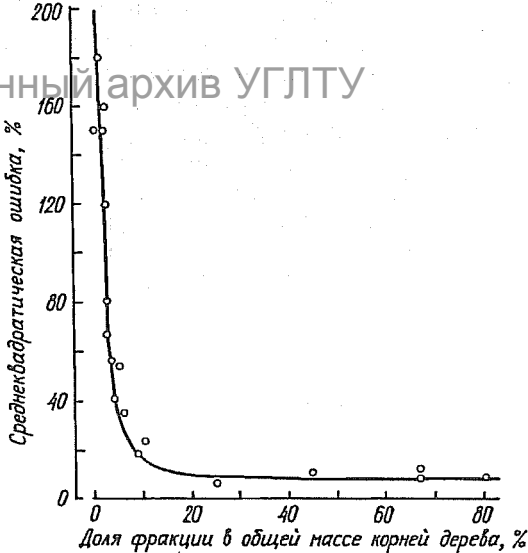
$$\left. \begin{array}{l} \text{I. } P_i = f(A, D_{1,3}, H, H_{\max}, d_i, h_j) \\ \uparrow \\ \text{II. } H_j = f(A, D_{1,3}, H, H_{\max}, d_i) \\ \uparrow \\ \text{III. } \left\{ \begin{array}{l} H = f(A, D_{1,3}) \\ H_{\max} = f(H_{\text{гв}}) \\ d_{\max} = f(D_{1,3}) \end{array} \right. \end{array} \right\} \quad (130)$$

Вначале для заданных значений возраста (см. табл. 11, колонка 1) и в пределах его — для заданной ступени толщины (колонка 2) определяется H по уравнению (129) (колонка 4), затем по уравнению (127) рассчитываются значения d_{\max} (колонка 3), после чего по уравнению (128) для задаваемых величин $H_{\text{гв}}$ (колонка 5) вычисляются показатели H_{\max} (колонка 6). И наконец, по известным значениям $A, D_{1,3}, H, H_{\max}$ и задаваемым градациям толщин корней d_i (колонка 7) по уравнению (124) рассчитываются значения H_i (колонка 8). Последние корректируются с учетом ограничения (125) и округляются в соответствии с принятой градацией слоев почвогрунта (колонка 9), которая в табл. 11 может быть задана произвольно, равно как и градация толщин корней (колонка 7).

Полученная таким путем табл. 11 представляет фрагмент вспомогательной таблицы, служащей основой для табулирования основного уравнения (121) и получения искомой шестивходовой таблицы (см. приложение 19). Уравнение (121) табулируется по заданным и расчетным значениям $A, D_{1,3}, H, d_i$ (см. табл. 11, колонки 1, 2, 4 и 7) и в пределах последней по заданным h_j через 0,5 м с предельным значением H_j (колонка 9). В итоге получена шестивходовая таблица вертикально-фракционного распределения массы корней в виде двумерной кумуляты, дающая возможность сравнивать двумерные распределения массы корней, полученные для других регионов другими авторами с градациями d_i и h_j , отличающимися от принятых нами. На первом этапе — последовательным вычитанием табличных значений фитомассы в направлении от более глубоких слоев почвогрунта к поверхности почвы (по вертикали) для каждой градации толщины и на втором этапе — последовательным вычитанием полученных значений фитомассы в направлении от крупных фракций к мелким (по горизонтали) для каждого слоя почвогрунта, т.е. в последовательности, противоположной показанной в табл. 10, составлена искомая таблица вертикально-фракционного распределения массы корней. В приложении 19 дан ее фрагмент для возраста дерева 35 лет и для выборочных значений диаметра ствола и уровня грунтовых вод (Usoltsev, Kerpki, 1993).

Для верификации модели (121) необходимы экспериментальные данные, не вошедшие в исходный массив. Однако единственное двумерное распределение массы корней сосны для условий Северного Казахстана, опубликованное А. И. Верзуновым (1980), к сожалению, не может быть использовано для указанной

Рис. 73. Зависимость среднеквадратической ошибки определения массы фракции корней по уравнению (121) от доли фракции в общей массе корневой системы дерева



цели, поскольку получено методом монолитов и не имеет входных значений определяющих факторов A , $D_{1,3}$, H и H_{\max} . Поэтому проверка адекватности модели (121) выполнена по десяти корневым системам, отобранным из числа анализируемых в нашей работе. Деревья

взяты в возрасте от 9 до 42 лет как из культур, так и из естественных сосняков на почвах обоих типов. Некоторое представление об адекватности модели (121) дает пример табулирования последней по фактическим параметрам модельного дерева № 1 п.п. 7 (см. табл. 10).

Аналогичное табулирование выполнено по остальным девяти деревьям, и для каждой ячейки в матрицах исходных и расчетных данных вычислены относительные отклонения и среднеквадратические (стандартные) ошибки (Δ , %), которые варьируют в диапазоне от 8—10 до 200—300 % в зависимости от доли фракции в общей массе корневой системы (PP, %) (рис. 73). Названная зависимость описывается уравнением

$$\Delta = 8,0 + 637/(PP)^2; R^2 = 0,964. \quad (131)$$

Видимо, было бы неправомерно оценивать адекватность модели (121) по стандартной ошибке, рассчитанной как среднеарифметическая из локальных ошибок по ячейкам матрицы исходных данных. В этом случае более объективным критерием адекватности может служить стандартная ошибка, рассчитанная как средневзвешенная с учетом доли фракции в общей массе корне-

вой системы (Сенкевич, 1980, Рождественский и др., 1988). Вычисленная таким способом ошибка оценки массы фракции с i -й градацией по толщине корней и j -й градацией по глубине расположения слоя почвогрунта составила 30 % (от 12 до 35 %). Ошибка оценки тонкой фракции корней для всего дерева составила 7,0 % (от 0,8 до 13,7 %) и общей массы корней дерева 9,8 % (от 3,5 до 15,3 %). Для сравнения: ошибка определения общей массы корней дерева и тонкой их фракции по уравнению (119), включающему показатели только наземной таксации, была 20 %.

Таким образом, модель (121) дает оценку массы корней, не только стратифицированную по их толщинам и глубине залегания, но и более точную в части общей фитомассы корней и тонкой их фракции, чем упрощенная модель (119), за счет включения второго эдафического фактора — глубины проникновения корневой системы.

Выводы.

1. Использование многомерного подхода позволило построить адекватную регрессионную модель вертикально-фракционного распределения массы корней в толще ризосферы сосняков Аман-Карагайского бора как естественного, так и искусственно происхождения на почвах двух типов.

2. Модель имеет стандартную ошибку определения массы фракции корней заданного диапазона толщины на заданном расстоянии слоя почвогрунта от поверхности почвы — 30 %, ошибку определения общей массы корней дерева — 10 % и тонкой их фракции — 7 % и дает возможность получения сравнительной оценки экспериментальных данных массы корней с разными градациями их диаметров и толщин слоя почвогрунта.

3. Модель предсказывает значения показателей фитомассы, стратифицированной по толщине корней и глубине их залегания в толще ризосферы, необходимые для дифференцированной оценки таких специфических характеристик фитомассы, как интенсивность деструкции и вовлечения в круговорот веществ, характер корнелистовых взаимосвязей, химический состав, физико-механические свойства, потребительские свойства корней как технологического сырья и т.д., и полезные при построении многоплановых эколого-экономических имитационных моделей.

При исследовании продукционных процессов в лесных фитоценозах к настоящему времени лесоведение накопило огромную информацию как количественного, так и качественного (описательного) характера. В ходе теоретических разработок названных процессов выдвигаются соответствующие постулаты и принципы разного уровня обобщения, которые до достижения определенного уровня развития зачастую не только не связаны между собой, но и находятся в некотором противоречии. Примером последнего является соотношение между одним из основополагающих принципов биологии — структурно-функциональной динамичностью растительных сообществ — и выдвинутым недавно принципом продукционной инвариантности (Уткин и др., 1988). По-видимому, эти два принципа имеют разные уровни обобщения, и второй можно рассматривать как частный случай первого, а соотношение между ними — как диалектическое единство и противоречие частного и общего.

В подобных соотношениях находятся многие экологические процессы и явления (например принцип непрерывности и принцип дискретности экологических процессов) (Нильсон, 1978). Видимо, в таком же соотношении находятся концепции “исследования” и “моделирования” в трактовке Е. Пилу (Pielou, 1981). Под первым она подразумевает разработку частного вопроса биологии, а под вторым — формализацию биологических закономерностей на соответствующем уровне обобщения. Однако сам процесс математического моделирования в принципе неформализуем, в противном случае полезность этого процесса была бы весьма ограниченной (Мазуров, 1987). Неслучайно поэтому построение моделей относят к сфере искусства, а создание хорошей модели воспринимается как большое достижение (Мак-Лон, 1979; Ворощук, 1982).

Использование принципа продукционной инвариантности при оценке массы крон деревьев и древостоев необходимо на

первых этапах исследования биологической продуктивности той или иной древесной породы. По мере углубления и расширения исследований процесс может сопровождаться большим или меньшим отходом от принципа инвариантности, а завершение процесса в любом случае невозможно без системного подхода на основе расчленимости многомерных связей и использования принципа рекуррентного прогрессирующего обобщения исследуемых закономерностей.

Попытки связать пространственную и временную динамику продуктивности лесов с изменением уровня антропогенных загрязнений приводят сегодня к противоречивым результатам. Одни исследователи объясняют резкое повышение радиального прироста стволов в лесах Германии за последние 15 лет снижением атмосферного содержания SO_2 и NO_2 (Visser, Molenaar, 1992). Другие это утверждение опровергают, показывая, что снижение уровня поллютантов имеет место лишь в Рурской области, а на основных лесных площадях, расположенных в сотнях километров от источников загрязнений, их концентрация стабильно низкая и что повышение прироста имеет иную, не известную пока причину (Kandler, 1992).

Увеличение общего запаса фитомассы лесов в течение последних 20 лет характерно для всей Европы. Это явление объясняют повышением концентрации атмосферного CO_2 и мелиорирующим эффектом поллютантов на пороговых уровнях (Kauppi et al., 1992), но оно находится в полном противоречии с общей тенденцией снижения охвоенности и плотности лесного полога (Schläpfer, 1993). Если для Европы в целом снижение плотности полога и ухудшение состояния лесов связываются с общим загрязнением среды (Forest damage..., 1989; Innes, 1992), то для лесов Великобритании четкой тенденции не выявлено, а имеющие место колебания плотности полога объясняются погодными флуктуациями и вспышками популяций насекомых (Innes, 1992).

Определение степени повреждения лесов Европы основывается на визуальной, обычно 10-балльной оценке изменения цвета, охвоенности и плотности полога (Innes, Boswell, 1990), без каких-либо приделжек по ассимилирующей массе. Такие оценки чрезвычайно ненадежны, во-первых, в силу значительной генетической и естественной эколого-ценотической изменчивости морфологии крон и, во-вторых, вследствие методических рас-

хождений и субъективности глазомерной оценки поражения лесов в разных странах. Имеются лишь единичные попытки установления взаимосвязи между визуальными и количественными критериями (Hornkvist, 1993). Однако для выяснения противоречий при оценке воздействия антропогенных загрязнений на продуктивность лесов фактически нет попыток прямо использовать физиологически обусловленные взаимосвязи массы кроны и хвои с количеством депонируемых ассимилятов в виде прироста фитомассы и с характеристиками заболони, обеспечивающей крону влагой.

Предложенные в работе физиологически обусловленные многофакторные зависимости, учитывающие совмещенный эффект ксилемного и флоэмного транспорта, дают возможность количественной оценки влияния промышленных эмиссий на продуктивность ассимиляционного аппарата древесных пород, в том числе на допороговых уровнях. Леса Урала испытывают сильнейшее воздействие антропогенных поллютантов, что приводит к снижению их текущего прироста (Фимушин, 1985, 1986). Предстоит стратифицировать лесные площади Урала (с привлечением изложенного подхода и дополнительных физиологических исследований) по степени промышленных загрязнений и по соответствующим показателям продуктивности хвои у различных пород и конкретизировать связь пространственной динамики продуктивности лесов с уровнями антропогенных загрязнений.

Предложенные многофакторные модели вертикально-фракционного распределения массы кроны и корневых систем дают возможность сопоставлять биопродукционные потенциалы лесных фитоценозов различного породного состава в разных лесорастительных условиях и могут быть использованы в качестве подмоделей при построении имитационных экомоделей различных уровней.

Айвазян С. А., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика: Исследование зависимостей. М.: Финансы и статистика, 1985.

Александров В. Г., Тимофеев А. С. О проекции строения стебля на строение листа у древесных растений // Журн. Рус. ботан. об-ва. 1923. Т. 8. С. 157—166.

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л.: Наука, 1975.

Арутюнян С. Г., Уткин А. И. Биологическая продуктивность и вертикально-фракционная структура естественных средневозрастных древостоев трех типов сосняков // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986. С. 163—180.

Аткин А. С. Фитомасса и обмен веществ в сосновых лесах. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1984.

Балыков Н. Г., Виликайнен Л. М., Робонен Е. В., Смирнов А. В. Распределение фитомассы в сосняке лишайниковом // Лесоведение. 1989. № 6. С. 57—63.

Баталов А. А., Розенберг Г. С. Рецензия на книгу В. А. Усольцева "Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев" // Лесоведение. 1987. № 1. С. 75—76.

Беручашвили Н. Л. О вертикальном строении биогеоценозов горных лесов с преобладанием бука // Лесоведение. 1972. № 2. С. 17—28.

Бяллович Ю. П. Биогеоценологические горизонты // Тр. МОИП. Отд. биол. М., 1960. Т. 3. С. 43—60.

Ватковский О. С. Методы определения фитомассы ствола и кроны дуба // Лесоведение. 1968. № 6. С. 58—64.

Верзунов А. И. Рост лиственницы и устойчивость культурных фитоценозов с ее господством на полугидроморфных почвах лесостепи Северного Казахстана // Экология. 1980. № 2. С. 38—44.

Водный обмен растений. М.: Наука, 1989.

Вомперский С. Э., Иванов А. И. Связь площади поперечного сечения заболони с массой хвои сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 3. С. 60—65.

Ворощук А. Н. Имитация развития экологических систем и системный анализ // Число и мысль. М., 1982. Вып. 5. С. 142—175.

Габеев В. Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск: Наука, 1976.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967.

Гульбе Я. И. Структурная продуктивность и вертикально-фракционная структура сероольшаников неморально-кисличной группы типов // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986. С. 51—76.

Гульбе Т. А., Гульбе Я. И., Рождественский С. Г. Биологическая продуктивность и вертикальная структура фитомассы в культурах ели // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986. С. 138—149.

Гульбе Т. А., Рождественский С. Г., Уткин А. И. и др. Опыт оценки массы крон мелколиственных древостоев по параметрам ветвей и ствола // Лесоведение. 1991. № 2. С. 48—58.

Джонстон Дж. Эконометрические методы. М.: Статистика, 1980.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973.

Дукарский О. М., Закурдаев А. Г. Статистический анализ и обработка наблюдений на ЭВМ "Минск-22". М.: Статистика, 1971.

Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969.

Дылис Н. В. Структурно-функциональная организация биогеоценологических систем и ее изучение // Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. С. 14—23.

Ермоленко П. М., Ермоленко Л. Г. Высотно-поясные особенности роста кедр и пихты в Западном Саяне // Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск, 1981. С. 19—53.

Захаров В. К. Новое в методике исследования формы древесных стволов и составление таблиц объема и сбega // Тр. Ин-та леса АН БССР. Минск. 1955. Вып. 6. С. 16—20.

Зыряев А. Г. Соотношение между массой хвои и текущим приростом у лиственницы сибирской // Лесн. хоз-во. 1964. № 4. С. 28—29.

Зябченко С. С., Иванчиков А. А. Зональные особенности формирования сосняков черничных Карелии и Кольского полуострова и динамика структуры растительной массы в них // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1978. С. 30—75.

Иванов А. И. Вертикальная структура фитомассы древостоев болотных сосняков // Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М., 1982. С. 132—158.

Иванов А. И., Дубинин А. И. Площадь сечения заболони и площадь зоны транзита влаги в ней у сосны обыкновенной // Лесоведение. 1992. № 5. С. 28—37.

Иевинь И. К., Дикельсон Э. О. Масса крон осины, березы и ели в кисличниках Латвии // Лесн. хоз-во. 1962. № 4. С. 20—23.

Ильющенко А. Ф. Распределение фитомассы во вторичных березовых древостоях // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М., 1970. С. 50—61.

Казимиров Н. И., Митруков А. Е. Изменчивость и математическая модель фитомассы сосновых деревьев и древостоев // Формирование и

- продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1978. С. 142—148.
- Кайбияйнен Л. К., Хари П. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме // Лесоведение. 1985. № 5. С. 23—28.
- Кайбияйнен Л. К., Хари П., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // Лесоведение. 1986. № 1. С. 31—37.
- Каменецкая И. В. Фитомасса и годичный прирост сосны (*Pinus silvestris* L.) в тридцатилетних сосняках южной тайги // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М., 1970. С. 62—83.
- Каплина Н. Ф. Биопродуктивность и вертикально-фракционная структура березняков на легких почвах // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986. С. 76—110.
- Каплина Н. Ф. Продуктивность березняков на легких почвах кислотно-черничной группы типов леса Ярославской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1989.
- Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. Пространственная структура сложных сосняков. М.: Наука, 1987.
- Кибзун А. П., Ле Чонг Кук. Опыт математической оценки вертикально-фракционного распределения фитомассы надземной части древостоя лесостепной дубравы // Лесоведение. 1979. № 5. С. 19—25.
- Ковалев Ю. Л. Архитектура дерева // Знание — сила. 1975. № 11. С. 36—38.
- Кожевников А. М., Ефименко В. М., Решетников В. Ф. Модели роста надземной фитомассы полных и оптимально изреживаемых еловых культур // Закономерности роста и производительности древостоев. Каунас, 1985. С. 221—223.
- Козлов М. В., Соколова И. В. Методика определения площади и массы листы берез // Лесоведение. 1984. № 6. С. 79—83.
- Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973.
- Кофман Г. Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986.
- Крепкий И. С. Корневые системы сосны в лесных культурах бора Аман-Карагай Кустанайской области // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. Красноярск, 1987. С. 105—110.
- Кузьмичев В. В. Анализ способов определения объема стоящих деревьев и запаса древостоев (на примере Минусинских боров) // Таксационные исследования лесов Сибири. Красноярск, 1977. С. 91—125.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976.
- Лесков Н. Д. Особенности таксационной характеристики и структуры био групп в типе леса бор-брусничник // Сборник трудов по лесному хозяйству. Свердловск, 1956. С. 35—42.
- Лиепа И. Я. Динамика древесных запасов: Прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980.

- ев и насаждений. Пушкино: ВНИИЛМ, 1968.
- Мазуров В. Д. Формальное и неформальное в математическом моделировании задач планирования и диагностики // Число и мысль. М., 1987. Вып. 10. С. 54—74.
- Мак-Лоун Р. Р. Математическое моделирование — искусство применения математики. М.: Мир, 1979.
- Маланьин А. Н. Почвенный покров песчаного массива Аман-Карагайского бора // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1975. № 3. С. 83—88.
- Маленко Э. Статистические методы в эконометрии. М.: Статистика, 1975. Вып. 1; 1976. Вып. 2.
- Мина Н. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976.
- Митропольский А. К. Техника статистических вычислений. М.: Наука, 1971.
- Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в сосняках-брусничниках // Продуктивность органической и биологической массы леса. М., 1974. С. 16—23.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.; Л.: Гослестехиздат, 1928.
- Нильсон А. М. Дискретные и непрерывные модели экологических явлений // Проблемы современной экологии. Тарту, 1978. С. 54—55.
- Носова Л. М., Лозинов Г. Л., Скиданов И. М. Подземная фитомасса ельника, березняка и сосняка волосистоосоковых // Формирование эталонных насаждений. Каунас; Гирионис, 1979. Ч. 2. С. 195—198.
- Орлов А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможности учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64—71.
- Оськина Н. В. Почвенные условия и продуктивность фитомассы сосновых насаждений приокских террас в Московской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1982.
- Палуметс Я. К. Опыт моделирования распределения фитомассы ели // Лесоведение. 1990. № 3. С. 43—48.
- Петерсон О. А., Чернов Н. Н. Запасы коры и лапки пихты сибирской в южной тайге Среднего Урала // Растительные ресурсы. 1979. Т. 15, вып. 2. С. 207—210.
- Полубояринов О. И. Плотность древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1976.
- Полякова Н. Ф. Соотношения между массой листвы, приростом древесины и транспирацией // ДАН СССР. 1954. Т. 96, № 6. С. 1261—1263.
- Полякова Н. Ф. Изменение с возрастом массы листвы в дубовых древостоях // Молодые лесоводы — сорокалетию Великого Октября. М., 1957. С. 17—25.
- Полякова-Минченко Н. Ф. Облиствение широколиственных насаждений степной зоны // Сообщ. Лаборатории лесоведения АН СССР. 1961. Вып. 4. С. 40—53.
- Прохоров А. И., Крепкий И. С., Усольцев В. А. Лесорастительные условия лесокультурного фонда Аман-Карагайского бора // Вест. с.-х. науки Казахстана. 1985. № 4. С. 71—75.

Электронный архив УГПТУ

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, 1987. С. 146—150.

Прохоров А. И., Крепкий И. С., Орешкин Н. Г. и др. Временные рекомендации по новой оценке лесокультурного фонда бора Аман-Карагай Кустанайской области и мероприятия по его рациональному использованию. Алма-Ата: Мин-во лесн. хоз-ва КазССР, 1988.

Раскатов П. Б. Некоторые особенности водного тока в ветвях лиственных древесных пород // Научн. зап. Воронежского отделения ВБО. Воронеж, 1964. С. 71—74.

Рахтеенко И. Р., Якушев Б. И. Комплексный метод исследования корневых систем растений // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. М., 1968. С. 45—49.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979.

Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. Л. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968.

Родинов М. С. Об определении массы листы защитных лесополос // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 3. С. 333—337.

Рождественский С. Г. Биологическая продуктивность осинников и культур ели в Ярославской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1984.

Рождественский С. Г. Интерпретация данных вертикально-фракционной структуры модельных деревьев для древостоев // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986. С. 15—25.

Рождественский С. Г., Гульбе Т. А., Уткин А. И. и др. Инвариантные продукционно-морфологические характеристики крон деревьев мелколиственных пород // Лесоведение. 1991. № 1. С. 31—41.

Рождественский С. Г., Уткин А. И., Гульбе Я. И. Статистическая обработка фактического материала // Анализ продукционной структуры древостоев. М., 1988. С. 7—10.

Сенкевич Н. Г. Зависимость между массой листьев и проводящей системой ствола вяза мелколистного // Лесоведение. 1980. № 1. С. 89—94.

Синельщиков Р. Г. О постоянстве биомассы равновеликих деревьев // Тезисы VI делегатского съезда ВБО. Л., 1978. С. 220—221.

Синельщиков Р. Г. Экологія деревних культурбіогеоценозів степової зони України: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. Дніпропетровськ, 1992.

Смирнов В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М.: Наука, 1971.

Тепикин С. В., Усольцев В. А. Зависимость массы ветвей от их морфометрических показателей как основа оценки фитомассы деревьев ели // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1990. С. 105.

Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеоздат, 1977.

Третьяков Н. В. Закон единства в стрессии насаждений. М., Л.: Новая деревня, 1927.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М; Л.: Гослесбумиздат, 1952.

Тюрин А. В., Науменко И. М., Воропанов П. В. Лесная вспомогательная книжка. М.: Гослестехиздат, 1945.

Тябера А. П. Объем коры, сучьев и масса хвои в сосняках Литвы // Лесн. журн. 1981. № 6. С. 14—18.

Усольцев В. А. О точности регрессионной оценки фитомассы древостоев // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1984. № 9. С. 77—83.

Усольцев В. А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск: Изд-во Красноярск. ун-та 1985 а.

Усольцев В. А. Принципы полифакториальной оценки биопродуктивности древостоев. Красноярск: ИЛ и Д СО АН СССР, 1985 б.

Усольцев В. А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука, 1988.

Усольцев В. А. Глобальные экологические программы и базы данных о фитомассе лесов // Лесн. журн. 1993 а. № 4. С. 3—7.

Усольцев В. А. Применение инвариантных взаимосвязей при оценке массы крон деревьев. Екатеринбург: УЛТИ, 1993 б.

Усольцев В. А. Международный лесной мониторинг и базы данных о фитомассе лесов // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1994. С. 42—49.

Усольцев В. А. Международный лесной мониторинг, глобальные экологические программы и базы данных о фитомассе лесов. Екатеринбург: УГЛТА, 1995 а.

Усольцев В. А. Международный лесной мониторинг, глобальные экологические программы и базы данных о фитомассе лесов // Лесн. хоз-во. 1995 б. № 5. С. 33—35.

Усольцев В. А. Исследование структуры и фитомассы лесного полога путем лазерного зондирования. Екатеринбург: УГЛТА, 1996.

Усольцев В. А., Данченко А. М. Вертикальная структура кроны березы повислой // Вестн. с.-х. науки Казахстана, 1981. № 9. С. 81—84.

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Закономерности соотношений надземной и подземной фитомассы в сосняках Кустанайской области // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1984. № 3. С. 73—79.

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Соотношения надземных и подземных фракций фитомассы у сосны Аман-Карагайского бора // Лесовосстановление в Казахстане. Алма-Ата, 1986. С. 191—199.

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Распределение массы ветвей и корней по их толщинам как специфичная характеристика биопродуктивности лесных экосистем // Экология лесов Севера. Сыктывкар, 1989. Т. 2. С. 80—81.

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Распределение массы ветвей и

корней сосны по их толщинам: моделирование и составление таблиц // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1990. С. 50—59.

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Регрессионный анализ вертикально-фракционного распределения массы корней в сосняках Аман-Карагайского бора // Экология. 1994. № 2. С. 21—33.

Усольцев В. А., Крепкий И. С., Нагимов З. Я. и др. Распределение массы ветвей и корней по толщине и вертикальному профилю как специфичная характеристика биопродуктивности лесных экосистем // Проблемы лесоведения и лесной экологии. М., 1990. Ч. 1. С. 246—249.

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.

Усольцев В. А., Нагимов З. Я. Исследование вертикально-фракционного распределения фитомассы древостоев. Свердловск: УЛТИ, 1989.

Усольцев В. А., Нагимов З. Я., Тепикин С. В. Распределение массы ветвей ели по толщинам и вертикальному профилю: моделирование и составление таблиц // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1991. С. 32—41.

Усольцев В. А., Нагимов З. Я., Деменев В. В., Мельникова И. В. Методы и таблицы оценки надземной фитомассы деревьев // Леса Урала и хоз-во в них. Екатеринбург, 1993. Вып. 16. С. 90—110.

Усольцев В. А., Тепикин С. В., Ваганов В. М. Структура надземной фитомассы деревьев в ельниках Среднего Урала // Леса Урала и хоз-во в них. Екатеринбург, 1993. Вып. 16. С. 110—129.

Усольцев В. А., Чернов Н. Н., Кириллова В. В., Тепикин С. В. Регрессионные модели и таблицы древесной зелени деревьев пихты сибирской // Леса Урала и хоз-во в них. Екатеринбург, 1994 а. Вып. 17. С. 128—154.

Усольцев В. А., Мельникова И. В., Нагимов З. Я., Тепикин С. В. Вертикальное возрастное распределение фитомассы кроны сосны обыкновенной // Лесоведение. 1994 б. № 4. С. 19—34.

Усольцев В. А., Мельникова И. В., Тепикин С. В. и др. Биологически обусловленные взаимосвязи для оценки массы крон пяти лесобразующих пород // Лесная таксация и лесоустройство. Красноярск, 1994 в. С. 56—68.

Усольцев В. А., Тепикин С. В., Кириллова В. В. Оценка продуктивности хвои ели и пихты Среднего Урала на основе пайп-модели // Актуальные проблемы лесоведения. Екатеринбург, 1996.

Уткин А. И. Изучение лесных биогеоценозов // Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974. С. 281—317.

Уткин А. И. Предисловие // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986 а. С. 3—4.

Уткин А. И. Вертикально-фракционная структура фитомассы лесов как общая платформа разных научных исследований // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986 б. С. 6—10.

Уткин А. И. Полевой этап в изучении вертикальной структуры фито-

массы древостоев // Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах. М., 1986 в. С. 11—14.

Уткин А. И., Дылис Н. В. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах // Тр. МОИП. Отд. биол. М., 1966. Т. 69, вып. 6. С. 79—91.

Уткин А. И., Рождественский С. Г., Гульбе Я. И., Каплина Н. Ф. Продукционная инвариантность древостоев // Лесоведение. 1988. № 2. С. 12—23.

Ферстер Э., Ренц Б. Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983.

Фимушин Б. С. Изменение текущего прироста сосновых древостоев под воздействием промышленных выбросов // Закономерности роста и производительности древостоев. Каунас, 1985. С. 254—257.

Фимушин Б. С. Зависимость текущего прироста сосновых древостоев от размеров ассимилирующей поверхности в зоне промышленных выбросов на Урале // Мониторинг лесных экосистем. Каунас, 1986. С. 247—248.

Хари П., Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. 74—77.

Четыркин Е. М. Статистические методы прогнозирования. М.: Статистика, 1977.

Яблоков А. С. Культура лиственницы и уход за насаждениями. М.: Гослесбумиздат, 1934.

Якушев Б. И. Электрометрический способ оценки массы подземных органов растений // ДАН БССР. 1972. Т. 16, № 9. С. 848—850.

Albrektson A. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements // Ecol. Bull. 1980. N 32. P. 315—327.

Albrektson A. Sapwood basal area and needle mass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in Central Sweden // Forestry. 1984. Vol. 57, N 1. P. 35—43.

Attiwill P. M. Estimating branch dry weight and leaf area from measurements of branch girth in Eucalyptus // Forest Sci. 1962. Vol. 8, N 2. P. 132—141.

Baldwin V. C. Jr. Is sapwood area a better predictor of loblolly pine crown biomass than bole diameter? // Biomass. 1989. Vol. 20. P. 177—185.

Benčat T. Black locust biomass production in Southern Slovakia. Bratislava: VEDA, 1989.

Blanche C. A., Hodges J. D., Nebeker T. E. A leaf area — sapwood area ratio developed to rate loblolly pine tree vigor // Can. J. For. Res. 1985. Vol. 15. P. 1181—1184.

Blanche C. A., Nebeker T. E., Schmitt J. J., Hodges J. D. Techniques for distinguishing the sapwood-heartwood boundary in living loblolly pine (*Pinus taeda* L.) // Forest Sci. 1984. Vol. 30, N 3. P. 756—760.

Borders B. E. Systems of equations in forest stand modelling // Forest Sci. 1989. Vol. 35, N 2. P. 548—556.

Boyce S. G. The use of bole surface in the estimation of woodland production // Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1975. Vol. 271, N 911. P. 139—148.

Brix H., Mitchell A. K. Thinning and nitrogen fertilization effects on

sapwood development and relationships of foliage quantity to sapwood area and basal area in Douglas-fir // *Can. J. For. Res.* 1983. Vol. 13. P. 384—389.

Brown J. K. Predicting crown weights for 11 Rocky Mountain conifers // Oslo biomass studies. IUFRO. S4.01. Mensuration, growth and yield: Working party on the mensuration of the forest biomass. Orono: Univ. Maine, 1976. P. 103—115.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. 1. Mitteilung: Die Weymouth-föhre // *Mitt. Schweiz. Anstalt Forstl. Versuchswesen.* 1929. Bd 15. S. 243—292.

Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. 13. Mitteilung: Fichten in gleichaltrigen Hochwald // *Ibid.* 1953. Bd 29. S. 38—130.

Busse W. Baumkrone und Schaftzuwachs // *Forstwissenschaftl. Centralblatt.* 1930. Bd 52. S. 310—318.

Cummings W. H. A method for sampling the foliage of a Silver maple tree // *J. Forestry.* 1941. N 39. P. 382—384.

Davidson R. L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover // *Ann. Bot.* 1969. Vol. 33, N 131. P. 561—569.

Dean T. J., Long J. N. Variation in sapwood area — leaf area relations within two stands of lodgepole pine // *Forest Sci.* 1986. Vol. 32, N 3. P. 749—758.

Delrot S., Bonnemain J.-L. Mechanism and control of phloem transport // *Physiol. Vég.* 1985. Vol. 23, N 2. P. 199—220.

Ek A. R. A model for estimating branch weight and branch leaf weight in biomass studies // *Forest Sci.* 1979. Vol. 25, N 2. P. 303—306.

Ericson B. Effect of thinning on the basic density and content of latewood and heartwood in Scots pine and Norway spruce. Sweden. Department of Forest Yield Research; Royal College of Forestry. 1966.

Fiedler F. Die Dendromasse eines hiebsreifen Fichtenbestanden // *Beitr. Forstwirtschaft.* 1986. H. 20, N 4. S. 171—180.

Flury Ph. Untersuchungen über das Verhältniss der Reisigmasse zur Derbh Holzmasse // *Mitt. Schweiz. Centralanstalt Forstl. Versuchswesen.* 1892. Bd 2. S. 25—32.

Forest damage and air pollution. Report of the 1988 forest damage survey in Europe. Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution // Global Environment Monitoring System. Geneva, 1989.

Forslund R. R. A geometrical tree volume model based on the location of the centre of gravity of the bole // *Can. J. For. Res.* 1982. Vol. 12, N 2. P. 215—221.

Gholz H. L. Structure and productivity of *Juniperus occidentalis* in Central Oregon // *Amer. Midland Natur.* 1980. Vol. 103, N 2. P. 251—261.

Gifford R. M., Evans L. T. Photosynthesis, carbon partitioning and yield // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1981. Vol. 32. P. 485—509.

Global BIOME Program. U. S. Environmental Protection Agency. Corvallis, 1990.

Grier C. C., Vogt K. A., Keyes M. L., Edmonds R. L. Biomass distribution and above- and belowground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of Washington Cascades // *Can. J. For. Res.* 1981. Vol. 11, N 1. P. 155—167.

Grier C. C., Waring R. H. Conifer foliage mass related to sapwood area // *Forest Sci.* 1974. Vol. 20, N 3. P. 205—206.

- Haland B., Brække F. H. Distribution of root biomass in lowshrub pine bog // *Scand. J. For. Res.* 1989. Vol. 4, N 3. P. 307—316.
- Harris W. F., Goldstein R. A., Henderson G. S. Analysis of forest biomass pools, annual primary production and turnover of biomass for a mixed deciduous forest watershed // *IUFRO biomass studies* / Ed. H. E. Young. Orono, 1973. P. 41—64.
- Hartig R. Wachstumsuntersuchungen an Fichten // *Forstlich-Naturwissenschaftl. Zeitschrift*. 1896. Bd 5. S. 1—15, 33—45.
- Hoen H. F., Solberg B. Potential and economic efficiency of carbon sequestration in forest biomass through silvicultural management // *Forest Sci.* 1994. Vol. 40, N 3. P. 429—451.
- Horntvedt R. Crown density of spruce trees related to needle biomass // *Forest Ecol. Manage.* 1993. Vol. 59. P. 225—235.
- Huber B. Die physiologische Leistungsfähigkeit des Wasserleitungssystems der Pflanze // *Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1925. Bd 43. S. 410—418.
- Huber B. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen // *Jahrb. Wiss. Bot.* 1928. H. 67. S. 877—959.
- Huxley J. *Problems of relative growth*. L.: Methuen & Co., 1932.
- Innes J. L. Forest condition and air pollution in the United Kingdom // *Forest Ecol. Manage.* 1992. Vol. 51. P. 17—27.
- Innes J. L., Boswell R. C. Reliability, presentation and relationships among data from inventories of forest condition // *Can. J. For. Res.* 1990. Vol. 20. P. 790—799.
- Jaccard P. Eine neue Auffassung über die Ursachen des Dickenwachstums // *Naturwissenschaftl. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft*, 1913. Bd 11. H. 5—6. S. 241—279.
- Jaccard P. Neue Untersuchungen über die Ursachen des Dickenwachstums der Bäume // *Naturwissenschaftl. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft*, 1915. Bd 13. H. 8/9. S. 321—360.
- Jacobs M. W., Cunia T. Use of dummy variables to harmonize tree biomass tables // *Can. J. For. Res.* 1980. Vol. 10, N 4. P. 483—490.
- Jenik J. Root structure and underground biomass in equatorial forests // *Productivity of forest ecosystems: Proceed. Brussels symposium organized by UNESCO and IBP, 27—31 October 1969* / Ed. P. Duvigneaud. Paris. 1971. P. 323—331.
- Kandler O. No relationship between fir decline and air pollution in the Bavarian Forest // *Forest Sci.* 1992. Vol. 38. P. 866—869.
- Kaufmann M. R., Troendle C. A. The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species // *Forest Sci.* 1981. Vol. 27. P. 477—486.
- Kauppi P. E., Mielikäinen K., Kuusela K. Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990 // *Science*. 1992. Vol. 256. P. 70—74.
- Kilikki P., Varmola M. Taper curve models for Scots pine and their applications // *Acta Forestalia Fennica*. 1981, Vol. 174.
- Kinerson R. S., Higginbotham K. O. A quantitative description and simulation of branch wood production relationships in the forest canopy // *IUFRO biomass studies* / Ed. H. E. Young. Orono: Univ. of Maine, 1973. P. 65—76.
- Kittredge J. I. Estimation of amount of foliage of trees and stands // *J. Forestry*. 1944. Vol. 42, N 11. P. 905—912.

- Kovats M. Estimating juvenile tree volumes for provenance and progeny testing // Can. J. For. Res. 1977. Vol. 7, N 2. P. 335—342.
- Kozłowski T. T., Keller T. Food relations of woody plants // Bot. Rev. 1966. Vol. 32. P. 293—382.
- Long J. N., Smith F. W., Scott D. R. M. The role of Douglas-fir stem sapwood and heartwood in the mechanical and physiological support of crowns and development of stem form // Can. J. For. Res. 1981. Vol. 11, N 3. P. 459—464.
- Lönnroth E. Über Stammkubierungsformeln // Acta Forestalia Fennica. 1927. Bd 31.
- Loomis R. M., Phares R. E., Crosby J. S. Estimating foliage and branchwood quantities in shortleaf pine // Forest Sci. 1966. Vol. 12, N 1. P. 30—39.
- Malpighi M. Die Anatomie der Pflanzen. I. und II. Theil. London 1675 und 1679 // Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften. 1901. N. 120. Bearbeitet von M. Möbius.
- Marchand P. J. Sapwood area as an estimator of foliage biomass and projected leaf area for *Abies balsamea* and *Picea rubens* // Can. J. For. Res. 1984. Vol. 14, N 1. P. 85—87.
- Mitchell K. I. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir // Forest Sci. Monographs. 1975. Vol. 17.
- Nilsson S., Schopfhauser W. The carbon-sequestration potential of a global afforestation program // Climatic Change. 1995. Vol. 30. P. 267—293.
- Palumets J. Analysis of phytomass partitioning in Norway spruce. Tartu: Tartu Ülikool. VIII. Scripta Botanica, 1991.
- Perkal J. Determination of the volume of trees // Prace Wrocl. towarz. Nauk. 1953. Vol. 3, N 7.
- Petrini S. En närmeformel för kubering av träd. // Medd. statens Skogsförsöksanstalt. 1928. Bd 24, N 5—7. S. 187—220.
- Pielou E. C. The usefulness of ecological models: a stock-taking // Quart. Rev. Biol. 1981. Vol. 56, N 1. P. 17—31.
- Rogers R., Hinckley T. M. Foliar weight and area related to current sapwood area in oak // Forest Sci. 1979. Vol. 25, N 2. P. 298—303.
- Satoo T. A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in the temperate deciduous forests of Japan // Ecological Studies: Analysis and synthesis. N. Y. etc. 1970. Vol. 1. P. 55—72.
- Satoo T., Senda M. Materials for the studies of growth in stands. 6. Biomass, dry matter production and efficiency of leaves in a young *Cryptomeria* plantation // Bull. Tokyo Univ. Forests. 1966. Vol. 62. P. 117—146.
- Schläpfer R. (ed.). Long-term implications of climate change and air pollution on forest ecosystems. IUFRO World Series. 1993. Vol. 4.
- Shear T. H., Perry T. O. Nondestructive estimation of the needle weight and stem weight of small loblolly pine trees (*Pinus taeda*) // Can. J. For. Res. 1986. Vol. 16, N 2. P. 403—405.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form — the pipe model theory // Jap. J. Ecol. 1964. Vol. 14, N 3. P. 97—105; N 4. P. 133—139.

Snell J. A. K., Brown J. K. Comparison of tree biomass estimators — DBH and sapwood area // *Forest Sci.* 1978. Vol. 24, N 4. P. 455—457.

The notebooks of Leonardo da Vinci. Compiled and edited by J. P. Richter. N. Y.: Dover Publications, 1970. Vol. 1.

Usol'tsev 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. P. 217—245.

Usol'tsev 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.

Usol'tsev V. A., Krepki I. S. Modeling of two-dimensional cumulative profile-thickness root biomass distribution in pine stands of Turgai Lowland // *Advancement in Forest Inventory and Forest Manage. Sci.-Proceed. IUFRO Seoul Conference.* 1993. P. 139—155.

Usol'tsev V. A., Melnikova I. V., Nagimov Z. Ya., Tepikin S. V. Crown biomass estimation based on the biologically conditioned relationships in Scots pine // *Ibid.* 1993. P. 218—226.

Usol'tsev V. A., Vanclay J. K. Stand biomass dynamics of pine plantations and natural forests on dry steppe in Kazakhstan // *Scand. J. For. Res.* 1995. Vol. 10. P. 305—312.

Visser H., Molenaar J. Estimating trends and stochastic response functions in dendroecology with an application to fir decline // *Forest Sci.* 1992. Vol. 38. P. 221—234.

Vyskot M. Root biomass of silver fir (*Abies alba* Mill.) // *Acta Universitatis Agriculturae (Brno), Series C (Facultas silviculturae).* 1973. Vol. 42, N 3—4. P. 215—261.

Vyskot M. Tree story biomass in lowland forests in South Moravia // *Rozpravy Ceskoslovenské Akademie ved. Rada matematických a přírodních věd.* Praha. 1976. Vol. 86, N 10. P. 1—166.

Vyskot M. *Larix decidua* Mill. in biomass // *Rozpravy Ceskoslovenské Akademie ved. Rada matematických a přírodních věd.* Praha. 1982. Vol. 92, N 8. P. 1—163.

Vyskot M. Young Scots pine in biomass // *Rozpravy Ceskoslovenské Akademie ved. Rada matematických a přírodních věd.* Praha. 1983. Vol. 93, N 4. P. 1—148.

Waring R. H. Site, leaf area and phytomass production in trees // *Techn. Pap. Forest. Res. Inst. NZ Forest Serv.* 1980. N 70. P. 125—135.

Waring R. H. Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area // *Advances in ecological research / Ed. A. MacFadyen, E. D. Ford.* N. Y. 1983. Vol. 13. P. 327—354.

Waring R. H., Schroeder P. E., Oren R. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area // *Can. J. For. Res.* 1982. Vol. 12, N 3. P. 556—560.

West P. W., Wells K. F. Estimation of leaf weight of standing trees of *Eucalyptus regnans* // *Can. J. For. Res.* 1990. Vol. 20. P. 1732—1738.

Whitehead D. The estimation of foliage area from sapwood basal area in Scots pine // *Forestry.* 1978. Vol. 51, N 2. P. 137—149.

Whitehead D., Edwards W. R. N., Jarvis P. G. Conducting sapwood area, foliage area and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta* // *Can. J. For. Res.* 1984. Vol. 14. P. 940—947.

Whitehead D., Jarvis P. G. Coniferous forest and plantations // Water deficits and plant growth / Ed. T. T. Kozlowski. N. Y. 1981. Vol. VI. P. 44—152.

Winjum J. K., Dixon R. K., Schroeder P. E. Forest management and carbon storage: an analysis of 12 key forest nations // Water, Air and Soil Pollut. 1993. Vol. 70, N 1—4. P. 239—257.

Yamaoka Y. Measurement of the total transpiration from a forest // Bull. Govern. Forest Exper. Station. 1952. Vol. 54. P. 187—206.

Yamaoka Y. The total transpiration from a forest // Trans. Amer. Geophys. Union. 1958. Vol. 39. P. 266—272.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1
Характеристика пробных площадей, заложённых в насаждениях еловых типов леса (данные С. В. Тешкина)

Тип леса	Число модельных деревьев, шт.	Состав	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Класс бонитета	Сумма площадей семеней, м ² /га	Густота, шт/га	Запас, м ³ /га	Фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га		
										Хвоя	Скелет кроны	Ствол
Восточно-европейская равнинная лесная область, Предуральская предгорная провинция, широколиственно-хвойный лесорастительный округ												
Ельник липняковый	8	7Е2П1Б	47	18,5	19,6	I	43,8	1544	369	18,5	21,9	169,0
Ельник травяно-зелено-мошный	8	10Е	54	21,5	20,4	I	41,7	1304	422	18,5	16,1	183,4
	5	10Е	15	2,3	2,9	III	5,8	14436	14,5	4,9	4,0	11,3
	7	10Е	21	5,0	5,1	III	9,5	4719	2,5	5,7	4,3	12,8
	8	10Е	52	19,7	18,9	II	34,5	1280	317	20,0	18,0	142,0
	7	5Е5Б	65	18,1	18,6	II	33,6	1662	277	11,3	13,0	103,3
	8	8Е2П	70	17,0	20,6	III	32,7	1147	252	16,0	23,1	121,3
	7	7Е2П1Б	70	18,1	19,9	III	30,2	1211	307	24,2	21,1	141,9
	10	7Е1П2Б	78	17,3	14,7	III	33,2	2066	261	13,6	7,1	120,7
	10	9Е1П	80	21,2	20,6	II	32,4	1144	318	11,4	9,9	111,2
	7	6Е3П1Б	90	24,0	23,5	II	33,0	922	371	16,4	24,5	126,7
Ельник травяно-хвощовый	7	9Е1П	120	23,0	30,9	III	32,6	478	348	16,6	29,2	138,0
	5	7Е1П2Б	40	8,8	6,9	IV	20,1	—	83	—	—	—
	10	8Е2Б	54	10,6	11,7	IV	28,0	659	149	2,1	1,4	7,9
	10	8Е1П1Б	67	12,5	13,8	IV	41,6	2725	230	15,0	13,2	97,1
Уральская горно-лесная область, Среднеуральская низкогорная провинция, среднетаежный лесорастительный округ												
Ельник разнотравно-зеленомошный	5	9Е1С	12	3,1	2,5	III	5,7	12000	16	4,6	3,1	7,1
	5	6Е2С2Л	20	2,2	2,0	III	4,1	10023	11	3,4	1,7	5,2
	5	9Е1С	14	5,8	5,3	III	18,7	8433	55	12,4	9,0	24,9
	5	7Е2С1Л	58	16,5	15,4	III	34,8	1696	263	16,4	16,6	125,5
	5	9Е1Б	76	19,4	16,0	III	45,2	2390	399	16,0	14,6	157,1
Ельник зеленомошно-кисличный	5	7Е3П	68	13,6	14,4	IV	29,9	1864	188	12,8	12,6	83,3
	5	9Е1С	79	15,6	15,1	IV	32,4	1760	242	13,3	13,0	120,0
Ельник долгомошно-сфагновый	5	5Е5Б	132	21,0	21,4	IV	39,6	1217	387	20,5	25,2	234,9
	5	7Е3С	90	8,4	7,3	V	31,1	4915	129	10,0	9,8	64,8
	5	6Е3Б1К	110	15,8	14,3	V	41,0	2205	306	15,1	15,5	156,6
	5	8Е2Б	115	12,4	12,7	V	39,4	2463	228	17,5	17,4	117,6
	5	9Е1П	142	8,8	8,1	V	36,8	5422	153	7,8	8,5	93,0
	5	9Е1П	172	17,0	18,5	V	38,3	1608	301	12,5	16,5	136,1

Распределение количества пробных площадей (числитель) и модельных деревьев (знаменатель) по типам леса уральского региона и таксационным показателям

Тип леса	Класс бонитета	Класс возраста								Итого
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII—XV	
<i>Ель</i>										
Ельник липняковый	I	—	—	2/16	—	—	—	—	—	2/16
Ельник травяно-зеленомошный	II	—	—	1/8	2/17	1/7	—	—	—	4/32
Ельник разнотравно-зеленомошный	III	1/5	1/7	—	3/25	—	1/7	—	—	6/44
Ельник высоко-травяно-хвощовый	III	3/15	—	1/5	1/5	—	—	—	—	5/25
Ельник зеленомошно-кисличный	IV	—	1/5	1/10	1/10	—	—	—	—	5/25
Ельник долгомошно-сфагновый	IV	—	—	—	2/10	—	—	1/5	—	3/15
Итого в ельниках	V	—	—	—	—	1/5	2/10	—	2/10	5/25
		4/20	2/12	5/39	9/67	2/12	3/17	1/5	2/10	28/182
<i>Пихта</i>										
Пихтарник травяно-зеленомошный	II—III	—	—	—	2/10	—	—	—	—	2/10
Пихтарник зеленомошно-кисличный	IV—V	—	1/4	2/10	—	—	—	—	—	3/14
Итого в пихтарниках		—	1/4	2/10	2/10	—	—	—	—	5/24
<i>Сосна</i>										
Сосняк разнотравный	I	—	—	1/7	2/12	1/3	—	—	—	4/22
Сосняк ягоdnиковый	II	—	1/3	7/50	1/7	3/17	—	—	1/4	13/81
Сосняк брусничный	III	—	3/21	1/9	—	1/6	2/14	—	—	7/50
	II	—	—	1/5	—	—	—	—	—	1/5
	III	—	1/4	5/29	2/11	2/5	—	—	—	10/49
	IV	—	1/4	3/13	1/7	1/6	—	—	—	6/30
Сосняк болотный	V	—	—	—	1/6	1/4	—	—	1/3	3/13
Итого в сосняках		—	6/32	18/113	7/43	9/41	2/14	—	2/7	44/250
<i>Береза</i>										
Березняк разнотравный	I	—	1/12	—	—	—	2/20	—	—	3/32
Березняки травяно-и злаковый	II—III	2/14	1/7	2/18	4/32	4/40	3/23	1/7	—	17/141
Березняк осоково-хвощовый	IV—V	—	1/10	1/14	—	—	—	—	—	2/24
Итого в березняках		2/14	3/29	3/32	4/32	4/40	5/43	1/7	—	22/197

Характеристика пробных площадей, заложенных в насаждениях сосновых типов леса Среднего Урала

Возраст, лет	Состав	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Класс бонитета	Густота, шт/га	Сумма площадей сечений, м ² /га	Запас, м ³ /га	Фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га		
								Хвоя	Скелет кроны	Ствол

Южная тайга (данные В. В. Деменева и И. В. Мельниковой)

Сосняк разнотравный

50	5С4Б1Лц	16,0	12,4	I	3480	32,7	269	7,7	9,0	104
75	9С1Б	22,6	22,8	I	1132	41,8	385	3,3	15,9	143
79	9С1Б	25,1	24,2	I	956	39,8	434	4,5	13,3	168
83	8С2Б	24,0	28,8	I	825	44,0	473	8,0	26,5	207

Сосняк ягодниковый

25	9С1Б	6,3	4,9	III	13 944	26,6	117	5,7	11,3	45
27	9С1Б	8,2	5,9	III	8140	21,5	132	3,9	4,5	42
31	10С	9,3	6,9	III	10 200	36,6	205	6,2	9,2	71
41	8С2Б	12,5	8,9	III	5754	31,8	222	5,4	9,9	88
45	10С	12,1	8,3	III	6200	33,8	249	5,3	8,8	9,5
46	7С3Б	14,0	10,6	II	4422	41,5	324	7,4	13,9	133
50	8С2Б	16,7	11,8	II	3695	34,5	313	3,35	12,2	127
52	7С3Б	15,7	12,6	II	2600	31,6	294	5,0	11,0	105
52	7С3Б	15,0	11,1	II	3518	34,0	253	4,5	8,3	111
77	9С1Б	22,1	18,7	II	1422	37,6	370	6,7	17,7	156
82	9С1Лц	22,2	23,2	II	920	38,9	390	4,25	13,7	148
82	9С1Б	23,5	24,3	II	706	31,8	353	4,9	10,2	140
94	10С	20,6	21,3	III	1188	42,3	416	3,6	11,5	166
106	10С	24,0	28,3	III	637	38,0	414	5,8	20,5	158
115	9С1Б	24,6	28,5	III	616	34,8	381	3,6	10,5	149
202	10С	28,7	38,8	II	184	22,3	288	—	—	—

Сосняк-брусничник

37	8С2Б	9,5	5,4	III	8350	22,0	113	4,5	3,7	50
38	10С	7,2	4,6	IV	11 304	23,5	101	4,5	4,7	39
43	9С1Б	12,2	10,8	III	3592	24,6	159	5,7	11,6	66
44	10С	8,3	6,0	IV	8933	25,6	121	7,0	6,6	60
50	9С1Б	14,2	9,3	III	6250	43,4	304	7,3	8,8	134
55	9С1Б	13,2	7,7	III	7500	33,9	228	—	—	—
70	9С1Б	16,8	15,4	III	1859	39,2	262	4,3	10,3	104
71	10С	15,0	21,5	IV	556	20,2	188	—	—	—
83	10С	20,7	19,6	III	1204	36,6	356	3,4	10,4	137
85	10С	17,4	16,3	IV	2000	43,3	345	4,8	10,0	109

Возраст, лет	Состав	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Класс бонитета	Плотность, шт/га	Сумма площадей сечений, м ² /га	Запас, м ³ /га	Фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га		
								Хвоя	Скелет кроны	Ствол

Сосняк осоково-болотный

79	10С	12,3	9,6	V	3823	35,1	248	3,7	7,9	82
82	9С1Б	12,2	12,2	V	2183	27,6	234	5,5	11,9	82
199	7С3В	14,2	22,1	V	971	29,6	268	—	—	—

Средняя тайга (данные З. Я. Нагимова)

Сосняк ягодниковый

33	10С	11,1	7,1	II	9053	35,7	221	8,5	8,6	94
56	8С2Лц	16,5	13,5	II	2516	34,4	295	4,9	8,6	114
56	9С1Б	15,6	12,6	II	3543	35,6	328	7,5	10,4	124
62	10С	15,8	14,5	III	2577	40,2	361	6,1	14,2	143
90	9С1Лц	23,7	23,7	II	926	38,2	409	6,3	14,0	150

Сосняк-брусничник

47	7С3Лц	15,7	13,7	II	2234	27,9	229	4,5	6,7	90
51	9С1Лц	14,3	10,4	III	4841	37,6	311	7,5	9,4	123
53	8С1Б1Ос	11,5	6,7	IV	8900	32,6	227	6,0	7,1	84
60	9С1Б	15,2	9,8	III	4875	34,3	289	5,5	6,9	114
88	9С1Б	21,5	19,3	III	1615	42,8	469	7,0	12,6	176
95	9С1Лц	21,9	20,3	III	1268	37,5	396	6,3	12,1	150

Приложение 4
Характеристика пробных площадей, заложенных в насаждениях березовых типов леса Среднего и Южного Урала

Тип леса	Состав	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Класс бонитета	Густота, шт/га	Сумма площадей сечений, м ² /га	Запас, м ³ /га	Фитомасса в абсолютно сухом состоянии, т/га		
									Листья	Скелет кроны	Ствол
<i>Зaurальская холмисто-предгорная провинция, южная тайга (данные А. А. Савьяникова и В. В. Кирилловой)</i>											
Березняк разнотравный	10Б	13	6,9	4,2	I	11 100	15,7	66	2,2	9,5	31,4
	10Б	50	23,0	19,7	I	1191	36,2	343	2,7	15,4	180
Березняк травяной	10Б	53	21,5	16,3	I	1060	22,1	220	1,8	9,4	107
	9Б10с	5	2,6	1,1	III	26 136	2,6	7,1	1,0	0,72	5,2
	10Б	5	3,6	2,4	III	7167	3,3	9,8	1,36	1,65	4,9
	10Б	30	16,3	12,3	III	2076	24,8	183	1,99	14,4	96
	10Б	47	23,2	18,6	II	1070	29,2	351	2,33	13,1	155
	10Б	47	21,7	16,6	II	1414	30,4	306	1,86	18,5	173
Березняк хвощово-папоротниковый	10Б	11	4,3	2,1	IV	13 374	4,5	12,8	1,40	1,45	6,2
	9Б1Ив	28	7,4	5,7	V	5342	13,5	71,9	1,6	4,43	33,9
<i>Южноуральская провинция горных южнотаежных и смешанных лесов (данные В. М. Ваганова)</i>											
Березняк злаковый	8Б1С10с	39	13,6	11,6	II	1890	20,1	124	4,3	15,4	74,5
	10Б	44	20,7	14,3	II	1282	20,7	212	3,4	10,0	101
Березняк травяной	10Б	52	16,7	13,6	III	1973	28,7	254	3,6	7,8	126
	10Б	18	9,9	5,5	III	6534	15,4	85,3	3,11	4,43	39,7
	10Б	23	10,3	6,3	III	4737	14,9	83,4	2,89	7,9	37,5
	9Б1Лп	34	16,2	13,8	III	1532	23,0	161	5,22	14,9	96
	5Б50с	36	16,2	15,0	III	1018	136	136	4,32	20,5	88
	8Б20с	38	15,8	14,0	II	899	13,7	101	3,12	7,9	60,6
	9Б1С	44	22,4	14,9	III	1682	29,1	344	4,91	20,1	120
	9Б1Е	55	18,8	14,7	II	1415	23,9	215	4,41	18,8	120
8Б1С1Лп	63	22,5	22,0	II	775	29,5	295	5,86	23,9	168	

Масса корней в абсолютно сухом состоянии (г) по градамциям толщины и глубине слоя почвогрунта в сосняках Аман-Карагайского бора
(данные И. С. Крепкого)

Глубина слоя почвогрунта, см	Градации толщины корней, мм					Ветощь	Всего
	> 10	5—10	2—5	1—2	< 1		
<i>Естественные сосняки на дерново-боровых почвах</i>							
П. п. 7, модель 1							
0—50	146,20	21,49	25,12	26,42	876,32	—	1095,55
50—100	1,16	9,87	8,57	6,97	111,64	—	138,21
100—150	—	4,35	7,69	5,81	56,33	—	74,18
150—200	—	—	1,45	1,74	91,32	—	94,51
200—250	—	—	—	0,15	46,46	—	46,61
250—260	—	—	—	—	2,76	—	2,76
Итого	147,36	35,71	42,83	41,09	1184,83	—	1451,82
П. п. 7, модель 2							
0—50	82,23	12,09	14,13	14,86	492,90	—	616,21
50—100	0,65	5,55	4,82	3,92	62,80	—	77,74
100—150	—	2,45	4,33	3,27	31,68	—	41,73
150—200	—	—	0,82	0,98	51,36	—	53,16
200—250	—	—	—	0,08	26,13	—	26,11
250—260	—	—	—	—	1,55	—	1,55
Итого	82,88	20,09	24,10	23,11	666,42	—	816,60
П. п. 7, модель 3							
0—50	59,66	8,77	10,25	10,78	357,63	—	447,09
50—100	0,47	4,03	3,50	2,84	45,56	—	56,40
100—150	—	1,78	3,14	2,37	22,99	—	30,28
150—200	—	—	0,60	0,71	37,27	—	38,58
200—250	—	—	—	0,06	18,96	—	19,02
250—260	—	—	—	—	1,13	—	1,13
Итого	60,13	14,58	17,49	16,76	483,54	—	592,50
П. п. 7, модель 4							
0—50	95,13	13,98	16,34	17,19	570,24	—	712,88
50—100	0,76	6,42	5,58	4,53	72,66	—	89,95
100—150	—	2,83	5,01	3,78	36,65	—	48,27
150—200	—	—	0,94	1,13	59,43	—	61,50
200—250	—	—	—	0,09	30,23	—	30,32
250—260	—	—	—	—	1,79	—	1,79
Итого	95,89	23,23	27,87	26,72	771,00	—	944,71
П. п. 44, модель 1							
0—50	260,84	31,58	34,51	13,15	588,36	—	928,44
50—100	—	4,79	13,27	3,95	65,83	—	87,84
100—150	—	0,43	9,44	3,59	41,92	—	55,38
150—200	—	—	3,78	1,27	22,98	—	28,03
200—250	—	—	1,00	0,83	16,75	—	18,58
250—300	—	—	0,67	1,39	30,71	—	32,77
300—350	—	—	0,40	2,22	60,17	—	62,79
350—400	—	—	—	0,66	39,77	—	40,43

Глубина слоя почвогрунта, см	Градации толщины корней, мм					Ветошь	Всего
	> 10	5—10	2—5	1—2	< 1		
400—450	—	—	—	0,08	24,18	—	24,26
450—460	—	—	—	—	0,06	—	0,06
Итого	260,84	36,80	63,07	27,14	890,73	—	1278,58

П. п. 44, модель 2

0—50	242,60	29,38	32,11	12,23	547,22	—	863,54
50—100	—	4,45	12,35	3,68	61,22	—	81,70
100—150	—	0,40	8,77	3,35	38,99	—	51,51
150—200	—	—	3,52	1,20	21,37	—	26,09
200—250	—	—	0,93	0,77	15,59	—	17,29
250—300	—	—	0,61	1,31	28,57	—	30,49
300—350	—	—	0,37	2,05	55,96	—	58,38
350—400	—	—	—	0,61	36,98	—	37,59
400—450	—	—	—	0,07	22,49	—	22,56
450—460	—	—	—	—	0,06	—	0,06
Итого	242,60	34,23	58,66	25,27	828,45	—	1189,21

П. п. 44, модель 3

0—50	109,39	13,26	14,48	5,52	246,79	—	389,44
50—100	—	2,00	5,56	1,66	27,61	—	36,83
100—150	—	0,18	3,97	1,52	17,58	—	23,25
150—200	—	—	1,58	0,55	9,64	—	11,77
200—250	—	—	0,42	0,34	7,02	—	7,78
250—300	—	—	0,28	0,59	12,88	—	13,75
300—350	—	—	0,18	0,92	25,23	—	26,33
350—400	—	—	—	0,28	16,67	—	16,95
400—450	—	—	—	0,04	10,15	—	10,19
450—460	—	—	—	—	0,02	—	0,02
Итого	109,39	15,44	26,47	11,42	373,59	—	536,31

П. п. 44, модель 4

0—50	107,03	12,97	14,17	5,40	241,42	—	389,99
50—100	—	1,97	5,44	1,62	27,02	—	36,05
100—150	—	0,17	3,87	1,48	17,20	—	22,72
150—200	—	—	1,55	0,51	9,43	—	11,49
200—250	—	—	0,41	0,33	6,87	—	7,61
250—300	—	—	0,27	0,57	12,60	—	13,44
300—350	—	—	0,17	0,92	24,69	—	25,78
350—400	—	—	—	0,27	16,33	—	16,60
400—450	—	—	—	0,03	9,92	—	9,95
450—460	—	—	—	—	0,02	—	0,02
Итого	107,03	15,11	25,88	11,13	265,50	—	524,65

П. п. 44, модель 5

0—50	40,43	4,89	5,35	2,03	91,21	—	143,91
50—100	—	0,74	2,07	0,61	10,21	—	13,63
100—150	—	0,07	1,46	0,56	6,49	—	8,58
150—200	—	—	0,59	0,20	3,56	—	4,35
200—250	—	—	0,15	0,14	2,59	—	2,88
250—300	—	—	0,11	0,22	4,75	—	5,08
300—350	—	—	0,06	0,35	9,33	—	9,74

Глубина слоя почвогрунта, см	Градации толщины корней, мм					Ветость	Всего
	> 10	5—10	2—5	1—2	≤ 1		
350—400	—	—	—	0,11	6,17	—	6,28
400—450	—	—	—	0,02	3,75	—	3,77
450—460	—	—	—	—	0,01	—	0,01
Итого	40,43	5,70	9,79	4,24	138,07	—	198,23
II. п. 44, модель 6							
0—50	18,23	2,20	2,41	0,91	41,13	—	64,88
50—100	—	0,34	0,93	0,27	4,60	—	6,14
100—150	—	0,03	0,66	0,24	2,93	—	3,86
150—200	—	—	0,26	0,08	1,61	—	1,95
200—250	—	—	0,06	0,06	1,16	—	1,28
250—300	—	—	0,04	0,11	2,14	—	2,29
300—350	—	—	0,03	0,16	4,22	—	4,41
350—400	—	—	—	0,05	2,78	—	2,83
400—450	—	—	—	—	1,68	—	1,68
Итого	18,23	2,57	4,39	1,88	62,25	—	89,32
II. п. 44, модель 7							
0—50	14,28	1,73	1,87	0,72	32,19	—	50,79
50—100	—	0,27	0,73	0,21	3,60	—	4,81
100—150	—	0,02	0,51	0,20	2,30	—	3,03
150—200	—	—	0,20	0,07	1,26	—	1,53
200—250	—	—	0,06	0,06	0,91	—	1,03
250—300	—	—	0,04	0,07	1,68	—	1,79
300—350	—	—	0,02	0,12	3,29	—	3,43
350—400	—	—	—	0,05	2,18	—	2,23
400—450	—	—	—	—	1,33	—	1,33
Итого	14,28	2,02	3,43	1,50	48,74	—	69,97
II. п. 33, модель 1							
0—50	1751,01	161,14	193,00	56,15	2385,15	133,57	4680,08
50—100	218,45	13,96	30,36	11,64	542,15	19,10	835,70
100—150	55,33	12,46	27,48	8,92	276,97	13,68	394,77
150—200	14,01	41,66	34,11	6,71	244,17	23,33	364,01
200—250	—	38,62	36,88	15,41	150,40	17,44	258,74
250—300	—	23,08	38,34	4,04	121,78	21,17	208,43
300—350	—	16,03	56,90	14,30	408,00	11,83	507,09
350—400	—	—	8,90	4,28	277,92	2,76	293,87
400—450	—	—	2,27	6,10	93,62	0,52	102,51
450—500	—	—	2,36	5,04	125,20	—	132,59
500—530	—	—	0,70	0,46	17,28	—	18,44
Итого	2038,80	306,95	431,30	133,05	4642,64	243,40	7796,23
II. п. 33, модель 2							
0—50	63,56	5,26	7,02	2,04	86,57	4,84	169,89
50—100	7,95	0,51	1,10	0,42	19,67	0,68	30,33
100—150	2,01	0,45	0,99	0,31	10,05	0,51	14,32
150—200	0,51	1,50	1,24	0,25	8,86	0,85	13,21
200—250	—	1,42	1,33	0,56	5,46	0,62	9,39
250—300	—	0,85	1,39	0,14	4,41	0,76	7,55

Глубина слоя почвогрунта, см	Градиция толщины корней, мм					Ветошь	Всего
	> 10	5—10	2—5	1—2	< 1		
300—350	—	0,59	2,07	0,51	14,80	0,42	18,39
350—400	—	—	0,31	0,17	10,10	0,11	10,69
400—450	—	—	0,09	0,23	3,40	0,03	3,75
450—500	—	—	0,09	0,14	4,13	—	4,36
500—530	—	—	0,03	0,03	1,05	—	1,11
Итого	74,03	10,58	15,66	4,80	168,50	8,82	282,99

П. п. 33, модель 3

0—50	25,42	2,34	2,81	0,81	34,62	1,94	67,94
50—100	3,18	0,20	0,44	0,17	7,87	0,27	12,13
100—150	0,80	0,18	0,40	0,13	4,02	0,20	5,73
150—200	0,20	0,60	0,50	0,10	3,54	0,34	5,28
200—250	—	0,57	0,53	0,23	2,18	0,25	3,76
250—300	—	0,34	0,55	0,06	1,76	0,31	3,02
300—350	—	0,24	0,83	0,20	5,92	0,17	7,36
350—400	—	—	0,13	0,07	4,04	0,05	4,29
400—450	—	—	0,03	0,10	1,36	0,01	1,50
450—500	—	—	0,03	0,06	1,65	—	1,74
500—530	—	—	0,01	0,01	0,42	—	0,44
Итого	29,60	4,47	6,26	1,94	67,38	3,54	113,19

П. п. 33, модель 4

0—50	38,13	3,51	4,21	1,22	51,93	2,90	101,90
50—100	4,77	0,31	0,66	0,25	11,80	0,41	18,20
100—150	1,21	0,27	0,59	0,19	6,03	0,31	8,60
150—200	0,31	0,90	0,75	0,15	5,31	0,51	7,93
200—250	—	0,85	0,80	0,34	3,28	0,37	5,64
250—300	—	0,51	0,83	0,08	2,65	0,46	4,53
300—350	—	0,36	1,24	0,31	8,88	0,25	11,04
350—400	—	—	0,19	0,10	6,06	0,07	6,42
400—450	—	—	0,05	0,14	2,04	0,02	2,25
450—500	—	—	0,05	0,08	2,48	—	2,61
500—530	—	—	0,02	0,02	0,63	—	0,67
Итого	44,42	6,71	9,39	2,88	101,09	5,30	169,79

П. п. 33, модель 5

0—50	877,08	80,71	96,68	28,13	1194,80	66,91	2344,41
50—100	109,47	6,99	15,20	5,83	271,57	9,56	418,62
100—150	27,70	6,24	13,76	4,46	138,73	6,84	197,73
150—200	7,03	20,87	17,09	3,37	122,30	11,69	182,35
200—250	—	19,34	18,47	7,70	75,32	8,73	129,56
250—300	—	11,55	19,21	2,02	60,99	10,60	104,37
300—350	—	8,04	28,50	7,16	204,37	5,93	254,00
350—400	—	—	4,47	2,13	139,20	1,38	147,18
400—450	—	—	1,14	3,05	46,91	0,26	51,36
450—500	—	—	1,03	2,29	56,92	—	60,24
500—530	—	—	0,49	0,48	14,45	—	15,42
Итого	1021,28	153,74	216,04	66,62	2325,56	121,90	3905,14

Глубина слоя почвогрунта, см	Градиция толщины корней, мм					Ветвиль	Всего
	>10	5-10	2-5	1-2	<1		

П. п. 33, модель 6

0—50	422,67	38,95	46,67	13,55	576,66	32,18	1129,68
50—100	52,88	3,39	7,34	2,82	130,79	4,52	201,74
100—150	13,36	3,01	6,59	2,07	66,81	3,39	95,23
150—200	3,39	9,97	8,28	1,69	58,90	5,65	87,88
200—250	—	9,41	8,84	3,76	36,32	4,14	62,47
250—300	—	5,65	9,22	0,94	29,36	5,08	50,25
300—350	—	3,95	13,74	3,39	98,42	2,82	122,32
350—400	—	—	2,07	1,13	67,18	0,75	71,13
400—450	—	—	0,56	1,51	22,58	0,19	24,84
450—500	—	—	0,56	0,94	27,48	—	28,98
500—530	—	—	0,19	0,19	6,96	—	7,34
Итого	492,3	74,33	104,06	31,99	1120,46	58,72	1881,86

Естественный сосняк на темно-каштановой почве

П. п. 55, модель 4

0—50	5072,87	590,84	441,16	377,04	14383,64	913,32	21778,87
50—100	450,25	262,44	217,60	167,08	3100,64	217,66	4415,67
100—150	81,02	288,75	282,68	213,12	1517,04	272,14	2654,75
150—200	42,00	212,82	304,16	156,28	1767,74	430,92	2913,92
200—250	—	13,88	110,68	40,83	1314,72	157,30	1637,41
250—290	—	—	4,56	11,76	248,88	31,20	296,40
Итого	5646,14	1368,73	1360,84	966,11	22323,66	2022,54	33697,02

Культуры сосны на темно-каштановых почвах

П. п. 37, модель 1

0—50	342,91	45,02	55,88	31,17	1092,21	—	1567,19
50—100	4,29	5,62	25,34	17,92	251,77	—	304,94
100—150	—	2,03	18,54	11,99	296,90	—	329,46
150—200	—	—	10,76	7,38	83,21	—	101,35
200—250	—	—	6,19	4,02	58,70	—	68,91
250—270	—	—	0,32	0,65	8,27	—	9,24
Итого	347,20	52,67	117,03	73,13	1791,06	—	2381,09

П. п. 37, модель 2

0—50	334,80	43,94	54,57	30,44	1066,32	—	1530,07
50—100	4,19	5,51	24,74	17,50	245,77	—	297,71
100—150	—	1,98	18,10	11,71	289,85	—	321,64
150—200	—	—	10,51	7,18	81,22	—	98,93
200—250	—	—	6,03	3,93	57,30	—	67,26
250—270	—	—	0,31	0,64	8,07	—	9,02
Итого	338,99	51,43	114,26	71,42	1748,53	—	2324,63

П. п. 8, модель 1

0—50	890,94	121,76	157,78	114,63	2617,48	—	3902,59
50—100	—	6,13	32,02	33,59	719,68	—	791,42
100—150	—	9,78	18,07	35,15	380,34	—	443,34

Глубина слоя почвогрунта, см	Градиция толщины корней, мм					Ветошь	Всего
	> 10	5—10	2—5	1—2	< 1		
150—200	—	4,63	9,94	32,89	126,72	—	174,18
200—250	—	3,40	9,79	45,72	90,32	—	149,23
250—300	—	—	9,07	14,84	95,45	—	119,36
300—350	—	—	3,96	8,48	41,39	—	53,83
350—400	—	—	0,19	1,17	3,56	—	4,92
Итого	890,94	145,70	240,82	276,47	4074,94	—	5638,87

П. п. 9, модель 1

0—50	2276,87	250,66	277,54	201,66	7544,14	—	10550,87
50—100	—	40,33	63,35	87,92	1196,50	—	1388,10
100—150	—	19,19	46,09	63,80	524,77	—	653,85
150—200	—	—	0,57	0,51	44,75	—	45,83
Итого	2276,87	310,18	387,55	353,89	9310,16	—	12638,65

П. п. 13, модель 1

0—50	5363,44	342,24	277,09	252,47	2761,78	—	8997,02
50—100	696,39	188,46	99,14	106,95	687,83	—	1778,77
100—150	7,10	215,85	200,64	157,23	763,61	—	1343,43
150—200	—	55,48	146,27	151,45	955,95	—	1309,15
200—250	—	9,51	76,40	78,21	394,98	—	559,10
250—300	—	0,84	54,20	70,46	452,38	—	577,88
300—350	—	2,42	3,21	63,59	422,18	—	491,40
350—400	—	—	0,27	45,73	369,36	—	415,36
400—420	—	—	—	4,31	86,02	—	90,33
Итого	6066,93	814,80	857,22	930,40	6893,09	—	15562,44

П. п. 25, модель 1

0—50	1507,39	214,44	169,80	91,63	4546,92	312,98	6843,16
50—100	256,41	49,31	47,85	43,45	885,73	53,34	1336,09
100—150	148,49	40,00	49,61	15,06	624,68	32,82	910,66
150—200	103,77	43,41	58,64	10,46	245,87	23,85	486,00
200—250	13,99	66,23	56,05	10,75	390,65	30,93	568,60
250—300	2,20	34,32	111,67	33,11	859,43	37,64	1078,37
300—350	—	0,20	20,53	19,44	534,45	21,55	596,17
350—380	—	—	—	—	96,97	—	96,97
Итого	2032,25	447,91	514,15	223,90	8184,70	513,11	11916,02

П. п. 30, модель 1

0—50	1499,68	171,86	177,94	80,80	2865,21	219,35	5015,84
50—100	149,61	57,03	72,61	40,27	740,77	31,84	1092,13
100—150	32,48	16,22	32,84	16,63	544,07	25,00	667,24
150—200	27,86	6,31	33,70	16,48	278,19	14,05	376,59
200—250	3,50	18,62	10,23	8,31	155,39	7,69	203,74
250—300	2,85	14,32	21,80	9,79	197,78	5,44	251,98
300—350	—	1,10	18,20	8,69	192,06	4,10	224,15
350—400	—	—	14,18	4,87	109,27	—	128,32
400—450	—	—	8,08	4,52	109,85	—	122,45
450—500	—	—	6,63	3,62	67,61	—	77,85
500—530	—	—	2,14	1,36	46,14	—	49,64
Итого	1719,98	285,46	398,35	195,33	5306,34	307,47	8208,93

Глубина слоя почвогрунта, см	Градация толщины корней, мм					Ветошь	Всего
	>10	5—10	2—5	1—2	<1		

Культуры на дерново-боровых почвах

П. п. 65, модель 8

0—50	182,30	22,81	61,89	52,11	901,18	—	1220,29
50—100	—	0,36	41,47	32,67	445,76	—	520,26
100—150	—	—	0,67	1,44	129,11	—	131,22
150—170	—	—	—	—	24,22	—	24,22
Итого	182,30	23,17	104,03	86,22	1500,27	—	1895,99

П. п. 65, модель 9

0—50	49,40	6,17	16,76	14,10	243,85	—	330,28
50—100	—	0,10	11,22	8,84	120,64	—	140,80
100—150	—	—	0,18	0,39	34,93	—	35,44
150—170	—	—	—	—	6,56	—	6,56
Итого	49,40	6,27	28,16	23,33	405,98	—	513,14

Фактические данные пробных площадей и модельных деревьев, распределение массы

№ п.п.	№ модельного дерева	Возраст дровостоя, лет	Класс бонитета	Диаметр ствола на высоте 1,3 м, см	Диаметр ствола у корневой шейки, см	Высота дерева, м
--------	---------------------	------------------------	----------------	------------------------------------	-------------------------------------	------------------

Естественные сосняки на

7	1	20	IV	3,55	4,63	3,6
7	2	20	IV	3,07	3,66	3,0
7	3	20	IV	2,35	3,71	3,1
7	4	20	IV	3,15	4,70	2,75
44	1	22	III	4,96	6,40	5,81
44	2	22	III	5,02	5,88	6,72
44	3	22	III	3,03	4,22	6,20
44	4	22	III	2,59	4,00	5,72
44	5	22	III	2,07	3,14	4,31
44	6	22	III	1,25	2,20	3,53
44	7	22	III	1,19	2,04	3,10
33	1	42	IV	8,0	10,35	12,0
33	2	42	IV	2,98	4,08	6,42
33	3	42	IV	2,34	2,93	5,69
33	4	42	IV	2,02	3,31	4,28
33	5	42	IV	7,56	10,6	10,9
33	6	42	IV	5,51	6,85	10,4

Естественный сосняк на

55	4	55	I	15,50	20,6	15,0
----	---	----	---	-------	------	------

Культуры сосны на темно-

37	1	15	III	4,54	7,52	4,74
37	2	15	III	4,36	6,43	4,50
8	1	22	II	7,95	9,45	8,2
9	1	22	Ia	10,5	14,0	9,1
13	1	23	I	11,9	15,6	10,5
25	1	24	Ia	9,0	12,0	10,4
30	1	26	I	8,36	10,9	9,8

Культуры сосны на

65	8	8	II	3,03	5,35	2,53
65	9	8	II	2,11	3,53	2,52

Фитомасса в абсолютно сухом состоянии, кг				Глубина проникновения корней, м
Наземная часть		Корни		
Всего	Хвоя	Всего	Тонкие (< 1 мм)	

дерново-боровых почвах

1,480	0,221	1,45	1,18	2,6
1,140	0,370	0,82	0,67	2,6
0,558	0,054	0,59	0,48	2,6
0,942	0,157	0,95	0,77	2,6
2,956	0,425	1,279	0,891	4,6
2,212	0,415	1,189	0,828	4,6
1,597	0,167	0,536	0,374	4,6
1,074	0,103	0,525	0,366	4,5
0,560	0,063	0,198	0,138	4,5
0,224	0,010	0,089	0,062	4,0
0,167	0,029	0,070	0,049	4,0
13,60	0,569	7,80	4,65	5,3
—	—	0,283	0,168	5,3
—	—	0,113	0,067	5,3
—	—	0,170	0,101	5,3
10,90	0,470	3,90	2,33	5,3
—	—	1,882	1,120	5,3

темно-каштановой почве

58,20	2,67	33,70	22,33	2,9
-------	------	-------	-------	-----

каштановых почвах

2,78	0,580	2,38	1,79	2,7
—	—	2,32	1,75	2,7
10,40	1,41	5,64	4,07	4,0
15,50	2,37	12,64	9,31	2,2
17,20	2,16	15,56	6,89	4,2
16,80	1,82	10,39	8,18	3,8
11,30	0,676	8,21	5,31	5,3

дерново-боровых почвах

1,445	0,546	1,90	1,50	1,7
0,620	0,260	0,513	0,406	1,7

Характеристика почвенно-грунтовых условий по результатам раскопки корневых систем модельных деревьев, фитомасса которых приведена в приложениях 5 и 6 (данные И. С. Крепкого)

№ п.п.	Уровень грунтовых вод, м	Глубина проникновения стержневого корня, м	Глубина залегания слоя, см			
			песка	супеси	суглинка	глины

Естественные сосняки на дерново-боровых почвах

7	2,7	2,6	0—155, 170—200	156—169	—	—
44	6,4	4,6	3—190	190—540	540—560	—
33	>8,2*	5,3	1—300	420—820	300—420	—

Естественный сосняк на темно-каштановых почвах

55	3,8	2,9	4—30, 90—280	30—90, 280—360	360—420	—
----	-----	-----	-----------------	-------------------	---------	---

Культуры сосны на темно-каштановых почвах

37**	>8,8*	2,7	2—140, 160—300	300—650	150—160	140—150
8	4,5	4,0	106—400	2—106	—	—
9	2,6	2,2	2—40	40—200	—	—
13	4,4	4,2	2—150	150—440	—	—
25	3,9	3,8	4—320	—	320—420	—
30	7,1	5,3	2—250	250—270, 320—720	270—320	—

Культуры сосны на дерново-боровых почвах

65	2,1	1,7	1—200	—	—	—
----	-----	-----	-------	---	---	---

* Максимальная глубина, которой смогли достичь почвенным буром.

** Культуры сосны на пробе 37 обречены на гибель, поскольку грунтовые воды недосыгаемы для корней, а глинистый 10-сантиметровый прослой на глубине 140—150 см недостаточен для задержания поверхностной влаги и обеспечения ею культур.

Зависимость массы хвои (числитель) и скелета ветвей I порядка у ели (знаменатель) в абсолютно сухом состоянии (г) от диаметра ветви у ее основания, длины ветви и диаметра ствола на высоте груди

d_0 , мм	Длина ветви, см								
	20	40	60	80	100	120	140	160	180
$D_{1,3} = 12 \text{ см}$									
4	$\frac{5}{1}$	$\frac{9}{3}$	—	—	—	—	—	—	—
8	$\frac{12}{3}$	$\frac{18}{6}$	$\frac{22}{10}$	$\frac{24}{15}$	—	—	—	—	—
12	—	—	$\frac{46}{22}$	$\frac{46}{29}$	$\frac{46}{37}$	—	—	—	—
16	—	—	$\frac{94}{43}$	$\frac{88}{54}$	$\frac{82}{64}$	$\frac{76}{75}$	—	—	—
20	—	—	—	$\frac{163}{95}$	$\frac{144}{109}$	$\frac{127}{121}$	$\frac{112}{133}$	—	—
24	—	—	—	$\frac{290}{160}$	$\frac{244}{176}$	$\frac{208}{190}$	$\frac{177}{202}$	$\frac{151}{214}$	—
28	—	—	—	—	$\frac{401}{273}$	$\frac{331}{287}$	$\frac{275}{299}$	$\frac{229}{310}$	$\frac{189}{319}$
$D_{1,3} = 20 \text{ см}$									
4	$\frac{5}{1}$	$\frac{10}{3}$	—	—	—	—	—	—	—
8	$\frac{14}{3}$	$\frac{21}{7}$	$\frac{26}{11}$	$\frac{29}{16}$	—	—	—	—	—
12	—	—	$\frac{54}{23}$	$\frac{55}{31}$	$\frac{55}{39}$	—	—	—	—
16	—	—	$\frac{111}{46}$	$\frac{105}{58}$	$\frac{99}{69}$	$\frac{92}{80}$	—	—	—
20	—	—	—	$\frac{193}{102}$	$\frac{172}{117}$	$\frac{154}{130}$	$\frac{137}{142}$	—	—
24	—	—	—	$\frac{342}{172}$	$\frac{292}{189}$	$\frac{251}{204}$	$\frac{217}{217}$	$\frac{187}{229}$	—
28	—	—	—	—	$\frac{478}{294}$	$\frac{399}{308}$	$\frac{335}{321}$	$\frac{283}{332}$	$\frac{239}{343}$
32	—	—	—	—	—	$\frac{615}{454}$	$\frac{506}{462}$	$\frac{419}{470}$	$\frac{347}{477}$
36	—	—	—	—	—	—	$\frac{746}{651}$	$\frac{607}{650}$	$\frac{495}{650}$

d_0 , мм	Длина ветви, см								
	20	40	60	80	100	120	140	160	180
$D_{1,3} = 32 \text{ см}$									
4	$\frac{5}{1}$	$\frac{12}{3}$	—	—	—	—	—	—	—
8	$\frac{12}{3}$	$\frac{24}{7}$	$\frac{30}{12}$	$\frac{34}{17}$	—	—	—	—	—
12	—	—	$\frac{62}{25}$	$\frac{64}{33}$	$\frac{65}{42}$	—	—	—	—
16	—	—	$\frac{128}{49}$	$\frac{122}{62}$	$\frac{116}{74}$	$\frac{109}{85}$	—	—	—
20	—	—	—	$\frac{225}{109}$	$\frac{203}{125}$	$\frac{182}{139}$	$\frac{164}{152}$	—	—
24	—	—	—	$\frac{398}{183}$	$\frac{342}{201}$	$\frac{297}{217}$	$\frac{260}{231}$	$\frac{227}{245}$	—
28	—	—	—	—	$\frac{559}{314}$	$\frac{471}{329}$	$\frac{400}{342}$	$\frac{342}{354}$	$\frac{292}{365}$
32	—	—	—	—	—	$\frac{725}{484}$	$\frac{602}{493}$	$\frac{504}{501}$	$\frac{423}{508}$
36	—	—	—	—	—	—	$\frac{886}{694}$	$\frac{728}{694}$	$\frac{602}{693}$
40	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{1032}{942}$	$\frac{841}{928}$

Зависимость массы хвоя (числитель) и скелета ветвей I порядка у сосны Среднего Урала (знаменатель) в абсолютно сухом состоянии (г) от диаметра ветви у ее основания, длины ветви и диаметра ствола на высоте груди

d_0 , мм	Длина ветви, см									
	50	100	150	200	250	300	350	400	450	500
$D_{1,3} = 12 \text{ см}$										
10	$\frac{20}{20}$	$\frac{30}{50}$	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	$\frac{60}{80}$	$\frac{60}{140}$	$\frac{70}{200}$	—	—	—	—	—	—
$D_{1,3} = 20 \text{ см}$										
10	$\frac{30}{20}$	$\frac{30}{70}$	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	$\frac{80}{130}$	$\frac{90}{200}$	$\frac{90}{280}$	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	$\frac{140}{380}$	$\frac{130}{470}$	—	—	—	—	—
$D_{1,3} = 32 \text{ см}$										
10	$\frac{30}{30}$	$\frac{30}{70}$	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	$\frac{90}{150}$	$\frac{100}{250}$	$\frac{100}{340}$	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	$\frac{160}{490}$	$\frac{160}{610}$	—	—	—	—	—
40	—	—	—	—	$\frac{210}{740}$	$\frac{200}{860}$	$\frac{190}{980}$	—	—	—
50	—	—	—	—	—	$\frac{220}{970}$	$\frac{210}{1080}$	$\frac{200}{1180}$	—	—
$D_{1,3} = 44 \text{ см}$										
10	$\frac{20}{30}$	$\frac{30}{70}$	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	$\frac{80}{170}$	$\frac{90}{270}$	$\frac{100}{360}$	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	$\frac{160}{550}$	$\frac{160}{680}$	—	—	—	—	—
40	—	—	—	—	$\frac{220}{860}$	$\frac{210}{980}$	$\frac{200}{1110}$	—	—	—
50	—	—	—	—	—	$\frac{240}{1130}$	$\frac{230}{1250}$	$\frac{220}{1360}$	—	—
60	—	—	—	—	—	—	$\frac{240}{1360}$	$\frac{220}{1460}$	$\frac{210}{1550}$	$\frac{200}{1630}$
70	—	—	—	—	—	—	$\frac{250}{1450}$	$\frac{230}{1530}$	$\frac{210}{1600}$	$\frac{190}{1670}$

Зависимость массы листвы (числитель) и скелета ветвей I порядка (знаменатель) у березы в абсолютно сухом состоянии (г) от диаметра ветви у ее основания, длины ветви и диаметра ствола на высоте груди для трех секций кроны

Положение в кроне	d_0 , мм	Длина ветви, м				
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5
$D_{1,3} = 12 \text{ см}$						
Верхняя секция	1	<u>14</u>	<u>18</u>	<u>20</u>	—	—
		46	61	72		
	2	<u>40</u>	<u>51</u>	<u>58</u>	<u>64</u>	—
		174	230	271	305	
	3	—	<u>97</u>	<u>112</u>	<u>124</u>	<u>134</u>
			501	590	664	727
Средняя секция	1	<u>10</u>	<u>12</u>	<u>14</u>	—	—
		36	48	56		
	2	<u>27</u>	<u>35</u>	<u>40</u>	<u>44</u>	—
		135	180	212	238	
	3	—	<u>66</u>	<u>76</u>	<u>84</u>	<u>91</u>
			390	460	517	567
Нижняя секция	1	<u>8</u>	<u>10</u>	<u>12</u>	—	—
		31	42	49		
	2	<u>22</u>	<u>28</u>	<u>33</u>	<u>36</u>	—
		119	157	185	208	
	3	—	<u>54</u>	<u>62</u>	<u>69</u>	<u>75</u>
			342	403	453	496
	4	—	—	<u>100</u>	<u>111</u>	<u>120</u>
				700	786	861
$D_{1,3} = 20 \text{ см}$						
Верхняя секция	1	<u>15</u>	<u>18</u>	<u>21</u>	<u>23</u>	<u>25</u>
		55	72	85	96	105
	2	<u>42</u>	<u>53</u>	<u>61</u>	<u>67</u>	<u>72</u>
		206	273	322	362	396
	3	<u>80</u>	<u>101</u>	<u>117</u>	<u>129</u>	<u>140</u>
		448	593	700	786	861
Средняя секция	1	<u>10</u>	<u>13</u>	<u>15</u>	—	—
		40	56	66		
	2	<u>29</u>	<u>36</u>	<u>42</u>	<u>46</u>	—
		161	213	251	282	
	3	—	<u>69</u>	<u>80</u>	<u>88</u>	<u>95</u>
			463	546	613	671

Положение в кроне	d_0 мм	Длина ветви, м				
		0,5	1,0	1,5	2,0	2,5
Нижняя секция	1	<u>8</u>	<u>10</u>	<u>12</u>	—	—
		<u>37</u>	<u>49</u>	<u>58</u>	—	—
	2	<u>23</u>	<u>30</u>	<u>34</u>	<u>37</u>	—
		<u>141</u>	<u>186</u>	<u>220</u>	<u>247</u>	—
3	<u>44</u>	<u>56</u>	<u>65</u>	<u>72</u>	<u>78</u>	
	<u>306</u>	<u>405</u>	<u>478</u>	<u>537</u>	<u>588</u>	
4	—	<u>91</u>	<u>105</u>	<u>117</u>	<u>126</u>	
			<u>703</u>	<u>829</u>	<u>932</u>	<u>1020</u>
$D_{1,3} = 28 \text{ см}$						
Верхняя секция	1	<u>15</u>	<u>19</u>	<u>22</u>	—	—
		<u>61</u>	<u>81</u>	<u>95</u>	—	—
	2	<u>43</u>	<u>54</u>	<u>62</u>	<u>69</u>	—
<u>230</u>		<u>305</u>	<u>360</u>	<u>404</u>	—	
3	—	<u>104</u>	<u>120</u>	<u>133</u>	<u>144</u>	
		<u>663</u>	<u>782</u>	<u>879</u>	<u>963</u>	
Средняя секция	1	<u>10</u>	<u>13</u>	<u>15</u>	—	—
		<u>48</u>	<u>63</u>	<u>74</u>	—	—
	2	<u>29</u>	<u>37</u>	<u>43</u>	<u>47</u>	—
<u>180</u>		<u>238</u>	<u>281</u>	<u>315</u>	—	
3	—	<u>71</u>	<u>82</u>	<u>91</u>	<u>98</u>	
		<u>517</u>	<u>610</u>	<u>686</u>	<u>751</u>	
Нижняя секция	1	<u>9</u>	<u>11</u>	<u>12</u>	—	—
		<u>42</u>	<u>55</u>	<u>65</u>	—	—
	2	<u>24</u>	<u>30</u>	<u>35</u>	<u>38</u>	—
		<u>157</u>	<u>208</u>	<u>246</u>	<u>276</u>	—
3	<u>46</u>	<u>58</u>	<u>67</u>	<u>74</u>	<u>80</u>	
	<u>342</u>	<u>453</u>	<u>534</u>	<u>601</u>	<u>658</u>	
4	—	<u>94</u>	<u>108</u>	<u>120</u>	<u>130</u>	
			<u>786</u>	<u>927</u>	<u>1042</u>	<u>1141</u>

Зависимость массы хвоя ели и пихты Среднего Урала (кг) от диаметра ствола у основания кроны, диаметра и радиального годичного прироста на высоте груди

D _{1,3} , см	Ширина годичного кольца (средняя за последние 5 лет), мм				
	0,2	1,0	1,8	2,6	3,4
<i>D_{ок} = 8 см</i>					
24	3,0	3,8	4,1	4,3	4,5
40	3,6	4,7	5,2	5,6	5,8
<i>D_{ок} = 16 см</i>					
24	10,1	12,7	13,9	14,6	15,2
40	11,6	15,2	16,7	17,8	18,6
56	12,7	17,0	18,9	20,2	21,2
<i>D_{ок} = 24 см</i>					
24	20,6	25,9	28,1	29,7	30,8
40	22,9	30,0	33,0	35,1	36,7
56	24,6	33,0	36,7	39,2	41,1

Фитомасса скелета кроны (числитель) и хвои (знаменатель) сосны Среднего Урала в абсолютно сухом состоянии (кг) в зависимости от диаметра ствола у основания кроны, диаметра и радиального годичного прироста на высоте груди

$D_{1,3}$, см	Ширина годичного кольца на высоте груди (средняя за последние 5 лет), мм							
	0,2	0,6	1,0	1,4	1,8	2,2	2,6	3,0
$D_{ок} = 8$ см								
10	1,8/0,7	2,2/1,5	2,5/2,1	2,7/2,7	2,8/3,3	3,0/3,8	3,1/4,3	3,2/4,8
14	3,0/1,1	3,8/2,5	4,2/3,7	4,6/4,7	4,8/5,6	5,0/6,5	5,2/7,4	5,4/8,2
18	4,5/1,7	5,6/3,8	6,3/5,5	6,8/7,0	7,1/8,5	7,5/9,8	7,7/11	8,0/12
22	6,1/2,3	7,7/5,2	8,6/7,6	9,3/9,7	9,8/12	10/14	11/15	11/17
$D_{ок} = 16$ см								
20	9,5/2,5	13/4,7	15/6,3	16/7,7	18/8,9	19/10	20/11	21/12
24	13/3,1	17/5,8	20/7,8	22/9,5	24/11	25/12	26/14	27/15
28	16/3,7	22/7,0	25/9,3	28/11	30/13	32/15	33/16	35/17
32	20/4,3	27/8,1	31/11	34/13	37/15	39/17	41/19	43/20
$D_{ок} = 24$ см								
32	31/4,7	43/11	50/13	55/14	60/16	63/17	67/18	70/19
40	44/8,7	61/13	71/15	79/17	85/19	90/20	94/22	99/23
48	59/10	81/15	95/18	105/20	113/22	120/24	126/25	131/27
56	75/12	104/17	121/21	133/23	144/25	152/27	160/29	167/31

Масса кроны (числитель) и древесной зелени (знаменатель) пихты Среднего Урала в свежесрубленном состоянии (кг) в зависимости от диаметров у основания кроны и на высоте груди и радиального прироста

D _{1,3} , см	Ширина годовичного кольца на высоте груди (средняя за последние 10 лет), мм							
	0,2	0,6	1,0	1,4	1,8	2,2	2,6	3,0
<i>D_{ок} = 4 см</i>								
4	3,0/0,8	3,4/0,9	3,7/0,9	—	—	—	—	—
8	2,8/2,1	3,3/2,3	3,6/2,5	—	—	—	—	—
<i>D_{ок} = 12 см</i>								
12	16/12	25/15	31/17	35/18	—	—	—	—
16	22/16	28/20	31/22	33/24	—	—	—	—
20	27/19	29/25	31/28	31/30	—	—	—	—
<i>D_{ок} = 20 см</i>								
20	—	62/40	82/46	99/50	114/54	—	—	—
24	—	67/46	82/53	94/58	103/63	—	—	—
28	—	72/51	82/60	90/66	95/71	—	—	—
32	—	77/56	82/66	86/73	89/79	—	—	—
<i>D_{ок} = 28 см</i>								
28	—	111/67	158/80	199/89	236/97	271/104	305/110	336/115
32	—	120/73	158/87	189/97	217/106	241/114	264/120	285/127
36	—	128/78	158/93	181/105	200/115	218/124	233/131	247/138
40	—	136/82	158/100	174/113	187/124	198/133	208/142	217/150

Кумулятивное распределение массы фракций сосны в абсолютно сухом состоянии по возрастным слоям кроны (A_i) и диаметрам соответствующих сечений ствола (D_i) для деревьев различного возраста (A) и диаметра ($D_{1,3}$) в разных классах бонитета

A, лет	$D_{1,3}$, см	H, м	A_i , (A_k), лет	D_i , (D_{OK}), см	Кумулятивный показатель				
					масса кроны (P_i), кг (уравнение 90)		$\Sigma \Sigma_{100}$, см ² (уравнение 100)	масса кроны (P_i), кг (уравнение 97)	
					Хвоя	Скелет кроны		Хвоя	Скелет кроны
I класс бонитета									
60	12	17,4	10	4,0	0,66	0,45	23,1	0,58	0,43
			20	7,1	2,38	2,70	75,9	2,33	2,44
			30	11,0	5,76	9,28	175	6,21	7,98
			31	11,4	6,24	10,3	188	6,78	8,86
	16	19,3	10	5,0	1,12	0,76	35,5	0,98	0,72
			20	9,0	4,17	4,77	121	4,11	4,29
			30	14,1	10,3	16,9	284	11,2	14,3
			33	15,9	13,0	23,5	356	14,6	19,6
	20	20,7	10	5,6	1,52	1,02	45,5	1,33	0,97
			20	10,4	5,84	6,70	160	5,77	5,99
			30	16,4	14,6	24,3	382	16,1	20,5
			36	20,8	23,2	46,8	597	27,3	38,0
100	20	22,8	10	1,5	0,07	0,05	3,1	0,06	0,04
			20	2,8	0,26	0,29	10,7	0,22	0,26
			30	4,5	0,68	1,09	27,6	0,61	0,98
			40	6,9	1,56	3,40	62,6	1,47	2,99
			50	10,3	3,27	9,48	131	3,29	8,06
			52	11,1	3,76	11,5	151	3,84	9,71
100	24	24,3	10	1,7	0,08	0,06	3,7	0,07	0,05
			20	3,1	0,32	0,36	13,0	0,27	0,33
			30	5,0	0,85	1,40	34,0	0,76	1,26
			40	7,7	1,97	4,43	77,7	1,87	3,88
	32	26,6	50	11,6	4,16	12,5	164	4,22	10,5
			55	14,2	5,89	20,2	233	6,19	16,8
			10	1,8	0,10	0,07	4,2	0,08	0,06
			20	3,3	0,39	0,44	15,5	0,33	0,41
			30	5,5	1,06	1,77	41,3	0,95	1,60
			40	8,7	2,48	5,75	96,1	2,37	5,02
			50	13,2	5,30	16,4	205	5,42	13,8
			60	19,5	10,6	43,1	413	11,6	34,7

A, лет	D _{1,3} , см	H, м	A _i , (A _к), лет	D _i , (D _{ок}), см	Кумулятивный показатель				
					масса кроны (P _i), кг (уравнение 90)		ΣS _{кр} , см ² (уравнение 100)	масса кроны (P _i), кг (уравнение 97)	
					Хвоя	Скелет кроны		Хвоя	Скелет кроны

V класс бонитета

60	4	6,7	10	1,6	0,07	0,05	4,1	0,07	0,05
			15	2,1	0,13	0,12	7,5	0,14	0,13
	8	9,4	10	4,1	0,68	0,47	27,2	0,71	0,52
			19	6,7	2,05	2,22	76,0	2,34	2,39
100	12	11,1	10	5,9	1,78	1,20	59,5	1,84	1,34
			20	10,6	6,08	6,99	190	7,11	7,37
			22	11,6	7,34	9,15	227	8,77	9,54
			30	12,3	10	1,7	0,09	0,06	4,3
	16	13,9	20	2,9	0,28	0,32	13,4	0,28	0,35
			30	4,5	0,70	1,13	32,8	0,74	1,21
			32	5,0	0,83	1,43	38,6	0,88	1,52
			20	2,2	0,16	0,11	7,2	0,15	0,12
			20	3,8	0,52	0,62	23,3	0,52	0,67
			30	6,1	1,31	2,25	57,7	1,38	2,39
	20	15,2	35	7,6	1,98	4,00	86,7	2,14	4,18
			10	2,5	0,22	0,16	9,8	0,21	0,17
20			4,6	0,75	0,91	32,3	0,75	0,99	
30			7,3	1,92	3,41	81,2	2,02	3,60	
240	20	15,5	37	10,0	3,39	7,63	144	3,74	7,87
			20	0,8	0,03	0,02	1,1	0,03	0,02
			40	2,2	0,18	0,30	8,0	0,16	0,31
			60	5,7	0,80	2,72	42,9	0,75	2,82
	24	17,0	72	9,8	1,74	8,96	106	1,73	9,15
			20	0,9	0,04	0,03	1,6	0,04	0,03
			40	2,7	0,25	0,45	11,2	0,22	0,47
			60	7,0	1,09	4,10	60,2	1,03	4,25
32	19,4	76	14,3	3,03	19,9	201	3,12	20,1	
		20	1,1	0,06	0,05	2,2	0,05	0,05	
		40	3,3	0,35	0,69	16,1	0,31	0,73	
		60	8,8	1,55	6,51	88,5	1,48	6,75	
		80	21,5	5,45	46,6	396	5,85	46,6	
			83	24,4	6,48	61,5	490	7,11	61,1

Кумулятивное распределение массы фракций березы в абсолютно сухом состоянии по возрастным слоям кроны (A_i) и диаметрам соответствующих сечений ствола (D_i) для деревьев различного возраста (A) и диаметра ($D_{1,3}$).

A, лет	$D_{1,3}$, см	A_i (A_k), лет	D_i (D_{OK}), см	Кумулятивный показатель фитомассы кроны, кг	
				Скелет кроны (уравнение 101)	Листва (уравнение 102)
20	4	5	1,4	0,073	0,028
		10	2,8	0,256	0,061
	8	5	1,9	0,213	0,077
		10	3,8	0,584	0,147
		15	5,7	1,070	0,221
	12	5	2,3	0,369	0,127
		10	4,6	0,882	0,215
		15	6,9	1,511	0,304
	16	5	2,6	0,524	0,172
		10	5,2	1,145	0,262
15		7,8	1,877	0,353	
20		10,4	2,655	0,439	
30	4	5	1,1	0,036	0,010
		10	2,2	0,146	0,026
	8	5	1,5	0,156	0,041
		10	3,0	0,473	0,093
		15	4,5	0,907	0,148
	12	5	1,8	0,337	0,091
		10	3,6	0,881	0,181
		15	5,4	1,565	0,268
	16	20	7,2	2,321	0,347
		5	2,1	0,561	0,158
10		4,1	1,326	0,278	
15		6,2	2,242	0,387	
20		8,2	3,222	0,481	
40	8	25	10,2	4,209	0,561
		5	1,4	0,128	0,025
		10	2,7	0,420	0,068
		15	4,1	0,840	0,115
70	8	5	1,3	0,104	0,012
		10	2,7	0,400	0,044
		5	1,8	0,768	0,113
		10	3,7	2,283	0,306

A, лет	D _{1,3} , см	A _i (A _к), лет	D _i (D _{ок}), см	Кумулятивный показатель фитомассы кроны, кг		
				Скелет кроны (уравнение 101)	Листва (уравнение 102)	
80	24	15	5,5	4,383	0,499	
		20	7,3	6,867	0,666	
		5	2,2	2,278	0,433	
		10	4,4	5,904	0,949	
		15	6,6	10,578	1,382	
		20	8,8	15,862	1,707	
		25	10,9	21,449	1,935	
		30	13,1	27,121	2,082	
	32	5	2,5	4,75	1,12	
		10	5,0	11,23	2,09	
		15	7,5	19,23	2,79	
		20	10,0	28,02	3,25	
		25	12,5	37,14	3,52	
		30	14,9	46,26	3,66	
		35	17,4	55,17	3,70	
		40	19,9	63,73	3,70	
	16	5	1,9	0,86	0,11	
		10	3,8	2,67	0,32	
		15	5,6	5,26	0,54	
		20	7,5	8,39	0,73	
		24	5	2,3	2,72	0,47
			10	4,5	7,35	1,08
			15	6,8	13,53	1,62
			20	9,0	20,69	2,02
25	11,2		28,41	2,29		
30	13,5		36,39	2,47		
32	5		2,6	5,93	1,29	
	10		5,2	14,63	2,54	
	15	7,7	25,74	3,47		
	20	10,3	38,27	4,08		
	25	12,8	51,54	4,44		
	30	15,4	65,05	4,62		
	35	17,9	78,47	4,66		
	40	20,4	91,56	4,66		
40	16	5	1,9	0,593	0,138	
		10	3,7	1,507	0,282	
		15	5,6	2,642	0,412	
		15	5,6	2,642	0,412	

А, лет	D _{1,3} , см	A _г (A _к), лет	D _г (D _{ок}), см	Кумулятивный показатель фитомассы кроны, кг		
				Скелет кроны (уравнение 101)	Листва (уравнение 102)	
50	24	20	7,4	3,883	0,522	
		25	9,3	5,155	0,612	
		5	2,3	1,338	0,359	
		10	4,5	2,966	0,600	
		15	6,7	4,856	1,791	
		20	9,0	6,835	0,934	
	8	16	25	11,2	8,802	1,038
			30	13,4	10,696	1,111
			5	1,3	0,113	0,018
		8	10	2,6	0,397	0,055
			15	3,9	0,821	0,98
			20	7,2	4,676	0,564
60	24	25	9,0	6,315	0,668	
		5	2,2	1,605	0,383	
		10	4,4	3,771	0,714	
		15	6,5	6,376	0,979	
		20	8,6	9,171	1,176	
		25	10,8	12,005	1,316	
	8	16	30	12,9	14,780	1,409
			5	1,3	0,106	0,014
			10	2,6	0,391	0,048
		8	15	3,9	0,835	0,089
			5	1,8	0,693	0,116
			10	3,6	1,970	0,293
24	24	15	5,4	3,680	0,465	
		20	7,2	5,651	0,612	
		25	8,9	7,760	0,730	
		5	2,2	1,912	0,406	
		10	4,3	4,731	0,827	
		15	6,5	8,242	1,173	
	24	20	8,6	12,111	1,431	
		25	10,8	16,116	1,611	
		30	12,9	20,109	1,730	

Приложение 16
Распределение массы ветвей по их толщине и вертикальному профилю кроны дерева в абсолютном сухом состоянии в ельнике травяно-зеленомошном

№(п)	Масса скелета кроны по градациям диаметра среза ветвей, кг										Итого
	0—0,4 см	0,4—0,8 см	0,8—1,2 см	1,2—1,6 см	1,6—2,0 см	2,0—2,4 см	2,4—2,8 см	2,8—3,2 см	3,2—3,6 см		
A = 30 лет, D_{1,3} = 8 см											
1	0,04	0,02	0,02	—	—	—	—	—	—	—	0,08
2	0,13	0,09	0,07	—	—	—	—	—	—	—	0,29
3	0,20	0,14	0,12	—	—	—	—	—	—	—	0,46
4	0,17	0,12	0,10	—	—	—	—	—	—	—	0,39
5	0,10	0,07	0,05	—	—	—	—	—	—	—	0,22
Итого	0,64	0,44	0,36	—	—	—	—	—	—	—	1,44
A = 30 лет, D_{1,3} = 16 см											
1	0,14	0,09	0,08	—	—	—	—	—	—	—	0,31
2	0,50	0,33	0,29	—	—	—	—	—	—	—	1,12
3	0,79	0,52	0,45	0,42	0,40	—	—	—	—	—	2,58
4	0,67	0,45	0,39	0,35	0,33	—	—	—	—	—	2,19
5	0,40	0,27	0,23	0,21	0,19	—	—	—	—	—	1,30
Итого	2,50	1,66	1,44	0,98	0,92	—	—	—	—	—	7,50
A = 70 лет, D_{1,3} = 16 см											
1	0,16	0,15	0,14	0,13	—	—	—	—	—	—	0,58
2	0,39	0,35	0,34	0,32	0,32	—	—	—	—	—	1,72
3	0,50	0,45	0,42	0,42	0,40	—	—	—	—	—	2,19
4	0,37	0,33	0,32	0,30	0,30	—	—	—	—	—	1,62
5	0,20	0,17	0,17	0,16	0,16	—	—	—	—	—	0,86
Итого	1,62	1,45	1,39	1,33	1,18	—	—	—	—	—	6,97

N(h)	Масса скелета кроны по градациям диаметра среза ветвей, кг										Итого
	0—0,4 см	0,4—0,8 см	0,8—1,2 см	1,2—1,6 см	1,6—2,0 см	2,0—2,4 см	2,4—2,8 см	2,8—3,2 см	3,2—3,6 см	3,6—4,0 см	
A = 70 лет, D _{1,3} = 24 см											
1	0,40	0,35	0,34	0,33	0,32	—	—	—	—	—	1,74
2	1,01	0,89	0,86	0,83	0,81	0,80	—	—	—	—	5,20
3	1,28	1,14	1,10	1,06	1,04	1,02	—	—	—	—	6,64
4	0,95	0,84	0,81	0,79	0,77	0,76	—	—	—	—	4,92
5	0,50	0,45	0,43	0,42	0,41	0,40	—	—	—	—	2,61
Итого	4,14	3,67	3,54	3,43	3,35	2,98	—	—	—	—	21,11
A = 110 лет, D _{1,3} = 24 см											
1	0,44	0,45	0,45	0,46	0,46	0,46	—	—	—	—	2,72
2	0,92	0,95	0,95	0,95	0,96	0,96	0,97	—	—	—	6,66
3	1,06	1,08	1,08	1,09	1,10	1,10	1,10	—	—	—	7,61
4	0,72	0,74	0,75	0,75	0,75	0,75	0,76	—	—	—	5,22
5	0,36	0,37	0,37	0,38	0,38	0,38	0,38	—	—	—	2,62
Итого	3,50	3,59	3,60	3,63	3,65	3,65	3,21	—	—	—	24,83
A = 110 лет, D _{1,3} = 32 см											
1	0,92	0,94	0,95	0,96	0,96	0,96	0,97	—	—	—	6,66
2	1,93	1,98	2,00	2,01	2,02	2,02	2,02	2,03	—	—	16,01
3	2,21	2,26	2,28	2,29	2,29	2,30	2,31	2,31	—	—	18,25
4	1,52	1,54	1,56	1,57	1,57	1,58	1,59	1,59	—	—	12,52
5	0,76	0,77	0,78	0,79	0,79	0,79	0,80	0,80	—	—	6,28
Итого	7,34	7,49	7,57	7,62	7,63	7,65	7,69	6,73	—	—	59,72

Распределение массы ветвей по их толщине и вертикальному профилю кроны дерева в абсолютно сухом состоянии в сосняке ягодниковом

N(h)	d _{max} , см	Масса скелета кроны по градациям диаметра среза ветвей, кг							Итого
		0— 1,0 см	1,0— 2,0 см	2,0— 3,0 см	3,0— 4,0 см	4,0— 5,0 см	5,0— 6,0 см	6,0— 7,0 см	
A = 30 лет, D _{1,3} = 8 см									
1	1,7	0,01	0,01	—	—	—	—	—	0,02
2	2,3	0,03	0,04	0,01	—	—	—	—	0,08
3	2,9	0,05	0,05	0,05	—	—	—	—	0,15
4	3,0	0,04	0,05	0,05	—	—	—	—	0,14
5	2,8	0,03	0,04	0,02	—	—	—	—	0,09
6	2,4	0,02	0,02	0,01	—	—	—	—	0,05
Итого	—	0,18	0,21	0,14	—	—	—	—	0,53
A = 30 лет, D _{1,3} = 16 см									
1	2,0	0,27	0,24	—	—	—	—	—	0,51
2	2,8	0,59	0,54	0,42	—	—	—	—	1,55
3	3,5	0,72	0,66	0,64	0,31	—	—	—	2,33
4	3,6	0,56	0,50	0,49	0,28	—	—	—	1,83
5	3,4	0,32	0,29	0,28	0,12	—	—	—	1,01
6	2,9	0,16	0,14	0,12	—	—	—	—	0,42
Итого	—	2,62	2,37	1,95	0,71	—	—	—	7,65
A = 70 лет, D _{1,3} = 16 см									
1	1,6	0,20	0,19	—	—	—	—	—	0,39
2	2,2	0,50	0,45	0,44	—	—	—	—	1,39
3	2,8	0,70	0,63	0,61	—	—	—	—	1,94
4	2,9	0,61	0,56	0,54	—	—	—	—	1,71
5	2,7	0,40	0,37	0,36	—	—	—	—	1,13
6	2,3	0,40	0,37	0,36	—	—	—	—	1,13
Итого	—	2,81	2,57	2,31	—	—	—	—	7,69
A = 70 лет, D _{1,3} = 24 см									
1	2,3	0,82	0,67	0,19	—	—	—	—	1,68
2	3,1	1,84	1,50	1,38	0,13	—	—	—	4,85
3	3,8	2,29	1,85	1,71	1,32	—	—	—	7,17
4	4,0	1,78	1,44	1,34	1,28	—	—	—	5,84
5	3,7	1,05	0,84	0,79	0,53	—	—	—	3,21

N(h)	d_{\max} , см	Масса скелета кроны по градациям диаметра среза ветвей, кг							Итого
		0— 1,0 см	1,0— 2,0 см	2,0— 3,0 см	3,0— 4,0 см	4,0— 5,0 см	5,0— 6,0 см	6,0— 7,0 см	
6	3,2	0,52	0,41	0,39	—	—	—	—	1,32
Итого	—	8,30	6,71	5,80	3,26	—	—	—	24,07

$A = 110$ лет, $D_{1,3} = 24$ см

1	2,3	0,57	0,46	0,14	—	—	—	—	1,17
2	3,1	1,35	1,08	1,01	—	—	—	—	3,44
3	3,8	1,80	1,45	1,35	1,03	—	—	—	5,63
4	4,0	1,51	1,22	1,13	1,08	—	—	—	4,94
5	3,7	0,95	0,77	0,71	0,48	—	—	—	2,91
6	3,2	0,50	0,40	0,38	0,07	—	—	—	1,35
Итого	—	6,68	5,38	4,72	2,66	—	—	—	19,44

$A = 110$ лет, $D_{1,3} = 40$ см

1	4,0	2,50	1,73	1,52	1,40	—	—	—	7,15
2	5,4	5,30	3,68	3,23	2,98	2,81	1,08	—	19,08
3	6,8	6,07	4,20	3,70	3,41	3,21	3,06	2,35	26,00
4	7,1	6,82	3,02	2,66	2,46	2,31	2,20	2,32	19,34
5	6,6	2,38	1,65	1,45	1,34	1,26	1,20	0,70	10,00
6	5,6	1,10	0,75	0,67	0,62	0,58	0,33	—	4,05
Итого	—	21,72	15,03	13,23	12,21	10,17	7,87	5,37	85,62

N(i)	D _{1,3} , см	Масса скелета кроны по градациям диаметра среза ветвей, кг												
		0— 0,4 см	0,4— 0,8 см	0,8— 1,2 см	1,2— 1,6 см	1,6— 2,0 см	2,0— 2,4 см	2,4— 2,8 см	2,8— 3,2 см	3,2— 3,6 см	3,6— 4,0 см	4,0— 4,4 см	4,4— 4,8 см	Итого
3	4	0,020	0,024	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,044
	8	0,054	0,064	0,071	0,077	—	—	—	—	—	—	—	—	0,266
	12	0,096	0,115	0,128	0,138	0,145	—	—	—	—	—	—	—	0,622
	16	0,146	0,175	0,194	0,208	0,220	0,231	0,240	—	—	—	—	—	1,414
A = 50 лет														
1	4	0,020	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,020
	8	0,072	0,086	0,095	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,253
	12	0,152	0,182	0,202	0,217	—	—	—	—	—	—	—	—	0,753
	16	0,260	0,311	0,345	0,371	0,393	—	—	—	—	—	—	—	1,680
	20	0,394	0,471	0,522	0,562	0,594	0,622	—	—	—	—	—	—	3,165
	24	0,552	0,662	0,733	0,788	0,834	0,873	—	—	—	—	—	—	4,442
	4	0,028	0,033	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,061
	8	0,083	0,100	0,110	0,227	0,240	—	—	—	—	—	—	—	0,210
2	12	0,159	0,190	0,211	0,227	0,240	—	—	—	—	—	—	—	1,027
	16	0,251	0,301	0,333	0,358	0,379	0,397	—	—	—	—	—	—	2,019
	20	0,358	0,429	0,476	0,512	0,541	0,567	0,589	—	—	—	—	—	3,472
	24	0,479	0,574	0,636	0,684	0,724	0,758	0,788	0,815	—	—	—	—	5,458
	4	0,016	0,019	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,035
	8	0,043	0,051	0,057	0,061	—	—	—	—	—	—	—	—	0,212
	12	0,077	0,092	0,102	0,110	0,116	—	—	—	—	—	—	—	0,497
	16	0,116	0,139	0,154	0,166	0,175	0,184	0,191	—	—	—	—	—	1,125

N(й)	D _{1,3} , см	Масса скелета кроны по градациям диаметра среза ветвей, кг										Итого	
		0— 0,4 см	0,4— 0,8 см	0,8— 1,2 см	1,2— 1,6 см	1,6— 2,0 см	2,0— 2,4 см	2,4— 2,8 см	2,8— 3,2 см	3,2— 3,6 см	3,6— 4,0 см		4,0— 4,4 см
	20	0,160	0,192	0,213	0,229	0,242	0,253	0,263	0,272	—	—	—	1,824
	24	0,208	0,249	0,276	0,297	0,314	0,329	0,342	0,354	0,364	—	—	2,733
A = 70 лет													
1	8	0,062	0,074	0,082	—	—	—	—	—	—	—	—	0,218
	12	0,131	0,157	0,174	0,187	—	—	—	—	—	—	—	0,649
	16	0,224	0,268	0,297	0,319	0,338	—	—	—	—	—	—	1,446
	20	0,339	0,406	0,450	0,484	0,511	0,535	—	—	—	—	—	2,725
	24	0,475	0,569	0,631	0,679	0,718	0,752	—	—	—	—	—	3,824
	28	0,633	0,758	0,841	0,904	0,956	1,001	1,040	—	—	—	—	6,133
2	8	0,072	0,086	0,095	—	—	—	—	—	—	—	—	0,253
	12	0,137	0,164	0,181	0,195	0,206	—	—	—	—	—	—	0,883
	16	0,216	0,259	0,287	0,308	0,326	0,342	—	—	—	—	—	1,738
	20	0,308	0,369	0,410	0,440	0,466	0,488	0,507	—	—	—	—	2,988
	24	0,413	0,494	0,548	0,589	0,623	0,652	0,678	0,701	—	—	—	4,698
	28	0,528	0,632	0,700	0,753	0,797	0,834	0,867	0,897	—	—	—	6,931
3	8	0,037	0,044	0,049	0,053	—	—	—	—	—	—	—	0,183
	12	0,066	0,079	0,088	0,094	0,100	—	—	—	—	—	—	0,427
	16	0,100	0,120	0,133	0,143	0,151	0,158	0,164	—	—	—	—	0,969
	20	0,138	0,165	0,183	0,197	0,208	0,218	0,226	0,234	—	—	—	1,569
	24	0,179	0,215	0,238	0,256	0,271	0,283	0,294	0,305	0,314	—	—	2,355
	28	0,224	0,268	0,297	0,319	0,338	0,354	0,368	0,380	0,392	0,402	—	3,342

N(й)	D _{1,3} , см	Масса скелета кроны по градациям диаметра среза ветвей, кг										Итого			
		0— 0,4 см	0,4— 0,8 см	0,8— 1,2 см	1,2— 1,6 см	1,6— 2,0 см	2,0— 2,4 см	2,4— 2,8 см	2,8— 3,2 см	3,2— 3,6 см	3,6— 4,0 см		4,0— 4,4 см	4,4— 4,8 см	
A = 90 лет															
1	12	0,117	0,140	0,156	0,167	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,580
	16	0,200	0,240	0,266	0,285	0,302	—	—	—	—	—	—	—	—	1,293
	20	0,303	0,363	0,402	0,432	0,457	0,479	—	—	—	—	—	—	—	2,436
	24	0,425	0,509	0,564	0,607	0,642	0,672	—	—	—	—	—	—	—	3,419
	28	0,566	0,678	0,751	0,808	0,855	0,895	0,930	—	—	—	—	—	—	5,483
2	32	0,726	0,869	0,963	1,036	1,095	1,147	1,192	1,233	—	—	—	—	—	8,261
	12	0,122	0,146	0,162	0,174	0,184	—	—	—	—	—	—	—	—	0,788
	16	0,193	0,231	0,256	0,276	0,292	0,305	—	—	—	—	—	—	—	1,553
	20	0,276	0,330	0,366	0,394	0,416	0,436	0,453	—	—	—	—	—	—	2,671
	24	0,369	0,442	0,490	0,526	0,557	0,583	0,606	0,627	—	—	—	—	—	4,200
3	28	0,472	0,565	0,626	0,673	0,712	0,746	0,775	0,801	0,826	—	—	—	—	6,196
	32	0,584	0,699	0,775	0,833	0,881	0,923	0,959	0,992	1,021	1,049	—	—	—	8,716
	12	0,059	0,071	0,078	0,084	0,089	—	—	—	—	—	—	—	—	0,381
	16	0,089	0,107	0,119	0,128	0,135	0,141	0,147	—	—	—	—	—	—	0,866
	20	0,123	0,148	0,164	0,176	0,186	0,195	0,202	0,209	—	—	—	—	—	1,403
28	24	0,160	0,192	0,213	0,229	0,242	0,253	0,263	0,272	0,280	—	—	—	—	2,104
	28	0,200	0,240	0,266	0,286	0,302	0,316	0,329	0,340	0,350	0,360	—	—	—	2,989
	32	0,242	0,290	0,322	0,346	0,366	0,383	0,398	0,412	0,424	0,436	0,446	—	—	4,521

Фрагмент шестивходовой таблицы распределения массы корней согласно модели (121) для 35-летних деревьев сосны в культурах и естественных древостоях на дерново-боровых и темно-каштановых почвах

Глубина слоя почвогрунта, м	Масса корней в абсолютно сухом состоянии по градам толщину, кг					
	0—0,1 см	0,1—0,2 см	0,2—0,5 см	0,5—1,0 см	>1,0 см	Итого
$D_{1,3} = 8,0$ см, $H = 10,3$ м, $d_{\max} = 10,6$ см, $H_{\text{гв}} = 4,0$ м, $H_{\max} = 3,6$ м						
0—0,5	2,69	0,20	0,27	0,23	0,90	4,29
0,5—1,0	0,60	0,04	0,07	0,05	0,20	0,96
1,0—1,5	0,41	0,03	0,04	0,04	—	0,52
1,5—2,0	0,32	0,03	0,03	0,03	—	0,41
2,0—2,5	0,27	0,02	0,03	—	—	0,32
2,5—3,0	0,23	0,02	—	—	—	0,25
3,0—3,5	0,21	0,01	—	—	—	0,22
3,5—3,6	0,05	—	—	—	—	0,05
Итого	4,78	0,35	0,44	0,35	1,10	7,02
$H_{\text{гв}} = 6,0$ м, $H_{\max} = 4,8$ м						
0—0,5	1,76	0,16	0,23	0,19	0,78	3,12
0,5—1,0	0,39	0,04	0,05	0,04	0,18	0,70
1,0—1,5	0,27	0,02	0,04	0,03	—	0,36
1,5—2,0	0,21	0,02	0,03	0,02	—	0,28
2,0—2,5	0,18	0,02	0,02	0,01	—	0,23
2,5—3,0	0,15	0,01	0,02	0,01	—	0,19
3,0—3,5	0,13	0,01	0,02	—	—	0,16
3,5—4,0	0,12	0,01	0,02	—	—	0,15
4,0—4,5	0,11	0,01	—	—	—	0,12
4,5—4,8	0,03	0,01	—	—	—	0,04
Итого	3,35	0,31	0,43	0,30	0,96	5,35
$D_{1,3} = 12,0$ см, $H = 12,9$ м, $d_{\max} = 15,7$ см, $H_{\text{гв}} = 4,0$ м, $H_{\max} = 3,6$ м						
0—0,5	6,52	0,47	0,67	0,55	2,60	10,81
0,5—1,0	1,54	0,11	0,16	0,13	0,62	2,56
1,0—1,5	1,07	0,08	0,10	0,10	0,42	1,77
1,5—2,0	0,84	0,06	0,09	0,07	—	1,06
2,0—2,5	0,71	0,05	0,07	0,06	—	0,89
2,5—3,0	0,61	0,05	0,06	0,05	—	0,77
3,0—3,5	0,55	0,04	—	—	—	0,59
3,5—3,6	0,10	0,01	—	—	—	0,11
Итого	11,94	0,87	1,15	0,96	3,64	18,56

Глубина слоя почвогрунта, м	Масса корней в абсолютно сухом состоянии по градициям толщины, кг					Итого
	0—0,1 см	0,1—0,2 см	0,2—0,5 см	0,5—1,0 см	>1,0 см	
$H_{гв} = 6,0$ м, $H_{max} = 4,8$ м						
0—0,5	4,91	0,44	0,63	0,53	2,61	9,12
0,5—1,0	1,16	0,10	0,16	0,12	0,62	2,16
1,0—1,5	0,80	0,08	0,10	0,09	0,43	1,50
1,5—2,0	0,63	0,05	0,09	0,07	0,34	1,18
2,0—2,5	0,53	0,04	0,08	0,06	—	0,71
2,5—3,0	0,46	0,04	0,06	0,05	—	0,61
3,0—3,5	0,41	0,04	0,06	0,02	—	0,53
3,5—4,0	0,37	0,04	0,05	0,01	—	0,47
4,0—4,5	0,34	0,03	0,03	—	—	0,40
4,5—4,8	0,19	0,01	—	—	—	0,20
Итого	9,80	0,87	1,26	0,95	4,00	16,88
$D_{1,3} = 16,0$ см, $H = 15,2$ м, $d_{max} = 20,8$ см, $H_{гв} = 4,0$ м, $H_{max} = 3,6$ м						
0—0,5	12,23	0,88	1,26	1,03	5,46	20,86
0,5—1,0	3,02	0,22	0,25	0,25	1,36	5,16
1,0—1,5	2,10	0,16	0,21	0,94	0,94	3,59
1,5—2,0	1,67	0,12	0,17	0,14	0,74	2,84
2,0—2,5	1,40	0,10	0,15	0,11	0,63	2,39
2,5—3,0	1,22	0,09	0,12	0,11	—	1,54
3,0—3,5	1,09	0,08	0,11	0,10	—	1,38
3,5—3,6	0,20	0,02	—	—	—	0,22
Итого	22,93	1,67	2,33	1,92	9,13	37,98
$H_{гв} = 6,0$ м, $H_{max} = 4,8$ м						
0—0,5	10,17	0,91	1,31	1,10	6,08	19,57
0,5—1,0	2,52	0,22	0,32	0,27	1,50	4,83
1,0—1,5	1,75	0,16	0,22	0,19	1,05	3,37
1,5—2,0	1,39	0,12	0,18	0,15	0,82	2,66
2,0—2,5	1,16	0,11	0,15	0,13	0,69	2,24
2,5—3,0	1,02	0,09	0,13	0,11	0,60	1,95
3,0—3,5	0,91	0,08	0,11	0,10	—	1,20
3,5—4,0	0,82	0,08	0,10	0,09	—	1,09
4,0—4,5	0,75	0,07	0,10	0,08	—	1,00
4,5—4,8	0,43	0,03	0,06	—	—	0,52
Итого	20,92	1,87	2,68	2,22	10,74	38,43

Usol'tsev V. A. **Biological and ecological aspects of tree biomass estimation.** Ekaterinburg, 1996. ISBN 5-7691-0650-6.

Analysis of modern state and methods of tree biomass estimating on a base of physiologically conditioned regularities as well as estimating of its profile distribution as a characteristics of structural and functional organisation of forest ecosystems is carried out. Models and tables taking into account a joint effect of tree xylem and phloem transport (advanced pipe model) on a base of extensive harvest biomass data for primary forest species in the Ural and Turgai region are designed. Multifactorial regressions and tables for estimating of profile distribution of tree crown and root biomass are calculated. The results are useful in compiling forest biomass database as a factual foundation of ecological models of different levels and joint accounting of space dynamics of forest biological productivity and air pollutions of different stages.

It is intended for foresters, ecologists, biologists, botanists, forest scientists and forest resource managers.

Электронный архив УГЛТУ

Введение	3
Глава 1. Масса кроны и площадь водопроводящей заболони ствола (пайп-модель)	7
1.1. Общие замечания по ксилемному транспорту	7
1.2. Зависимость массы ветви от ее размеров	12
1.3. Связь массы кроны с толщиной ствола у ее основания	23
1.3.1. Регрессионное объяснение внутрикронового варьирования фитомассы	23
1.3.2. Регрессионное объяснение межкронового варьирования фитомассы	30
1.4. Связь массы кроны с площадью сечения заболони на высоте груди	37
1.5. Многомерные модификации пайп-модели	48
1.6. Пайп-модель и рекуррентная система регрессий	51
Глава 2. Масса кроны и объемный прирост ствола	57
2.1. Общие замечания по флоэмному транспорту	57
2.2. Связь массы кроны с объемным приростом ствола	61
Глава 3. Масса кроны и специфика ксилемного и флоэмного транспорта кольцесосудистых листовых пород	70
3.1. Связь массы и поверхности листы дуба с текущим приростом заболони ствола	70
3.2. Связь массы и поверхности листы вяза мелколистного с площадью проводящих сосудов в годичном слое текущего года	72
Глава 4. Краткая характеристика объектов и методов исследования фитомассы лесообразующих пород Урала	76
4.1. Объекты исследований	76
4.2. Методы исследований	79
Глава 5. Зависимость массы ветвей I порядка от их морфометрических показателей у основных лесообразующих пород Урала	82
Глава 6. Оценка массы крон в древостоях лесообразующих пород Урала на основе физиологически обусловленных взаимосвязей	86
6.1. Регрессионные модели первого уровня приближения	86
6.2. Регрессионные модели второго уровня приближения	91
6.3. Регрессионные модели третьего уровня приближения	103

Глава 7. Моделирование вертикально-фракционного распределения массы крои деревьев114

7.1. Вертикально-фракционное распределение фитомассы древостоя как характеристика его структурно-функциональной организации114

7.2. Распределение массы хвои и скелета ветвей по возрастным слоям кроны117

 7.2.1. Сосна Среднего Урала119

 7.2.2. Береза Среднего и Южного Урала132

7.3. Распределение массы ветвей кроны по их толщинам: моделирование и составление таблиц134

Глава 8. Моделирование вертикально-фракционного распределения массы корней (на примере сосны Аман-Карагайского бора)146

Заключение159

Список литературы162

Приложения175

Научное издание

Владимир Андреевич Усольцев
БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ТАКСАЦИИ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института леса и НИСО Уро РАН

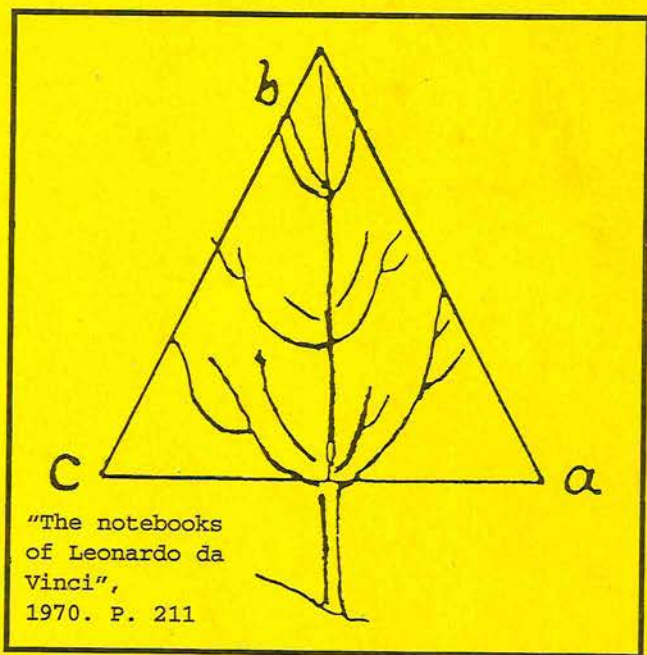
Редактор **С. С. Гаврилова**
Технический редактор **Е. М. Бородулина**
Обложка автора
Корректор **Н. В. Каткова**

ЛР № 020764 от 29.03.93

НИСО Уро РАН № 82(96)—62 Сдано в набор 20.11.96 Подписано в печать 14.03.97
Формат 60x84 1/16. Бумага писчая. Печать офсетная. Гарнитура Таймс.
Усл. печ. л. 13,5. Уч.-изд. л. 14. Тираж 400. Заказ 20.
620134, Екатеринбург, Ж-134, ул. Билимбаевская, 32а.
Институт леса.

620219, Екатеринбург, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.
Уро РАН.

Отпечатано в типографии Уро РАН.
620219, Екатеринбург, ГСП-169, ул. С. Ковалевской, 18.



"The notebooks
of Leonardo da
Vinci",
1970. P. 211