

## 2.2. Погодичная динамика фитомассы и продукции средневозрастного древостоя дуба южной лесостепи: методические подходы и результаты

Анализ современных направлений исследований и подходов к оценке статей углеродного баланса лесов проведен А.И. Уткиным в работе [17], где он отмечает, что в связи с возрастанием интереса к биосферно-стабилизирующей роли лесных экосистем потребность в таких исследованиях увеличивается.

Оценки показателей биологической продуктивности (БП) по годам, в отличие от среднепериодических, характеризуют её элементный цикл, определяющий состояние и выживаемость деревьев, и необходимы для изучения механизмов устойчивости древостоев. Неблагоприятные внешние воздействия часто не выявляются при анализе динамики роста дерева по 5-летиям, поэтому необходимы более краткосрочные наблюдения [21]. Потребность в последних наиболее ощутима на пределе распространения леса, в нашем случае – на юго-восточной границе лесостепи, где колебание продуктивности по годам ярко выражено в связи с динамикой водообеспеченности.

В условиях изменения климата экспериментальное изучение динамики продуктивности по показателям возрастных рядов древостоев неправомерно, т.к. древостои различного возраста имеют различную историю роста и развития, т.е. несопоставимы. В связи с этим особое значение приобретают долговременные наблюдения на постоянных пробных площадях (ППП).

Основным методом изучения фитомассы и годичной продукции древостоев в настоящее время остается весовой метод или метод модельных деревьев [16]. Благодаря наиболее точному определению показателей БП (особенно для стволовой части, составляющей значительную долю фитомассы и продукции дерева и древостоя), этот метод используется для верификации других подходов, таких, как экофизиологический, авиа- и космическая инвентаризация, моделирование. Его недостатками являются высокая трудоемкость и нарушение объекта, что особенно важно при исследовании на ППП.

Исследования на ППП динамики БП древостоев методом модельных деревьев, взятых через определенные интервалы лет, чрезвычайно редки. Одна из таких работ, проведенных под руковод-

ством А.И. Уткина [19], посвящена сравнительному изучению производительности южнотаежных 40-летних древостоев сосны и бересклета. На фоне относительной инвариантности биопродукционных показателей сосняка и бересклета обнаружены их различия в связи с разными возрастными этапами. Также отмечено, что засухи являются катализаторами отпада. Результаты дальнейших исследований этих древостоев изложены в [18] и в данной книге [1].

Исследования, в рамках которых проведена настоящая работа, можно считать уникальными по продолжительности и комплексности: они начаты в 1954 г. на стационаре Института лесоведения РАН в Теллермановском лесничестве Воронежской области закладкой А.А. Молчановым серии пробных площадей с различными вариантами рубок ухода.

Методика, учитывающая специфику исследований БП на ППП, практически не разработана (требования к числу лет между отбором модельных деревьев и к количеству последних, способы обработки и обобщения полевого материала за различные годы и др.). Сложность данной проблемы усугубляется слабой изученностью в погодичной динамике отдельных компонентов БП и закономерностей их сопряженности, на которые можно было бы опереться при разработке такой методики. Это вынуждает одновременно совершенствовать методику учета БП древостоя и изучать её динамику.

Данная статья посвящена решению некоторых из поставленных вопросов на примере надземной части первого яруса одновозрастного древостоя.

**Объект исследования:** насаждение I класса бонитета, осоково-смытого типа леса на темно-серых лесных тяжелосуглинистых почвах водораздельных плато. Первый ярус создан преимущественно посевом, сформирован дубом черешчатым поздней и частично промежуточной феноформ [10]. Древостой расположен на контрольной (без рубок ухода) пробной площади – ППП-2.

Состав первого яруса – 10Д+Я, нижних древесных ярусов (включены деревья диаметром > 2 см и высотой > 2 м) в 2004 г. – 7Кло3В+Клп. Таксационные показатели древостоя на ППП-2 по годам (рассчитанные по описанной ниже методике) приведены в таблице 1. Из таблицы следует, что ход роста по высоте и диаметру в основном сходен с табличными данными для нормальных дубовых семенных насаждений I класса бонитета [2], а интеграль-

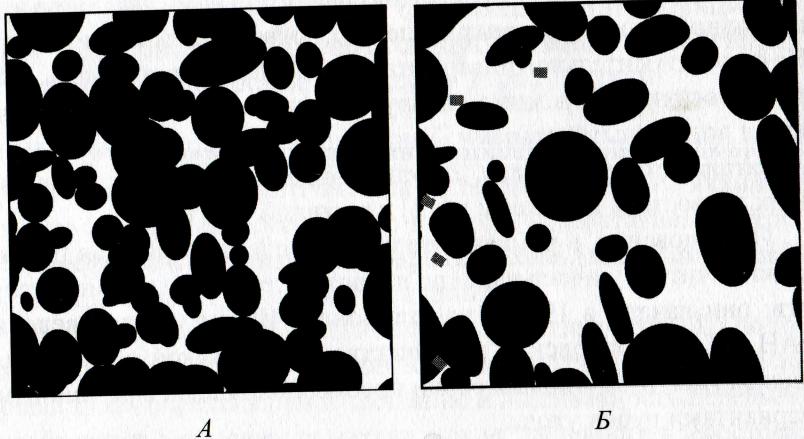


Рис. 1. Проекции крон деревьев первого яруса на ППП-2 в 1985 г. (А) и 2002 г. (Б). Серыми прямоугольниками обозначены опадоуловители.

ные показатели значительно ниже нормативных. После 65 лет различие становится все заметнее вследствие повышенного отпада деревьев – в 3.5 раза больше нормы. В 1998–2003 гг. древостой пережил 6-летний период депрессии, когда средний текущий прирост составлял 65% от прочих лет 25-летнего периода; в результате сумма площадей сечений и запас даже снизились. Площадь проекций крон древостоя дуба существенно уменьшилась, при слабом увеличении площади проекции крон выживших деревьев (рис. 1).

Ход роста объекта исследования и древостоеев, имевших такой же возраст в годы массового усыхания 1975–1985 гг., очень сходен [5]. Этот факт, а также информация о высокой устойчивости древостоев моложе 55 лет в тот же экстремальный период (в частности, на ППП-2) [12] позволили сделать предположение [5] о появлении после 60-летнего возраста древостоя предрасполагающего и усугубляющего факторов усыхания [14]. Предрасполагающим фактором может быть онтогенетическая перестройка деревьев дуба [5]. Этот переломный «юношеский» период можно отнести к моменту достижения деревом определенного критического размера: в исследуемых древостоях > 20 см по диаметру на высоте груди, когда наблюдается и реорганизация макроанатомических характеристик, возможна также перестройка работы генома [13]. В данном контексте интересен вывод о наличии закономерного перелома в лог-

Календар- ный год	<i>A</i> *, лет	Живые деревья						Текущий отпад		
		<i>H</i> , м	<i>D</i> , см	<i>N</i> , шт. га <sup>-1</sup>	<i>G</i> , м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	<i>M</i> , м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	<i>Z</i> , м <sup>3</sup> га год <sup>-1</sup>	<i>N</i> , шт. га <sup>-1</sup>	<i>G</i> , м <sup>2</sup> га <sup>-1</sup>	<i>M</i> , м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1983	51	19.6	19.6	850	25.7	270	10.8	30	0.3	4
1984	52	19.9	20.0	820	25.9	275	9.1	30	0.4	4
1985	53	20.2	20.6	790	26.3	280	12.4	30	0.4	5
1986	54	20.5	20.9	780	26.8	287	8.4	10	0.1	1
1987	55	20.7	21.0	760	26.3	284	9.0	20	1.0	10
1988	56	21.1	21.6	730	26.8	290	9.9	30	0.8	9
1989	57	21.3	21.9	720	27.1	295	9.3	10	0.2	2
1990	58	21.6	22.2	710	27.5	301	10.0	10	0.2	2
1991	59	21.9	22.7	690	28.0	308	11.4	20	0.3	4
1992	60	22.2	23.1	680	28.6	316	9.5	10	0.2	2
1993	61	22.5	23.6	670	29.4	325	12.9	10	0.2	3
1994	62	22.8	24.2	640	29.3	326	11.9	30	0.8	10

Таблица 1. Окончание

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1995	63	23.1	24.8	610	29.5	329	9.6	30	0.4	6	
1996	64	23.4	25.3	590	29.8	333	8.4	20	0.3	4	
1997	65	23.7	25.9	570	30.0	337	8.1	20	0.3	4	
1998	66	24.0	26.4	520	28.4	321	6.5	50	1.8	22	
1999	67	24.3	26.9	460	26.2	296	6.1	60	2.5	29	
2000	68	24.5	27.4	440	25.9	294	6.1	20	0.5	7	
2001	69	24.8	27.9	400	24.5	279	7.0	40	1.6	19	
2002	70	25.0	28.0	380	23.5	269	6.5	20	1.2	14	
2003	71	25.3	28.4	370	23.5	271	5.7	10	0.2	3	
2004	72	25.5	28.7	370	24.0	277	9.4	0	0.0	0	
2005	73	25.8	28.9	370	24.4	283	8.6	0	0.0	0	
2006	74	26.0	29.4	360	24.5	286	9.6	10	0.4	5	
2007	75	26.3	29.8	360	25.1	294	9.3	0	0.0	0	

\* Примечание.  $A$  – возраст древостоя,  $H$  – средняя высота,  $D$  – среднеквадратический диаметр,  $M$  – число стволов,  $G$  – сумма площадей сечений,  $M$  – запас в коре,  $Z$  – текущий прирост в коре.

## 2.2. Погодичная динамика фитомассы...

рифмической зависимости числа стволов древостоя от его возраста; у дуба этот перелом приходится на 62–64 года [15]. Усугубляющим фактором очевидно является конкуренция со стороны нижних ярусов [5], условия среды которых улучшаются после изреживания полога дуба. В нашем случае определенную роль в ослаблении дуба следует отвести деятельности минирующей моли и влиянию мучнистой росы.

**Методические подходы<sup>1</sup>.** В основу методики положен общепринятый метод [19], заключающийся в расчете фитомассы и продукции фракций (в абсолютно сухом состоянии) по ступеням толщины деревьев умножением числа деревьев на выровненные величины показателей БП деревьев. Выравнивающие кривые получали по показателям модельных деревьев, отобранных пропорционально распределению деревьев по ступеням толщины. В работе используются материалы учетов деревьев на ППП-2 и ППП-4, проводившиеся раз в 2–4 года с выявлением усохших деревьев, измерением диаметров стволов на 1.3 м и высоты деревьев, определением категорий их состояния. На ППП-2 в 1985, 2002 и 2006 гг. измерены радиусы крон в направлениях по сторонам света, на ППП-4 аналогичные измерения проведены в 2002 и 2006 гг., а на ППП-2а в 2003 г.

Привлечены данные по фитомассе и продукции модельных деревьев 1990 г. (8 шт.). В 2004 г. проведен учет показателей БП модельного дерева III класса роста и развития по Крафту, превышающего средние показатели древостоя на 7–9%, а в 2007 г. – модельного дерева I класса роста и развития. Кроме того, анализ зависимости массы листвы дерева от возраста дополнен данными по модельным деревьям 1964 и 1984 гг. Для сравнения с рассчитанными по модельным деревьям величинами массы листвьев древостоя по годам, в течение 4 лет определяли листовой опад на 5 учетных площадках (указаны серым цветом на рис. 1).

Анализировался радиальный и объемный прирост стволов по годам у 8 модельных деревьев. Также привлечены данные по кер-

<sup>1</sup> Учет деревьев на ППП и обработка модельных деревьев проводились при непосредственном участии авторов. Авторы выражают признательность сотрудникам лаборатории широколиственных лесов ИЛ РАН, принявшим участие в данной работе.

нам, взятым на высоте 1.3 м: 20 кернам – в 1990 г., 15 – в 2002–2004 гг., 10 – в 2007 г. Радиальный прирост измерен с помощью бинокуляра МБС-10 с точностью 0.05 мм.

Наряду с использованием общепринятого подхода, при подготовке необходимых для расчетов исходных данных решались следующие специфичные методические вопросы изучения динамики БП на постоянной пробной площади.

*Репрезентативность объекта исследования.* Необходимо внести ясность, в какой степени показатели объекта нашего исследования дают представление о динамике древостоев сходной производительности, истории роста и развития, возраста. Этот вопрос тем более важен, что пробные площади невелики (по 0.1 га) и в конце описываемого периода число деревьев на них снизилось до 35–50 шт. вследствие характерного для средневозрастных древостоев интенсивного отпада.

Проблема сводится к выяснению изменчивости биопродукционных показателей в пространстве и степени её влияния на выявление их динамики во времени. Число ППП в данном опыте составляет 7 площадей, однако объединить их с целью повышения репрезентативности нельзя, т.к. структура на каждой из них имеет существенные особенности в результате формирования рубками ухода. Наиболее близок к строению самоизреживаемого древостой на ППП-4, где выборка деревьев при рубках ухода проведена низовым способом в возрасте древостоя 22, 31 и 43 года в пределах структуры и объема естественного отпада. С целью анализа репрезентативности ППП-2, между ней и ППП-4 в 2003 г. заложена новая площадь того же размера – ППП-2а. Таксационные показатели на трех сравниваемых ППП близки, как видно из рис. 2 и таблицы 2. Динамика суммы площадей сечений стволов (рис. 2, А) – интегральный показатель древостоя, тесно связанный с его БП, несколько выше на ППП-4, что можно объяснить, как отмечалось выше, положительным влиянием рубок ухода на рост, развитие и устойчивость деревьев. Распределение числа деревьев по ступеням толщины на этих ППП (рис. 2, Б) также довольно сходно. Сумма площадей проекций крон, снизившаяся на ППП-2 в 2002 г. до  $0.50 \text{ га га}^{-1}$  (рис. 1) к 2006 г. повысилась до  $0.69 \text{ га га}^{-1}$ , догнав показатели ППП-2а, но далека от ППП-4 ( $0.90 \text{ га га}^{-1}$ ).

Изложенное позволяет сделать вывод о значительном сходстве древостоев на ППП-2 и ППП-2а и о репрезентативности ППП-2 по

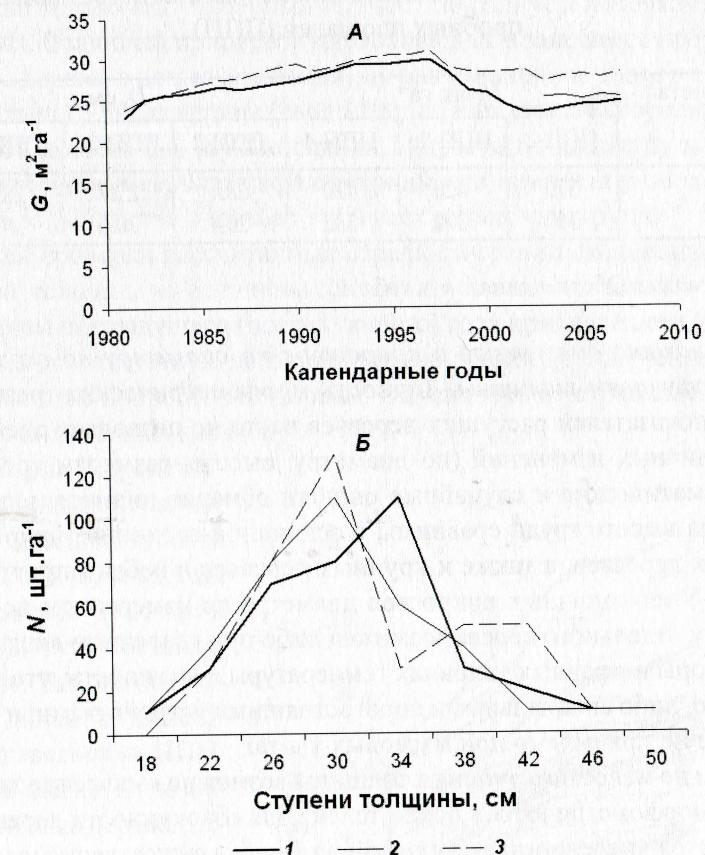


Рис. 2. Особенности древостоев дуба по возрастной динамике суммы площадей сечений (А) и распределению деревьев по ступеням толщины (Б). 1 – ППП-2, 2 – ППП-2а, 3 – ППП-4.

таксационным показателям для совокупности древостоев без рубок ухода, что позволит в дальнейшем объединить данные двух ППП. Также ППП-2 может быть увеличена за счет расширения её границ, т.е. имеется возможность продолжать изучение динамики БП древостоя, не затронутого рубками ухода. БП на других ППП опыта, т.е. по вариантам рубок ухода, в связи с существенными различиями морфоструктуры крон и сбега стволов, требует специального изучения.

**Таблица 2.** Некоторые таксационные показатели постоянных пробных площадей (ППП)

Год учета	$N$ , шт. га <sup>-1</sup>			$D$ , см		
	ППП-2	ППП-2а	ППП-4	ППП-2	ППП-2а	ППП-4
2003	370	420	420	28.4	27.7	28.8
2006	360	370	380	29.4	30.6	30.5

*Примечание.* Обозначения см. в табл. 1.

*Динамика диаметров и приростов по диаметру по скользящим ступеням толщины.* Точность морфометрических (размерных) показателей растущих деревьев часто не позволяет оценить их годичных изменений (по диаметру, высоте, размерам кроны). Систематические и случайные ошибки обмеров диаметров деревьев на высоте груди сравнимы с величиной годичного прироста тонких деревьев, а также и крупных деревьев в неблагоприятные годы. Учет годичных приростов диаметра по измерениям последнего у отдельного дерева возможен либо при удаленном внешнем слое коры и в равных условиях температуры и влажности, что трудоемко, либо специальными дорогостоящими устройствами; и то и другое не приемлемо при массовых учетах.

Тем не менее, по ступеням толщины возможно выявление динамики морфометрических показателей. Для совокупности деревьев древостоя численностью  $N$  случайная ошибка существенно уменьшается – в  $\sqrt{N}$  раз, в т.ч. при использовании регрессионной зависимости измерений диаметров смежных либо близких календарных лет. Такая точность уже достаточна для получения динамики строения древостоя по размерам деревьев, на чем основан предложенный нами ранее метод скользящих ступеней толщины [3], примененный и в данной работе. За основу подразделения деревьев на размерные группы приняли 2-санитметровые ступени толщины по учету 1990 г. Значения середин и границ скользящих ступеней в 1985–1996 гг. вычисляли по уравнениям связи диаметров деревьев в эти годы с их величинами в 1990 г., а в 1997–2007 гг. – с их величинами в 2002 г.

Однако для оценки прироста по диаметру точность метода скользящих ступеней недостаточна. Поэтому прирост по диаметру учи-

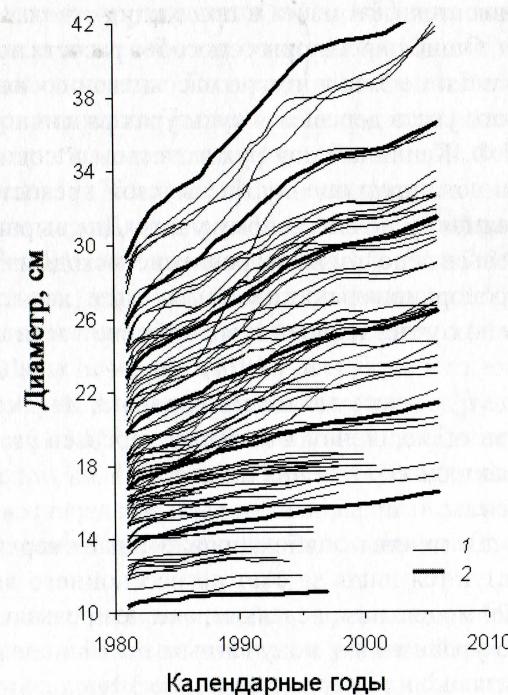
## 2.2. Погодичная динамика фитомассы...

тивали только как удвоенный прирост по радиусу, измеряемый на кернах. Величины приростов выравнивались в зависимости от диаметра дерева, с целью снижения случайной ошибки. Даже в случае небольшого числа кернов (около 10 шт.) этот способ позволяет получить достаточно точные оценки прироста по диаметру в погодичной динамике, благодаря синхронности прироста у подавляющего большинства деревьев дуба всех размерных групп.

Для проверки рассчитанных середин и границ скользящих ступеней толщины их величины сравнивались с вычисленными по величинам предыдущего (последующего) года прибавлением (вычитанием) соответствующего прироста по диаметру, полученного по уравнениям приростов по кернам. Выяснялись и устраивались причины выявленных невязок.

На рис. 3 представлена динамика граничных значений ступеней толщины, включающая как возрастную, так и погодичную составляющие. Там же показана и динамика диаметров деревьев на ППП-2; наблюдается незначительный переход деревьев из одной ступени толщины в другую, взаимокомпенсируемый благодаря способу расчета границ ступеней.

*Регрессионные уравнения для выравнивания показателей БП модельных деревьев по ступеням толщины.* Наиболее сложными вопросами при разработке и использовании регресси-



**Рис. 3.** Динамика диаметров деревьев (1) и границ скользящих ступеней толщины (2). Скользящие ступени объединены по 2.

онных уравнений остаются: 1) интерпретация параметров уравнений и 2) оценка точности рассчитанных по ним величин. Поскольку вопрос выбора и интерпретации уравнений требует отдельного анализа, в качестве примера мы приводим лишь уравнение для массы листьев деревьев. Допускаемые значительные ошибки оценок показателей БП древостоя связаны с высокой изменчивостью: а) показателей БП деревьев внутри и между ступенями толщины, б) параметров уравнений древостоев сходного возраста, но с различной историей развития. В случае исследований на ППП последняя трудность устранена.

Величина ошибки расчетной оценки показателя БП (складывающаяся в основном из ошибок учета этих показателей по модельным деревьям и ошибок выравнивания по ступеням толщины) обычно приемлема на уровне древостоя, однако для крайних ступеней толщины она может оказаться существенной. Наиболее точно оценивается фитомасса и продукция ствола.

Ошибки некоторых способов расчета показателей БП приводятся в таблице 3 на примере массы хвои сосны (по материалам сплошного учета деревьев в культурах различного возраста, полученных Н.Ф. Каплиной под руководством и совместно с В.Ф. Лебковым. За истинную оценку массы хвои древостоя приняли её итоговую величину по сплошному учету. Для выравнивания массы хвои деревьев использовали уравнение, исходя из предположения о прямой пропорциональности массы листьев (хвои) площади поперечного сечения участковой в водообмене части ствола:

$$F_f = a_1 (A-10)^{a_2} [g_{1.3} - a_3 (A-10)] \quad (1),$$

где  $F_f$  – масса листового аппарата,  $A$  – возраст дерева (включался при объединении в выборке деревьев различного возраста),  $g_{1.3}$  – площадь его сечения на высоте 1.3 м,  $a_1$ ,  $a_2$  и  $a_3$  – параметры уравнения;  $R^2$  по вариантам выборок деревьев не опускался ниже 0.8.

Величины ошибок, приведенные в верхней строке таблице 3, об разуются лишь за счет регрессионного выравнивания данных по 100 модельным деревьям, они не превысили  $\pm 4\%$ . Ошибки расчета по уравнениям, полученным по 10 модельным деревьям с одной независимой переменной и по 30 модельным деревьям с двумя независимыми переменными, показали близкие результаты, с ошибками до  $\pm 8\%$ . Т.е. обобщение модельных деревьев для получения зависимости от возраста не снизило точности выравнивания дан-

Таблица 3. Отклонения рассчитанных различными способами величин фитомассы хвои древостоев сосны от истинного значения, %

Число учетных деревьев, шт. (число пр. пл., шт.)	Независимые переменные	Возраст деревьев на ППП, лет		
		35	51	77
100(1)	$g_{1.3}$	-3.4	-3.6	-0.4
10(1)	$g_{1.3}$	-1.6	+3.3	+8.2
30(3)	$A, g_{1.3}$	+2.1	+4.0	+6.9

ных, т.к. случайная ошибка подбора моделей сравнима с ошибками как варьирования массы хвои по годам так и различий в структуре и условиях произрастания древостоев.

Потребность обобщенного выравнивания данных всех имеющихся модельных деревьев, взятых в различные годы, вызвана как малочисленностью данных, так и возможностью интерполяции и экстраполяции в возрастной динамике. Поэтому для определения массы листьев дуба выбран вариант расчета по двум независимым переменным – возрасту и площади сечения дерева, по 24 модельным деревьям в возрасте 32–75 лет. Коэффициенты уравнения (1)  $a_1$  и  $a_3$  по 30 модельным деревьям сосны 35–77-летнего возраста равны 0.114 и 1.43 ( $R^2=0.84$ ), а по моделям дуба – 0.132 и 2.31 ( $R^2=0.94$ ), т.е. одного порядка (параметр  $a_2$  принят равным 0.5). Данное уравнение поддается интерпретации [4]: выражение  $a_2(A-10)$  моделирует часть площади сечения ствола, пассивную в отношении водообмена и примерно равно минимальному диаметру в древостое, а множитель  $a_1(A-10)^{0.5}$  – эффективность водообмена, уменьшающуюся с возрастом (вычитаемые 10 лет – условно принятый возраст начала формирования непроводящей древесины). Данный способ расчета сглаживает колебания массы листьев по годам.

Для учета колебаний массы листьев по годам, применяли способ её расчета по соотношению массы листьев и годичной продукции стволов, в среднем принимаемому равным 430 кг м<sup>-3</sup> и корректируемому до 470 при снижении продукции стволов и до 390 при её повышении, поскольку это соотношение достаточно стабильно по сравнению с величиной прироста древесины ствола. Так, это

соотношение ( $\text{кг м}^{-3}$ ) по возрастам модельных деревьев изучаемого древостоя равно: 75 лет – 435, 72 лет – 414; для 6 деревьев (толще 17 см) 58 лет –  $436 \pm 6$  (среднее ± ошибка среднего); 49 лет (толще 14 см) – 430. По данным [10], для 8 18-летних деревьев того же древостоя это соотношение равно  $425 \pm 51$ , для 6 древостоев 23 лет: через год после рубки ухода –  $492 \pm 8$ , на следующий год –  $438 \pm 22$ , в контрольном древостое в 22–26 лет –  $390 \pm 59$ .

Выравнивание массы ветвей также проводили по уравнению связи с возрастом и площадью сечения дерева; объема и массы древесины ствола – ещё и с высотой дерева; текущего прироста по объему и продукции древесины ствола – в двух вариантах: как с названными тремя параметрами (сглаженная динамика), так, дополнительно, и с приростом по диаметру без коры на высоте 1.3 м (погодичная динамика). Показатели коры рассчитывали по уравнениям их соотношения с соответствующими показателями древесины ствола. Значения высот ( $h$ ) деревьев рассчитывали для середин ступеней толщины по уравнению зависимости от диаметра дерева ( $d$ ) и возраста древостоя ( $A$ ). Наиболее точными являются оценки показателей фитомассы и продукции стволовой древесины, как вследствие их наименьшего варьирования в ступенях толщины, так и значительно большего количества экспериментальных данных, полученных по анализу хода роста стволов модельных деревьев по годам.

Продукцию ветвей дерева ( $P_{br}$ ) определяли расчетным путем по упрощенному уравнению:

$$P_{br} = kF_{br} A^{-0.5} \quad (2)$$

где  $F_{br}$  – масса ветвей дерева,  $A$  – возраст дерева. Уравнение (2) разработано на основе ранее установленных закономерностей, в т.ч. относительного прироста ветвей сосны по порядкам ветвления их осевых частей [6, 7, 20, 23, 24], с учетом величин радиальных приростов оснований ветвей дуба. Коэффициент  $k$  введен для оценки динамики по годам, исходя из предположения о синхронности радиальных приростов стволов и ветвей (равен соотношению величин продукции стволовой древесины в погодичной и сглаженной динамике), что иллюстрируется рис. 4. Динамика радиального прироста корневых лап, также согласуется с приростом стволов и ветвей [22] (рис. 4). В то же время масса поглощающих корней, определенная методом микромонолитов [8], хоть и сходна по динамике с приростом стволов, но с отставанием примерно на три года [9].

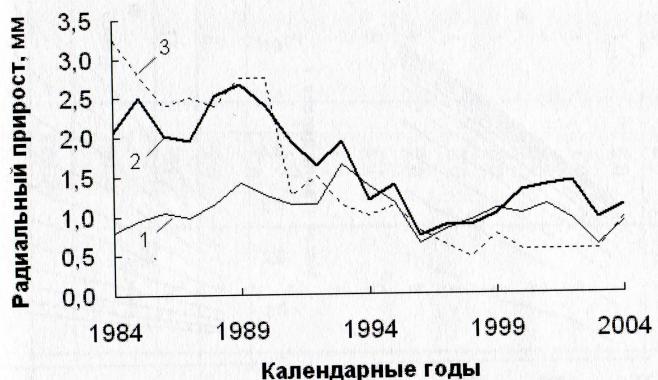


Рис. 4. Динамика радиальных приростов древесины среднего модельного дерева по годам. 1 – ветвей нижней половины кроны, 2 – ствola у основания кроны, 3 – корневых лап.

**Результаты и обсуждение.** Предложенная методика измерений и расчетов позволяет получить величины показателей БП в динамике: а) сглаженной и б) погодичной как на уровне дерева по ступеням толщины, так и древостоя. Для показателей объемного запаса стволов и фитомассы стволов и ветвей предполагается совпадение сглаженной и погодичной динамики. Показатели объемного запаса и фитомассы древостоя даны в сглаженной динамике (табл. 1 и табл. 4), показатели прироста и продукции – в погодичной (табл. 5). Масса листьев, соответственно, представлена в двух вариантах.

**Динамика показателей дерева по ступеням толщины.** На рис. 5 результаты расчетов сглаженной динамики показателей на уровне дерева представлены для середин скользящих ступеней толщины. Влияние неблагоприятных периодов усиливается в ряду показателей дерева: высота (рис. 5, А), масса ствola (рис. 5, Б), диаметр (рис. 3), масса листьев (рис. 5, В), масса ветвей (рис. 5, Г). При этом неблагоприятные периоды практически не оказались на росте по высоте, в то время как заметно снизилась масса листьев деревьев всех ступеней толщины и масса ветвей крупных деревьев. Последнее можно объяснить усыханием низких, массивных ветвей, что согласуется с отмеченным выше очень слабым увеличением размеров крон за 20-летний период.

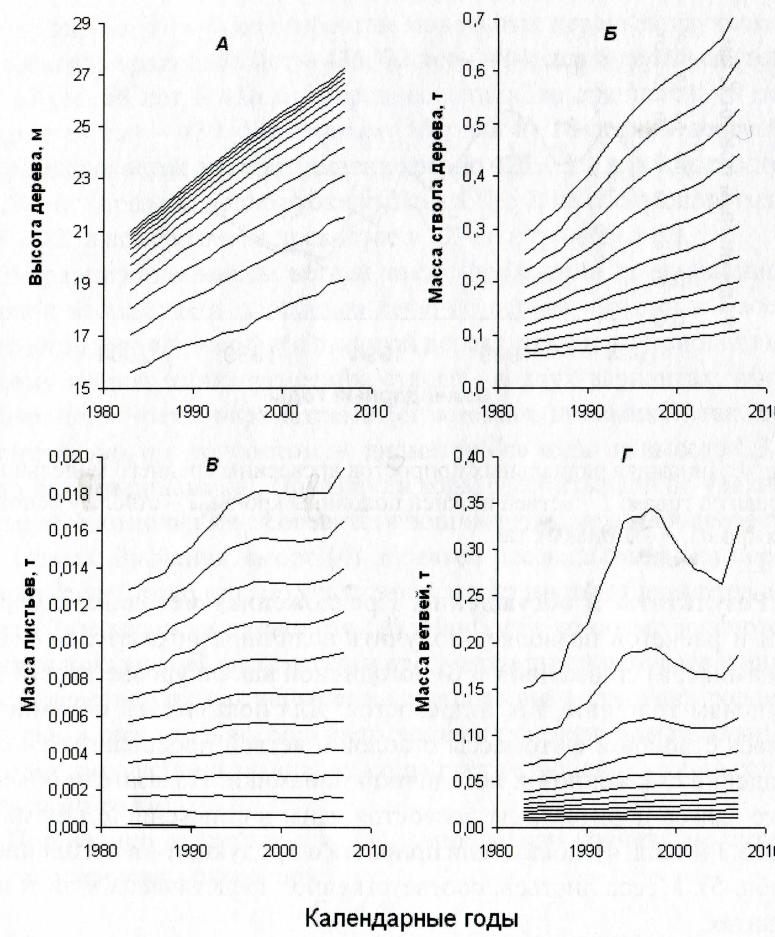


Рис. 5. Динамика высоты (A), фитомассы ствола (B), листьев (C), ветвей (D) деревьев различных ступеней толщины.

Погодичная динамика продукции древесины ствола дерева (рис. 6, 2) существенно отличается от её сглаженной динамики (рис. 6, 1), сходным образом соотносятся погодичная и сглаженная динамика продукции других фракций и массы листьев дерева. Продукция деревьев тонкой, средней и крупной ступеней толщины хотя и изменяется синхронно, но имеет свои особенности соотношения погодичной и сглаженной динамики, в связи с колебанием интенсивности дифференциации деревьев.

Календарный год	Ствол				Крона				Отпад			
	Древесина	Кора	Всего	Ветви	Листья	Всего	Итого	Ствол с корой	ветви	ветви	Всего	
1983	116	16	132	26	3.6	29	161	2	0.3	11	2	
1984	119	16	135	26	3.6	29	164	2	0.3	2	3	
1985	122	16	138	27	3.7	30	169	2	0.3	1	1	
1986	127	16	143	27	3.7	31	174	1	0.1	1	6	
1987	126	16	143	26	3.6	30	172	5	1.3	5	5	
1988	130	16	147	28	3.7	31	178	4	0.6	5	5	
1989	134	17	151	28	3.7	32	183	1	0.2	1	1	
1990	138	17	155	29	3.7	33	188	1	0.2	1	1	
1991	142	17	160	30	3.8	34	194	2	0.2	2	2	
1992	147	18	165	32	3.9	35	201	1	0.1	1	1	
1993	153	18	171	33	4.0	37	208	1	0.2	1	1	
1994	155	18	173	34	4.0	38	211	5	0.7	5	5	
1994	155	18	173	34	4.0	38	211	5	0.7	5	5	

Таблица 4. Окончание

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1995	158	18	176	34	4.0	38	214	3	0.4	3	
1996	161	18	179	35	4.0	39	218	2	0.2	2	
1997	164	19	182	35	4.0	39	221	2	0.3	2	
1998	157	18	175	33	3.8	37	212	10	1.5	12	
1999	147	16	163	31	3.5	34	197	14	2.0	16	
2000	147	16	163	30	3.5	33	196	3	0.4	3	
2001	140	15	156	28	3.3	31	187	9	1.3	11	
2002	136	15	151	26	3.1	29	180	7	1.3	8	
2003	138	15	153	26	3.1	29	182	1	0.2	2	
2004	141	15	157	26	3.1	29	186	0	0.0	0	
2005	146	16	162	26	3.1	29	191	0	0.0	0	
2006	149	16	165	27	3.2	31	195	2	0.3	3	
2007	154	16	170	29	3.2	32	202	0	0.0	0	

Таблица 5. Годичная продукция древостоя по фракциям, т га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>

Календарный год	Древесина	Ствол			Крона			Итого надземная продукция		
		Кора	Всего	Ветви	Листья	Всего	Всего	Всего	Всего	Всего
1	2	3	4	5	6	7	7	7	8	8
1983	4.4	0.6	5.0	4.0	3.9	7.9				12.9
1984	3.8	0.5	4.3	3.4	3.3	6.7				11.0
1985	5.2	0.7	5.9	4.7	4.3	9.0				14.9
1986	3.6	0.4	4.0	3.2	3.1	6.2				10.2
1987	3.9	0.5	4.5	3.6	3.3	6.9				11.3
1988	4.3	0.5	4.9	4.0	3.6	7.6				12.4
1989	4.1	0.5	4.6	3.7	3.4	7.0				11.6
1990	4.4	0.5	4.9	4.0	3.6	7.6				12.5
1991	5.1	0.6	5.7	4.8	4.0	8.8				14.5
1992	4.3	0.5	4.8	4.1	3.4	7.5				12.3
1993	5.9	0.7	6.6	5.7	4.4	10.1				16.7
1994	5.6	0.6	6.2	5.5	4.1	9.7				15.9

Таблица 5. Окончание

	1	2	3	4	5	6	7	8
1995	4.5	0.5	5.1	4.5	3.4	7.9	12.9	
1996	4.0	0.5	4.4	3.9	3.0	6.9	11.3	
1997	3.9	0.4	4.3	3.8	2.9	6.7	11.0	
1998	3.3	0.4	3.6	3.2	2.4	5.6	9.3	
1999	3.1	0.4	3.5	3.1	2.3	5.4	8.8	
2000	3.0	0.3	3.4	2.9	2.2	5.1	8.5	
2001	3.6	0.4	4.0	3.4	2.6	6.0	10.0	
2002	3.3	0.4	3.7	3.1	2.4	5.6	9.3	
2003	2.9	0.3	3.2	2.6	2.1	4.7	7.9	
2004	4.8	0.5	5.2	4.3	3.4	7.6	12.9	
2005	4.4	0.5	4.8	3.9	3.1	7.0	11.8	
2006	5.0	0.5	5.5	4.5	3.4	7.9	13.4	
2007	4.8	0.5	5.3	4.5	3.3	7.8	13.1	

## 2.2. Погодичная динамика фитомассы...

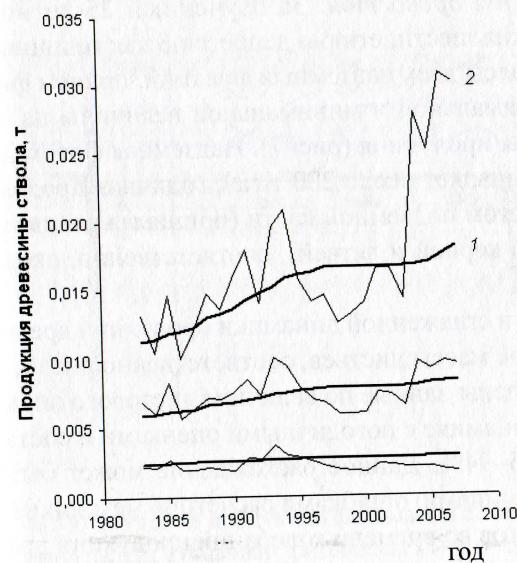


Рис. 6. Динамика продукции стволовой древесины у средних деревьев различных степеней толщины по годам:  
1 – сглаженная, 2 – погодичная.

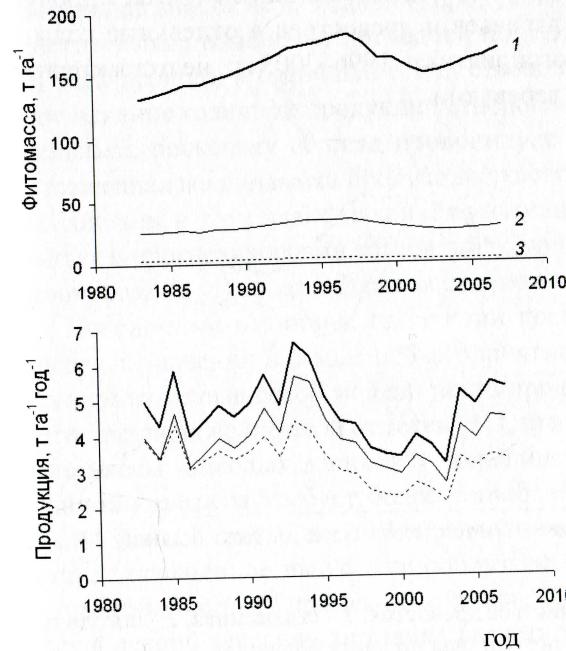


Рис. 7. Погодичная динамика фитомассы (A) и продукции (B) древостоя по фракциям: 1 – ствол, 2 – ветви, 3 – листья.

**Динамика показателей древостоя.** За изученный 25-летний период древостой пережил шестилетнюю депрессию как годичной продукции так и фитомассы всех надземных фракций, причем фитомасса достигала максимальной и минимальной величины на 4 года позже, чем годичная продукция (рис. 7). Надземная фитомасса на конец периода составляет около  $200 \text{ т га}^{-1}$ , годичная продукция –  $8 \text{ т га}^{-1\text{год}}^{-1}$ , а с учетом подземной части (принимая равными фитомассу и продукцию корней и ветвей), соответственно, около  $230 \text{ т га}^{-1}$  и  $12.5 \text{ т га}^{-1\text{год}}^{-1}$ .

Различия годичной и сглаженной динамики продукции древостоя показаны на примере массы листьев, соответственно рис. 8, 2 и рис. 8, 1. Там же приведены данные по величине листового опада (рис. 8, 3), сходные по динамике с годичными оценками и составившие от последних 75–94%. Данное расхождение может быть вызвано различными причинами: ошибками расчетной методики (в том числе неучетом сдвигов во времени колебаний продукции древесины и листьев), реутилизации веществ перед опадом листьев, гетеротрофным дыханием при учете опада. Учет опада в последние годы позволит уточнить расчетную методику. Тем не менее, можно заключить, что сглаженная динамика не отражает производственного состояния деревьев и древостоев в отдельные годы, в данном случае в неблагоприятные 1996–2003 гг., не охарактеризованные модельными деревьями.

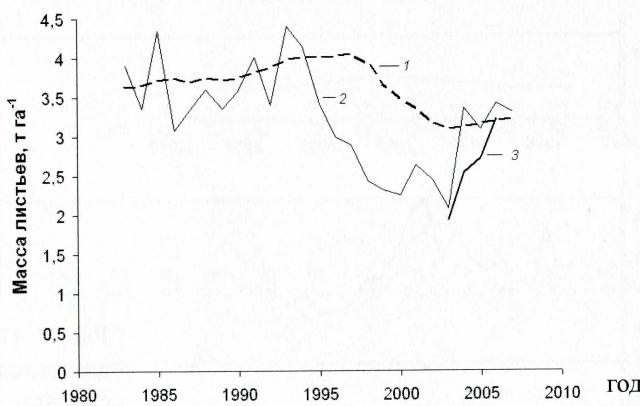


Рис. 8. Динамика массы листьев древостоя: 1 – сглаженная, 2 – погодичная по расчетной оценке, 3 – погодичная по учету опада.

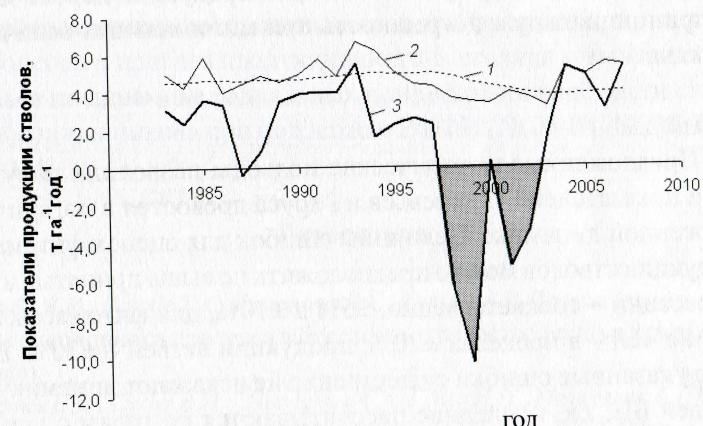


Рис. 9. Динамика продукции фитомассы стволов (1 и 2) и погодичные изменения запаса стволовой фитомассы (3): 1 – сглаженная, 2, 3 – погодичная. Серым цветом обозначено отрицательное изменение фитомассы.

В годичное изменение фитомассы стволов (рис. 9, 3) наибольший вклад вносит не их годичная продукция (рис. 9, 2), несмотря на значительные изменения последней по годам (более чем в 2 раза за весь период), а годичный отпад стволов. Однако опосредованное влияние годичной продукции стволов следует признать значительным, поскольку её спад провоцирует волну отпада стволов. Сглаженная же динамика продукции стволов (рис. 9, 1), как и массы листьев, в этом плане малоинформативна и не может использоваться в прогнозировании колебаний выживаемости деревьев и демонстрировании углерода в фитомассе древостоев.

Погодичные величины продукции древостоев (табл. 5) выше нулевых значений в самые неблагоприятные годы, в то время как по экофизиологической модели нетто-продукция древостоя может опускаться ниже нулевой отметки [11], что предполагает уменьшение массы запасных веществ у большинства деревьев. Проверка данной гипотезы требует более тонких методов, чем предлагаемый в данной статье, но о её справедливости косвенно свидетельствует отмеченное выше волнообразное усыхание деревьев при снижении годичной продукции стволов. Следовательно, применяя в лесной таксации методика расчета текущего прироста, всеядная в древесине методика расчета текущего прироста, всеядная в древесине

гда положительного, при учете годичной продукции дерева может дать принципиальную погрешность при минимальных величинах продукции.

### Выводы

1) Предложенные методические подходы позволили получить оценки показателей БП деревьев и I яруса древостоя в погодичной и сглаженной динамике. Величины ошибок для оценок фитомассы и продукции стволов можно предположить не выше принятых в лесной таксации – соответственно,  $\pm 5\%$  и  $\pm 10\%$ , для фитомассы листьев и ветвей – в пределах  $\pm 20\%$ , продукции ветвей –  $\pm 30\%$ . Важно, что указанные ошибки существенно не искажают динамику показателей БП, т.к. последние рассчитываются по годам с использованием одних и тех же уравнений и соотношений.

2) Погодичная динамика фитомассы и продукции дубового древостоя обнаруживает следующие закономерности:

а) динамика баланса фитомассы стволов древостоя (и надземной части в целом) по величине в значительно большей степени зависит от динамики фитомассы отпада, чем годичной продукции, но синхронна с последней;

б) динамика годичной нетто-продукции в большей степени, чем фитомассы, устойчива к изъятию части фитомассы в результате текущего отпада деревьев;

в) погодичная динамика продукции по фракциям, в отличие от сглаженной динамики, отражает текущее производственное состояние деревьев по ступеням толщины и древостоя в целом. На основе её оценок возможно моделирование роста и развития деревьев и древостоя, в т.ч. в условиях недостаточной водообеспеченности и повреждения фитофагами.

3) Необходимо развитие методики оценки показателей биологической продуктивности применительно к исследованиям на ППП. Наиболее перспективными представляются следующие направления:

а) отбор модельных деревьев за многолетний период, с минимизацией их числа в расчете на год на основе закономерностей строения древостоя по показателям дерева;

б) выделение в погодичной динамике БП составляющих – эндогенной (онтогенетической, автоколебательной) и экзогенной (климатической, эдафической, биотической);

### 2.2. Погодичная динамика фитомассы...

в) выявление сдвигов во времени экстремумов динамики показателей биологической продуктивности по фракциям;

г) оценка и прогноз производственного состояния и выживаемости деревьев по динамике радиальных приростов нижней части ствола.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 06-04-49397, № 07-04-10014).

### Литература

- Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Ермолова Л.С., Гульбе А.Я. Возрастная динамика производственного процесса в бересковом древостое (статья в этом сборнике).
- Загреев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З., Гусев Н.Н., Мошкалев А.Г. Обще-союзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 459 с.
- Ильюшенко А.Ф., Каплина Н.Ф., Молчанов А.Г. Методические подходы к изучению первичной биологической продуктивности дубрав // Лесные стационарные исследования: Методы, результаты, перспективы: Матер. совещ. Тула: Гриф и К°, 2001. С. 350–355.
- Каплина Н.Ф. Изучение динамики годичной продукции древостоя дуба на постоянной пробной площади в Теллермановском лесу // Состояние особо охраняемых природных территорий Европейской части России: Сб. научн. статей, посв. 70-летию Хоперского заповедника (пос. Варварино, Воронежск. обл., 20–23 сент. 2005 г.). Воронеж: Изд-во Воронежск. ун-та, 2005. С. 220–225.
- Каплина Н.Ф. Динамика прироста деревьев в нагорных антропогенных дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2006. № 4. С. 3–11.
- Каплина Н.Ф., Лебков В.Ф. Методика и результаты оценки годичной продукции ветвей в сосняках // Труды XI съезда Русского географического общества. Т. 8. Материалы международной научно практической конференции «Лесоводство Севера на рубеже столетий» (II Мелеховские чтения). СПб: Изд-во «Правда Севера», 2000. С. 88–90.
- Каплина Н.Ф., Лебков В.Ф. Прирост и продукция ветвей сосны (*P. sylvestris* L.) по периодам онтогенеза в сложных сосняках Подмосковья // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н.Сукачева. М.: Наука. 2006. С. 195–212.
- Мамаев В.В. Сезонные изменения биомассы молодых поглощающих корней дуба в южной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 4. С. 44–50.
- Мамаев В.В. Изучение сезонного и годичного прироста биомассы мицелиозных поглощающих корней дуба в дубравах южной лесостепи (статья в этом сборнике).
- Молчанов А.А. Воздействие антропогенных факторов на лес. М.: Наука, 1978. 138 с.

11. Молчанов А.Г. Углекислотный баланс лесных биогеоценозов в зависимости от погодных факторов // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения акад. В.Н.Сукачева. М.: Наука. 2006. С. 230–251.
12. Осипов В.В. Усыхание дуба в разных условиях произрастания // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 54–56.
13. Романовский М.Г., Гопиус Ю.А. Поколение (посев). Рост и старение // Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука, 2004. С. 268–275.
14. Селочник Н.Н. О причинах усыхания дубрав // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 48–54.
15. Терсков И.А., Терскова М.И. Рост одновозрастных древостоев. Новосибирск: Наука, 1980. 208 с.
16. Уткин А.И. Методика исследований первичной биологической продуктивности лесов // Биологическая продуктивность лесов Поволжья. М.: Наука, 1982. С. 59–72.
17. Уткин А.И. Углеродный цикл и лесоводство // Лесоведение. 1995. № 5. С. 3–20.
18. Уткин А.И., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Пряжников А.А., Ермолова Л.С., Молчанов А.Г. Опыт непрерывного 30-летнего изучения биологической продуктивности древостоев березы и сосны на постоянных пробных площадях // Лесные стационарные исследования: Методы, результаты, перспективы: Матер. совещ. Тула: Гриф и К°, 2001. С. 350–355.
19. Уткин А.И., Каплина Н.Ф., Молчанов А.Г. Биологическая продуктивность 40-летних высокопродуктивных древостоев сосны и березы // Лесоведение. 1984. № 3. С. 28–36.
20. Bernier P., Lavigne M., Hogg E. H., Trofymow T. Estimating branch production in relation to foliage production for major canadian forest tree species // Climate Changes and their Impact on Boreal and Temperate Forests: Abstracts of International Conference. Екатеринбург, Russia. 2006. P. 13.
21. Dobbertin M. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review // European Journal of Forest Research. 2005. Vol. 124. P. 319–333.
22. Drexhag M., Huber F., Colin F. Comparison of radial increment and volume growth in stems and roots of *Quercus petraea* // Plant and Soil. 1999. Vol. 217. P. 101–110.
23. Lavigne M.B., Foster R.J., Goodine G., Bernier P.Y., Ung C.H. Alternative method for estimating aboveground net primary productivity applied to balsam fir stands in eastern Canada // Canadian Journal of Forest Research. 2005. Vol. 35. № 5. P. 1193–1201.
24. Lavigne, M.B., Hogg, E.H., Trofymow, J.A., Bernier, P.Y. Estimating branch production in trembling aspen, Douglas-fir, jack pine, black spruce, and balsam fir // Canadian Journal of Forest Research. 2007. Vol. 37. № 6. P. 1024–1033.

### 2.3. Изучение сезонного и годичного прироста биомассы микоризных поглощающих корней дуба (*Quercus robur L.*) в дубравах южной лесостепи

В лесных биогеоценозах совершенно неизученным разделом исследований является прирост и отпад корней. А.И. Уткин разрешению этой проблемы придавал исключительное значение [21, 22]. Особенno это касается поглощающих физиологически активных корней со всем комплексом микосимбиотрофов, через который проходит основной поток энергии пищевой цепи. Поэтому при подсчете баланса органического вещества за счет этих пробелов невольно возникают многочисленные допущения. Научная значимость балансовых моделей оказывается весьма ограниченной. Пользоваться литературными сведениями затруднительно по многим причинам, особенно из-за больших колебаний в оценках. Собственный опыт свидетельствует, что даже данные за один год невозможно использовать без учета компенсаторных реакций растительного организма на неблагоприятные факторы среди предыдущих лет, не говоря уже о многолетних эндогенных ритмах. Разумеется, по этой причине объективная оценка роста и отпада поглощающих корней у древесных требует многолетних наблюдений. Известно, что корневые системы по отношению к надземной части в стрессовых ситуациях несут приспособительную функцию, прежде всего ориентированную на поддержание энергетической устойчивости растительных экосистем.

Поглощающие корни – динамичная систематически обновляющаяся часть корневой системы, где корневые окончания часто не приобретают вторичного строения и имеют ограниченный период роста. Увеличение поглощающего аппарата в основном идет путем формирования новых микоризных окончаний. Д.А. Сабинин еще во второй половине сороковых годов прошлого столетия блестяще обосновал выдающуюся роль корней в образовании фитогормонов роста и активной деятельности меристем [15]. Корень по сравнению с другими органами растения способен неограниченно долго поддерживать рост и дифференцировку. В принципе для корней характерны два оценочных показателя, имеющих нелинейный характер взаимодействия: масса и функциональная активность [5, 6, 16 и др.]. Так, в оптимальных условиях умеренной климатической зоны рост может продолжаться очень долго. В таких условиях каждая